

Ecology

Individuals, Populations and Communities

Michael Begon

Department of Zoology
University of Liverpool

John L. Harper

FRS School of Plant Biology
University College of North Wales, Bangor

Colin R. Townsend

School of Biological Sciences
University of East Anglia

Blackwell Scientific Publications
Oxford London Edinburgh
Boston Palo Alto Melbourne

М. Бигон, Дж. Харпер,
К. Таунсенд

ЭКОЛОГИЯ

Особи, популяции и сообщества

В двух томах

Том 2

Перевод с английского

В. В. Белова

и А. Г. Пелымского

под редакцией

д-ра биол. наук А. М. Гилярова



Москва «Мир» 1989

ББК 28.08

Б59

УДК 574

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.

Б59 Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 2:
Пер. с англ. — М.: Мир, 1989. — 477 с., ил.

ISBN 5-03-001122-6

Написанный английскими авторами учебник по теоретическим основам современной экологии. Благодаря широте охвата материала может служить справочным пособием. Отличается от ранее выпущенных книг по экологии аналитической, объяснительной направленностью и насыщенностью новыми фактами и идеями. Во втором томе рассматривается проблема сообществ, их организация и структура.

Для специалистов-экологов, студентов и аспирантов биологических факультетов.

Б $\frac{1903040000-439}{041(01)-89}$ 101—89, ч. 1

ББК 28.08

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001122-6 (русск.)

ISBN 5-03-001120-X

ISBN 0-632-01337-0 (англ.)

©1986 by Blackwell Scientific
Publications

© перевод на русский язык,
«Мир», 1989

Два небольших обзора

Введение

В этой короткой части только две главы. Обе касаются вопросов, которые в принципе могли бы быть затронуты и ранее, но такая отсрочка сделана исключительно для пользы дела. В гл. 14 мы рассматриваем закономерности в жизненных циклах, или «жизненных стратегиях», организмов, в то время как гл. 15 касается различий в их обилии. Таким образом, это в известном смысле краткие обзоры двух уровней экологической иерархии — отдельных особей (гл. 14) и популяций (гл. 15).

Обе главы помещены именно в этой части книги потому, что для понимания рассматриваемых в них вопросов требуется знание материала, изложенного ранее. Гл. 14 показывает, что жизненный цикл организма часто отражает условия среды его обитания, включающей и многие другие организмы, с которыми он взаимодействует. Аналогичным образом численность вида отражает по существу комбинированные эффекты множества взаимодействий его с окружающими факторами. Поэтому для понимания этих взаимосвязей сначала необходимо обсудить каждую из них в отдельности. Таким образом, ч. 1 и 2 можно рассматривать как необходимое вступление к гл. 14 и 15.

Несмотря на эти аргументы, настоящий раздел, к сожалению, явно нарушает логику изложения, идущего от особи к популяции, затем к их взаимодействиям и организации сообществ. С другой стороны, можно только радоваться, что такое нарушение последовательности — *единственное*, поскольку ни один аспект экологии нельзя досконально понять, не обратившись ко всем прочим — в обе стороны по иерархической лестнице. Например, в самом начале книги мы рассмотрели индивидуальные реакции организмов на среду. Но каждая из них служит основой взаимодействия особи с другими организмами и образования сообщества. В то же время на саму реакцию сильно влияют окружающие организмы, а также физическая и биологическая структуры сообщества. Таким образом, любое «логическое» построение книги будет искусственным. Экологию правильнее понимать как многомерную совокупность тем, разветвляющихся во всех направлениях. В этой части мы собираем вместе некоторые из ее ответвлений, нарушая равномерное продвижение вверх по иерархической лестнице.

Многообразие жизненных циклов

14.1. Введение

Что такое жизненный цикл? — Типы жизненных циклов отражают определенные правила и ограничения. — Жизненные циклы отражают генотип, среду и их взаимодействие. — Изучение жизненных циклов основано на сравнительных, а не абсолютных величинах.

В большинстве музеев естественной истории представлены коллекции половозрелых организмов, как будто обо всем разнообразии живого можно судить лишь по одной этой стадии в онтогенезе каждого из видов. Однако такого «характерного» этапа в природе нет. Чтобы представить организм в истинном свете, необходимо рассмотреть весь жизненный цикл. Последний включает особенности роста, дифференцировки, накопления запасов, и особенно размножения, в разные периоды онтогенеза. У разных видов неодинакова продолжительность фаз роста и дифференцировки, предшествующих размножению; само оно может быть одно- или многократным, более или менее совпадающим с окончанием роста или идущим одновременно с увеличением размеров особи. Попытка объяснения сходства и различия жизненных циклов — один из важнейших аспектов современной экологии.

Каждый цикл, по крайней мере до некоторой степени, уникален. Поэтому в данной главе мы обсудим способы их классификации и сравнения. Поиск основных типов жизненных циклов включает прежде всего разработку наиболее эффективных способов их описания. Только после этого можно выявлять корреляции между их параметрами и особенностями среды, в которой они протекают. Нас также будет интересовать вопрос о взаимосвязи различных параметров циклов; например, правда ли, что все долгоживущие виды начинают размножаться поздно? Такие проблемы должны рассматриваться с учетом эволюционного процесса. Необходимо выяснить, может ли естественный отбор благоприятствовать совместному проявлению определенных черт жизненного цикла, а также их развитию в зависимости от тех или иных особенностей местообитания.

Мы сформулируем ряд правил, предсказывающих, когда выгодны определенные особенности циклов. Необходимо, однако, сознавать, что эти правила связаны с ограничениями: наличие одной черты может лимитировать возможный диапазон развития другой, а общая морфология организма — рамки проявления *всех* их. Самое большее, что может сделать естественный отбор, — благоприятствовать жизненному циклу, лучше всего (но не «идеально») приспособленному к разнообразным и часто противоречащим друг другу требованиям окружающей организм среды.

Конечно, жизненный цикл не фиксирован жестко. Генотип определяет пределы, в которых возможна его индивидуальная изменчивость: любой цикл пластичен и зависит от взаимодействия наследственности организма со средой его обитания. Таким образом, рассматривая экологическое значение жизненных циклов, мы сталкиваемся как с результатами эволюции, так и с путями их взаимодействия с современным окружением. Кроме того, иногда важно учитывать развитие этих взаимодействий. Изучая цикл какого-то однолетнего растения, например, можно видеть, что вид характеризуется (генотипически) некоторой плодовитостью, ее снижением во время засухи (пластичность) и наследственным контролем этого снижения (некоторые виды сокращают при засухе число семян, а другие уменьшают их размеры, сохраняя прежнее количество).

Важно также сознавать, что изучение типов жизненных циклов связано обычно с относительными, а не абсолютными величинами. Мы не в состоянии ответить, почему отдельная ящерица достигает половой зрелости через семь месяцев и откладывает восемь яиц массой 10 г каждое. Однако можно попытаться объяснить, почему яйца данного вида мельче или крупнее, чем у другого, почему его половая зрелость наступает быстрее или медленнее или почему он образует восемь яиц по 10 г, в то время как родственный вид — четыре яйца по 20 г. Следовательно, исследования жизненных циклов связаны с применением таких понятий, как «больше», «дольше», «крупнее» и т. д. Когда мы говорим, что слон большой, то имеем в виду, что он крупнее многих других животных. Если же пытаться объяснить, *почему* он большой, удастся в лучшем случае объяснить, почему он не мельче (или не крупнее).

Наконец, может возникнуть вопрос о смысле поиска «типов» жизненного цикла. Согласно Саутвуду (Southwood, 1977), это своего рода попытка создать экологический эквивалент Периодической системы элементов. Для химика XVIII в. «...каждый факт должен был открываться и запоминаться независимо от других». Сходная судьба ожидает и экологов, если им не удастся выявить, хотя бы в общих чертах, некие повторяющиеся закономерности в том, как организмы проживают свои жизни.

14.2. Компоненты жизненных циклов и их потенциальные преимущества

Чтобы выделять разные типы жизненных циклов, необходимо прежде всего выявить различные их компоненты и понять связанные с этими компонентами преимущества.

14.2.1. Размеры

Размеры особи, вероятно, наиболее очевидная характеристика жизненного цикла организма. Они неодинаковы у разных таксонов, популяций и внутри одной популяции. Как показано в гл. 4, этот признак особенно изменчив у форм с «модульным» строением. Крупный размер организма может повысить его конкурентоспособность или эффективность как хищника, а также снизить уязвимость жертвы. Часто крупные формы лучше сохраняют постоянный уровень функционирования при колебаниях параметров среды (они в меньшей степени «открыты» ее воздействиям из-за более низкой величины отношения площади поверхности тела к его объему). Все это способствует повышению выживаемости более крупных организмов. Кроме того, в рамках вида потомство более крупных особей обычно более многочисленно (см., например, рис. 14.1). Однако крупные размеры могут и увеличивать опасность. У более высокого дерева больше шансов быть поваленным бурей или пораженным молнией; во многих работах отмечается предпочтение хищниками более крупной жертвы (гл. 9).

14.2.2. Скорости роста и развития

Все живые существа увеличивают свои размеры в процессе роста. Каждый организм крупнее зиготы, из которой он развился, причем тем крупнее, чем больше его исходные размеры, быстрее и продолжительнее рост.

С другой стороны, развитие — это постепенная дифференцировка частей организма, позволяющая ему осуществлять различные функции (например, размножаться) на разных стадиях жизненного цикла. Во многих случаях рост и развитие происходят одновременно. Однако это два совершенно отдельных процесса. Одной и той же стадии онтогенеза может соответствовать широкий диапазон размеров, а экземпляры одинакового размера могут различаться по уровню развития. Быстрое развитие может быть выгодным, поскольку приближает начало размножения, сокращает время генерации и тем самым увеличивает скорость роста популяции (гл. 4). С другой стороны, если организму в течение жизни приходится переживать период крайне неблагоприятных условий, бывает выгодной остановка в развитии (т. е. стадия покоя или диапауза) (гл. 5).

14.2.3. Размножение

Скороспелость и отсрочка. — Моноцикличность и полицикличность. — Число актов размножения, число потомков, размер потомков. — Репродуктивные траты: трудности измерения.

Размножение — центральный вопрос, обсуждаемый в данной главе, поскольку с этим процессом связана значительная часть различий в жизненных циклах.

А. Для непосредственной оценки скорости развития неполовозрелых особей часто используют продолжительность пререпродуктивного периода. С другой стороны, организмы можно различать по степени *отсрочки размножения*. Последний подход имеет свои преимущества, поскольку подчеркивает наличие внутри одного вида многих экземпляров, начинающих размножаться при достижении более крупных размеров или более поздней стадии развития, чем их сородичи. В разд. 14.6 обсуждаются явные преимущества быстрого созревания (сокращение времени генерации и т. д.) и, как правило, менее заметные выгоды отсрочки размножения.

Б. Организмы могут производить все свое потомство либо за один-единственный акт размножения (моноцикличность¹), либо за несколько независимых актов, в течение и после каждого из которых они поддерживают себя в состоянии, благоприятствующем выживанию и последующему размножению (полицикличность¹).

В. У полициклических организмов число отдельных актов размножения может варьировать. Ясно, что при прочих равных условиях плодовитость будет тем выше, чем больше число этих актов.

Г. Очевидно, изменчивость возможна и в численности потомства, производимого при отдельном акте размножения. Соответ-

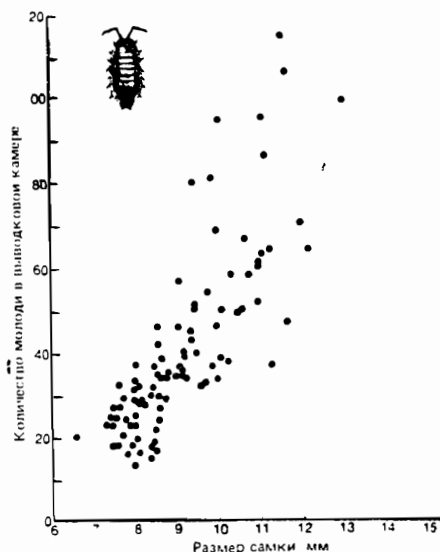


Рис. 14.1. У наземного равноного ракообразного *Armadillidium vulgare* более крупные самки дают больше молоди (по Paris, Pitelka, 1962)

¹ Эти термины применяются в зоологии. В ботанике используются понятия «монокарпия» и «поликарпия» соответственно. — *Прим. ред.*

ственно чем больше эта численность (при прочих равных условиях), тем выше и плодовитость.

Д. Отдельные потомки могут различаться размерами, т. е. количество ресурсов, затраченное на них родительским организмом, бывает неодинаково. Такая изменчивость, по-видимому, связана с различной обеспеченностью яйцеклеток запасом питательных веществ. При этом тратит свои ресурсы исключительно материнский организм, и расходы оказываются совершенно бесполезными, если яйцеклетки не оплодотворяются. (Необходимо отметить, что такие затраты обычно производятся до момента оплодотворения, т. е. почти всегда существует риск, что они окажутся напрасными.) Различия возникают также на ранних

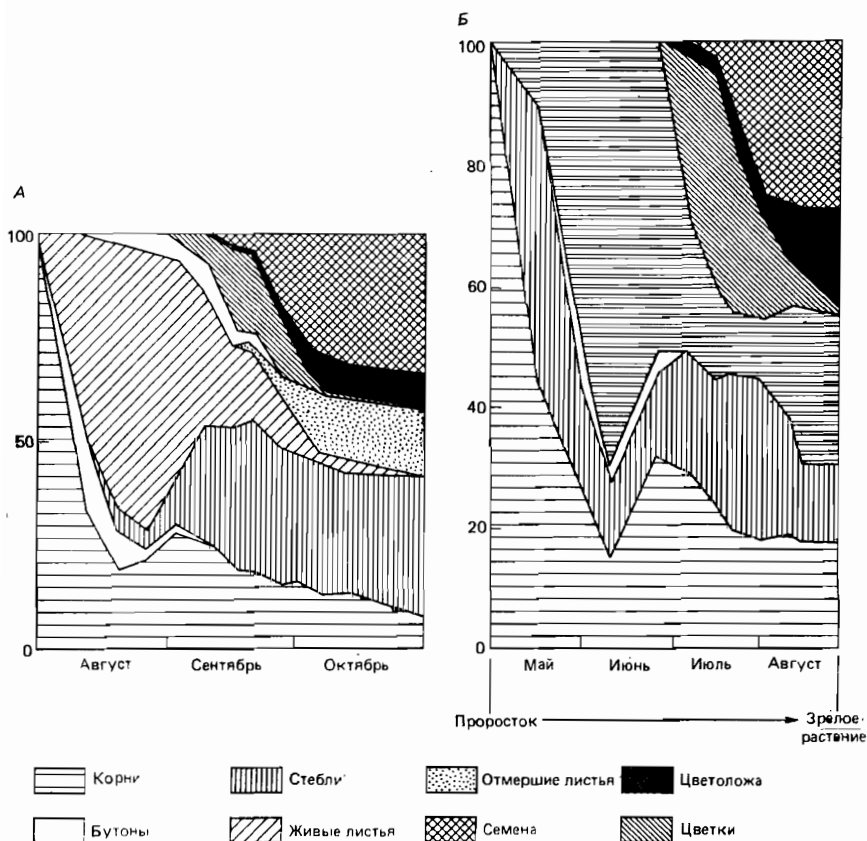


Рис. 14.2. А. Распределение калорий (в процентах) между разными структурами на протяжении жизненного цикла однолетнего сорняка *Senecio vulgaris* (по Harper, Ogden, 1970). Б. Распределение сухой массы (в процентах) между разными структурами на протяжении жизненного цикла другого однолетника — *Chrysanthemum segetum* (по Howarth, Williams, 1972)

стадиях роста и развития эмбрионов, обеспечиваемых питательными веществами непосредственно от матери через плаценту или эквивалентное ей образование. Это свойственно для человека, других млекопитающих и всех семенных растений. Крупное появляющееся на свет потомство часто более конкурентоспособно, лучше усваивает питательные вещества и противостоит стрессовым воздействиям окружающей среды. Таким образом, численность *успешного* потомства данной особи во многих случаях повышается с увеличением размеров производимых организмов.

Е. Наконец, жизненные циклы часто описывают с помощью сложной меры репродуктивной активности, обозначаемой как «репродуктивные траты» (или «репродуктивное усилие»). Иногда ее выражают абсолютным количеством ресурсов, использованным организмом на размножение, однако лучше оценивать *долю* потребленных питательных веществ, затраченную на размножение за *определенный период времени*.

Репродуктивным тратам гораздо легче дать определение, чем измерить их. В идеале необходимо было бы выделить соответствующий ограниченный ресурс и проследить в течение некоторого времени за его расходом в различных частях организма и физиологических процессах. На деле же даже самые лучшие исследования учитывают лишь распределение по разным структурам на нескольких стадиях жизненного цикла энергии (рис. 14.2, А) или сухой массы (рис. 14.2, Б) (Harper, Ogden, 1970; Howarth, Williams, 1972). Наиболее распространенный способ оценки репродуктивных трат состоит в измерении отношений веса гонад к весу тела, веса семян к весу растения или объема помета (кладки) к объему родительского организма. Такой путь далек от совершенства, но все же позволяет получить сравнимые данные (см. обсуждение Hart, Begon, 1982).

14.2.4. Значение сомы

Забота о потомстве, долгожительство, расселение, запасание ресурсов, пищедобывательная и защитная активность.

Размножение — не единственный компонент жизненного цикла. Важное значение может принадлежать и признакам соматических тканей организма.

А. Между видами и внутри них существуют значительные различия в затратах родительских особей на защиту потомства, его вскармливание или обеспечение пищей.

Б. Продолжительность жизни сама по себе роли не играет, но, естественно, она важна во многих случаях, когда ее увеличение ведет к росту числа актов размножения и/или удлинению периода заботы о потомстве.

В. И плодovitость, и выживаемость могут меняться под влиянием расселения — неотъемлемой части жизненного цикла любого организма (см. гл. 5).

Г. Запасание энергии и/или ресурсов выгодно организмам, переживающим периоды пониженного или нерегулярного пищевого снабжения (возможно, это свойственно большинству видов). Запас может быть израсходован на обмен веществ, рост, защиту или размножение, т. е. в целом на повышение в будущем выживаемости и плодovitости.

Д. Организмам, как правило, выгодно затрачивать энергию и/или ресурсы на развитие структур или процессов, усиливающих их пищедобывательную или защитную активность, поскольку это в свою очередь может ускорять рост, повышать выживаемость и плодovitость.

14.3. Репродуктивная ценность

Что такое репродуктивная ценность? — Словесная характеристика.

Попытка с помощью какого-то одного параметра охарактеризовать множество признаков разнообразных жизненных циклов, отразив при этом ход эволюции, кажется почти безнадежной. Однако именно это позволяет сделать концепция «репродуктивной ценности» (Fisher, 1930).

Естественный отбор благоприятствует максимально приспособленным организмам, т. е. тем, *относительный* вклад которых в будущее популяции наиболее высок. Этот вклад определяется всеми компонентами жизненного цикла посредством плодovitости и выживаемости. Репродуктивная ценность — мера совместного действия плодovitости и выживаемости, одновременно учитывающая относительный (а не абсолютный) вклад каждого организма в будущее популяции. Определение и описание репродуктивной ценности выглядит следующим образом.

Репродуктивная ценность (RV) организма в возрасте или на стадии x (RV_x) определяется на основе статистических подходов, обсуждаемых в гл. 4.

$$RV_x = \sum_{t=x}^{t=\infty} m_t \cdot S_{x \rightarrow t} \cdot \frac{N_{T(x)}}{N_{T(t)}},$$

где m_t — успех размножения особи на стадии или в возрасте t ; $S_{x \rightarrow t}$ — вероятность доживания особи возраста x до возраста t , равная l_t/l_x (гл. 4); $N_{T(t)}$ — размер популяции, когда организм соответствует стадии или возрасту t ; Σ — знак суммы.

Для понимания данного уравнения проще всего представить RV_x как сумму двух слагаемых:

$$\begin{aligned} \text{репродуктивная} &= \text{потомство в дан-} + \text{остаточная репродуктивная} \\ \text{ценность} &= \text{ном возрасте} + \text{ценность} \\ \text{или} & \\ RV_x &= m_x + \sum_{t=x+1}^{t=\infty} m_t \cdot S_{x \rightarrow t} \cdot \frac{N_{T(x)}}{N_{T(t)}} \end{aligned}$$

Потомство в данном возрасте — просто успех размножения особей на текущей стадии (m_x). *Остаточная репродуктивная ценность* (Williams, 1966) — сумма «ожидаемого потомства» всех последующих стадий с учетом для каждой из них изменения численности популяции (т. е. отношения $N_{T(x)}/N_{T(t)}$ — по причинам, указываемым ниже). «Ожидаемое потомство» на стадии t равно $m_t \cdot S_{x \rightarrow t}$, т. е. успеху размножения особи на данной стадии с поправкой на вероятность ее достижения.

Когда *средний* размер популяции остается примерно постоянным, т. е. отсутствует длительная тенденция к повышению или понижению ее численности, выражение для репродуктивной ценности принимает наиболее простой вид. В этих случаях $N_{T(x)} = N_{T(t)}$, и отношение $N_{T(x)}/N_{T(t)}$ обращается в единицу. Тогда репродуктивная ценность организма — просто ожидаемое потомство текущей и всех будущих стадий жизни особи.

Однако, если происходит стойкое повышение или снижение численности популяции, это необходимо учитывать. Когда популяция растет, $N_{T(x)}/N_{T(t)} < 1$ и будущее (т. е. «остаточное») размножение приносит сравнительно мало в величину RV_x (поскольку мал его *относительный* вклад). Когда численность популяции падает, $N_{T(x)}/N_{T(t)} > 1$ и остаточная репродуктивная ценность может оказаться выше ценности в данный момент из-за повышения относительного вклада размножения особи в будущее популяции.

Из сказанного видно, что *репродуктивная ценность* — термин, отражающий особенности вида и стадии развития. Важно запомнить следующее: (а) репродуктивная ценность — сумма текущего репродуктивного выхода и остаточной (т. е. будущей) репродуктивной ценности; (б) остаточная репродуктивная ценность объединяет ожидаемые в будущем выживаемость и плодовитость; (в) это осуществляется с учетом относительного вклада отдельного организма в будущее популяции; (г) репродуктивная ценность — «валюта», в которой оценивается значимость отдельного жизненного цикла с точки зрения естественного отбора. Среди жизненных циклов, представленных в популяции, естественный отбор будет благоприятствовать тому, который имеет самую высокую *суммарную* репродуктивную ценность (т. е. максимальную сумму текущей и остаточной репродуктивных ценностей).

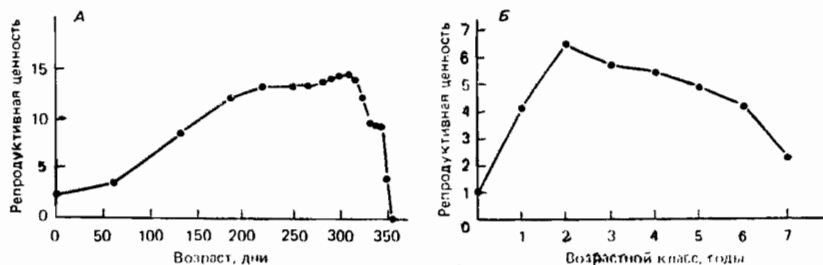


Рис. 14.3. Обычно репродуктивная ценность с возрастом сначала растет, а затем падает. А. Однолетник *Phlox drummondii* (Leverich, Levin, 1979). Б. Самки серой белки (Charlesworth, 1980, по Barkalow et al., 1970)

На рис. 14.3 представлено изменение с возрастом репродуктивной ценности двух различных видов. Она низка у молодых, когда вероятность дожить до половой зрелости мала, а также у старых организмов, поскольку плодовитость и (или) выживаемость с возрастом падают. Однако конкретный ход изменений зависит от видоспецифичного соотношения рождаемости и смертности на различных возрастных стадиях.

14.4. Компромисс жизненного цикла

Реальный жизненный цикл — компромиссное расходование ресурсов.

Легко описать гипотетический организм, имеющий все признаки, необходимые для достижения высокой репродуктивной ценности. Он размножается почти сразу же после рождения, дает многочисленное, крупное, защищенное потомство, о котором заботится; он размножается многократно и часто на протяжении бесконечно долгой жизни; он побеждает в конкурентной борьбе, избегает хищников и легко добывает пищу. Описать такое существо легко, но представить трудно, просто потому, что невозможно одновременно расходовать все свои ресурсы и на размножение, и на выживание; ярко выраженная забота о потомстве не позволит производить его в большом количестве. Короче говоря, уже здравый смысл говорит о том, что реальный образ действий и жизненный цикл организма должны отражать компромиссное распределение доступных ресурсов.

14.4.1. Компенсации

Отрицательные корреляции между особенностями жизненных циклов. — Различия в поступлении ресурсов могут маскировать компенсации и приводить к положительным корреляциям.

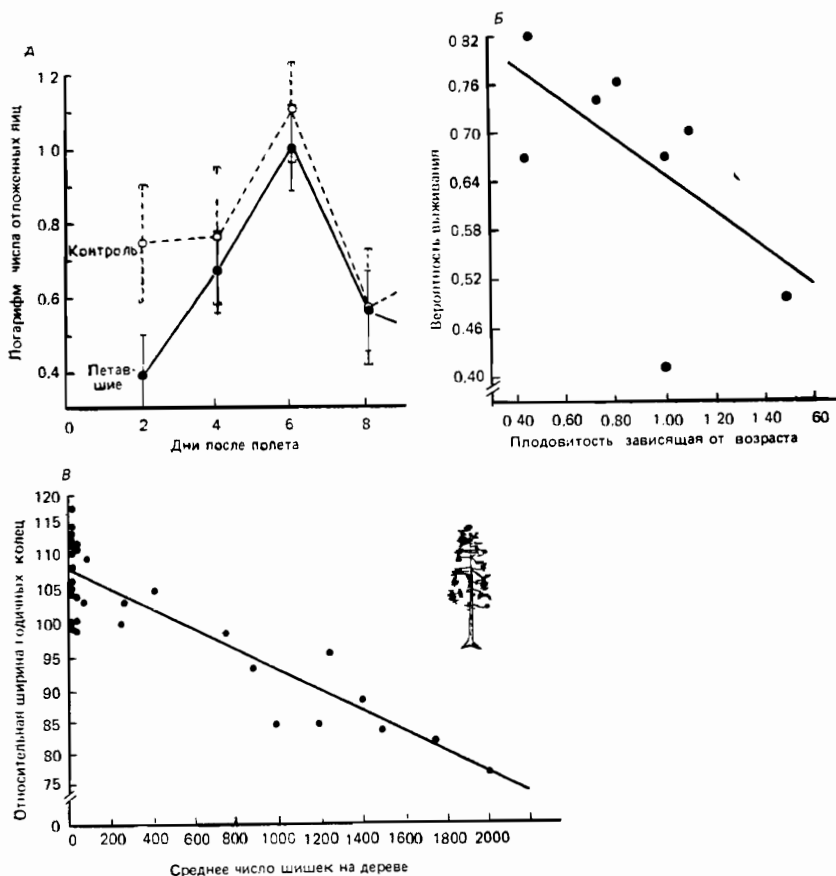


Рис. 14.4. Компенсация в жизненных циклах. А. Индукция полета снижает последующую плодовитость у самок плодовой мушки *Drosophila subobscura* (на графике указаны средние данные и стандартные отклонения) (Inglesfield, Began, 1983). Б. Отрицательная корреляция между количеством шишек и годовым приростом в популяции дугласии (*Pseudotsuga menziesii*) (Eis et al., 1965). В. Отрицательная корреляция между текущей плодовитостью и вероятностью последующего выживания у хищных коловраток *Asplanchna brightwellii* (Snell, King, 1977)

То, что жизненные циклы представляют собой компромиссы, видно из случаев, когда на определенные структуры или виды жизнедеятельности расходуется «ненормально» много ресурсов за счет прочих отправлений. «Компенсации» — преимущества от одного процесса, приобретенные ценой другого. Самка плодовой мушки *Drosophila subobscura*, например, при создании для нее условий миграции немедленно снижает плодовитость, которая

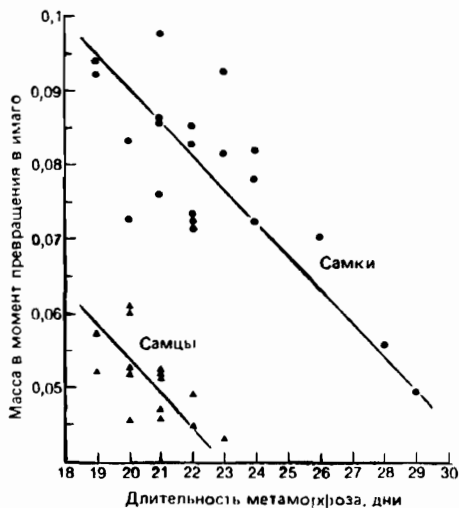


Рис. 14.5. Различия в величине получаемых ресурсов, маскирующие возможные компенсации: в лабораторных условиях имагинальная линька в первую очередь проходит у наиболее крупных особей *Charthippus brunneus* (по Wall, 1985)

более интенсивным размножением; более интенсивное размножение — с менее выраженным ростом и т. д. Однако между двумя явно альтернативными процессами достаточно часто прослеживается *положительная* корреляция. На рис. 14.5, например, показано, что кобылки, первыми достигающие стадии имаго, являются самыми крупными (Wall, 1985). Объяснить это несложно. У этих насекомых наблюдается конкурентная иерархия, при которой наиболее конкурентоспособные особи развиваются быстрее и вырастают более крупными, поскольку потребляют больше корма. Менее конкурентоспособные особи едят меньше, поэтому имеют мелкие размеры и созревают медленнее. Однако это свидетельствует не об отсутствии компромисса (вероятно, индивиды могли бы стать еще крупнее за счет замедления развития или же ускорить его при уменьшении размеров), а просто указывает на маскировку многих компромиссов эффектами конкурентной иерархии. Следовательно, когда разные особи (разные популяции или разные виды) получают существенно различающиеся количества ресурсов, можно ожидать положительных корреляций между биологически выгодными процессами.

потом уже никогда не поднимается до уровня, отмечаемого у «немигрировавшего» контроля (рис. 14.4, А; Inglesfield, Begon, 1983). Дугласия (*Pseudotsuga menziesii*) растет тем медленнее, чем больше на ней шишек (рис. 14.4, В; Eis et al., 1965), а у хищных коловраток *Asplanchna brightwelli* при повышении плодовитости снижается выживаемость (рис. 14.4, Б; Snell, King, 1977). С каждой особенностью жизненного цикла, способной повысить репродуктивную ценность, сочетается изменение, стремящееся ее понизить.

Следовательно, компенсации имеют тенденцию выражаться в отрицательных корреляциях: более активная миграция связана с ме-

14.4.2. Репродуктивные траты

Текущее размножение часто подавляет выживаемость, рост или будущее размножение, поскольку организм располагает ограниченными ресурсами.— Репродуктивные «траты» — это снижение остаточной репродуктивной ценности, часто опосредованное уменьшением «размера».— Естественный отбор благоприятствует жизненным циклам с максимальной суммой настоящей и остаточной репродуктивной ценности.

Примеры дугласий и коловраток на рис. 14.4 демонстрируют понятие «репродуктивных трат». В данном случае термин «траты» означает, что повышение текущих расходов на размножение способно снизить выживаемость и(или) скорость роста, а следовательно, и потенциал будущего размножения (т. е. остаточную репродуктивную ценность). На рис. 14.6 это показано для случая длительного изучения благородного оленя на о. Рам в Шотландии (Clutton-Brock et al., 1983). Отелившиеся самки, выкармливающие оленят в течение лета («молочные»), сравниваются с половозрелыми, но не забеременевшими или не отелившими самками того же возраста («яловыми»). У молочных самок риск гибели выше (рис. 14.6, А), а вероятность будущего размножения ниже (рис. 14.6, Б). Яловые самки были упитаннее молочных. Вероятно, это отражает физиологические траты на вынашивание и выкармливание телят, снижающие остаточную репродуктивную ценность молочных самок.

Вопрос о репродуктивных тратах еще проще рассмотреть на примере растений. Монокарпики, например наперстянка (*Digitalis purpurea*), цветут, достигнув критического размера, на второй год после прорастания или даже позже, а после созревания семян обычно отмирают. Однако, если семян не образуется (в частности, при удалении или повреждении соцветия), из базальной розетки отрастает новый генеративный побег и растение вновь зацветает на следующий год, часто увеличив при этом свои размеры. Садоводы, заинтересованные в удлинении срока жизни многолетних цветущих трав, должны удалять их созревающие плоды, конкурирующие за ресурсы, которые могли бы пойти на повышение выживаемости и усиление цветения в следующем году.

Репродуктивные траты можно наблюдать, поскольку ресурсы организмов не безграничны. Это четко показано при изучении мокрицы *Armadillidium vulgare* (Lawlor, 1976). Из табл. 14.1 следует, что, несмотря на незначительное повышение суммарных затрат энергии у размножающихся самок, основной эффект размножения заключался в отвлечении большого ее количества от процесса роста.

Таким образом, организмы с отсрочкой размножения или не достигающие его максимальной интенсивности обычно растут

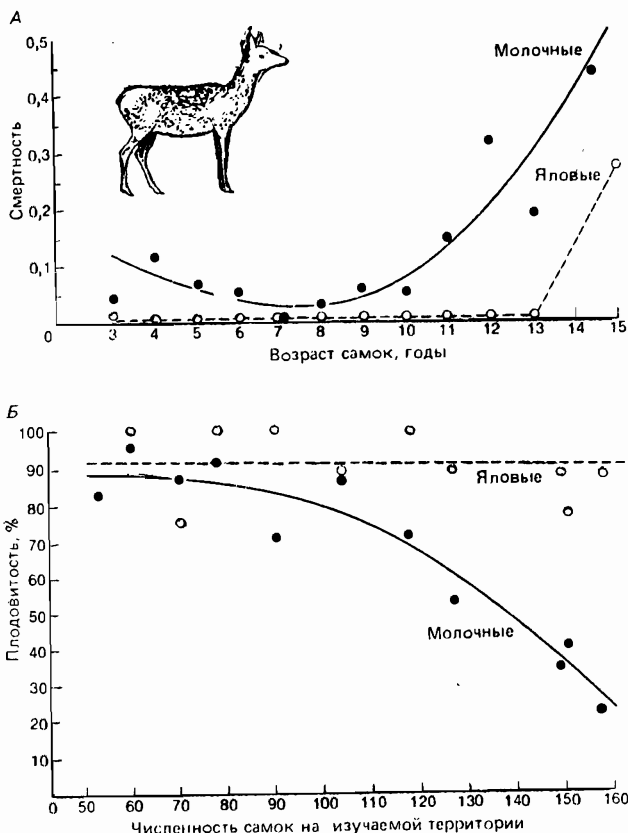


Рис. 14.6. Репродуктивные траты у самки благородного оленя (*Cervus elaphus*). А. В любом возрасте смертность молочных самок выше, чем у яловых. Б. Вероятность отела на следующий год у яловых самок выше, чем у молочных, особенно при высокой плотности популяции (по Clutton-Brock et al., 1983).

быстрее, вырастают крупнее и расходуют больше ресурсов на поддержание жизнедеятельности и создание запасов. Можно сказать, что такое ограничение размножения приводит к увеличению «соматических запасов», но ради простоты и краткости будем просто говорить об увеличении размеров (под «размером» здесь понимается не только привычное значение этого слова, но также накопленные резервы, состояние организма и т. д.). С этой точки зрения повышение текущей эффективности размножения чревато сокращением возможных размеров, что часто означает снижение остаточной репродуктивной ценности. Следовательно, «стоимость» текущего размножения в конечном итоге — снижение остаточной репродуктивной ценности. А поскольку естественный отбор благоприятствует жизненному циклу

Таблица 14.1. Энергия, направляемая на рост и размножение размножающихся и неразмножающимися самками *Armadillidium vulgare*. Значения даны в калориях, расходуемых за один личинный цикл (по Lawlor, 1976)

	Размерный класс самок, мг			
	Размножающиеся		Неразмножающиеся	
	25—59	60—100	20—59	60—100
Рост	10,0	11,9	24,1	30,5
Размножение	16,0	26,4	—	—
Суммарная продукция	26,0	38,3	24,1	30,5

с максимальной суммарной репродуктивной ценностью (с. 12), он должен вести к *компромиссному* циклу, у которого сумма текущей эффективности размножения и остаточной репродуктивной ценности наивысшая на всех его стадиях. Это фундаментальнейший принцип, лежащий в основе эволюции жизненных циклов.

14.4.3. Компромиссы и оптимумы

Оптимумы жизненных циклов соответствуют максимуму чистой, а не общей выгоды. — Это показано на примере размера кладок у стрижей.

Распределение ограниченных ресурсов — не единственный компромисс, присущий жизненному циклу организма. Например, животные с крупными запасующими органами должны «платить» за их наличие снижением подвижности и, вероятно, способности избегать хищников или добывать подвижную пищу (Pond, 1981). Сходным образом растения, образующие большое количество крупных сочных плодов, должны расплачиваться за это, либо формируя способные выдерживать их соматические структуры, либо теряя устойчивость перед лицом стихии. Другими словами, увеличение выгод часто требует неизбежного повышения затрат. Поэтому логично ожидать, что естественный отбор благоприятствует не максимальной общей выгоде, а компромиссной — оптимальной, при которой максимальна *чистая* выгода (выгода минус затраты). Таким образом, можно предполагать, что запасующие органы обеспечивают максимум не самих запасов, а разницы между выгодой от их создания и тратами на поддержку и перемещение неизбежно разрастающихся при этом частей организма.

Сходный довод может быть выдвинут и при обсуждении вопроса о числе яиц в кладке птиц. Оно будет отражать компромиссное распределение ресурсов (например, более крупная кладка оставит птице меньше ресурсов для избегания хищника, будущего размножения и т. д.). Кроме того, на размер кладки

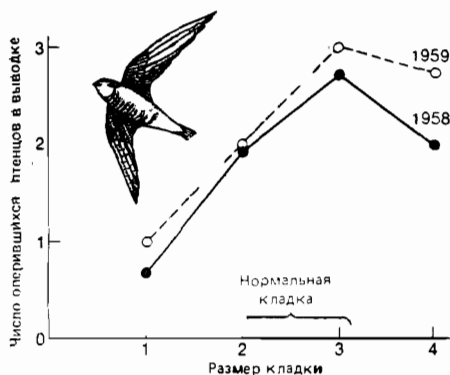


Рис. 14.7. Размер кладки и число оперившихся птенцов у стрижа (*Apus apus*). Когда число яиц в кладке искусственно повышали до четырех, до оперения доживало меньше птенцов (по Perrins, 1964)

птенцов. Следовательно, естественный отбор способствовал компромиссному, т. е. оптимальному размеру кладки, при которой чистая выгода (не общее число птенцов, а число выживших потомков) максимальна.

14.4.4. Какие ресурсы взаимокompенсируются?

Ресурсы, распределение которых важно для репродуктивной ценности организма, в разных случаях неодинаковы. Физиологические потребности при образовании разных органов различны — в пыльнике цветка соотношение N, P, K, S иное, чем в пестике. На практике для упрощения сравнения затраты обычно выражают в единицах энергии, поскольку измерить ее технически гораздо легче, чем большинство других параметров.

Однако в ряде случаев решающим может оказаться вполне определенный ресурс. Рост и размножение американского лося, например, могут быть лимитированы количеством натрия, накопленного им в короткий сезон питания водной растительностью (Botkin et al., 1973). Следовательно, жизненный цикл этого вида, вероятно, зависит от оптимального распределения натрия между родителем и потомством, а также между разными процессами, связанными с использованием натрия (Hager, 1977). Однако, к счастью, выделение типов жизненных циклов и их определяющих признаков обычно возможно просто на основе концепции разделения «ограниченных ресурсов» без их конкретной идентификации.

часто будет влиять и то, что чем больше птенцов, тем труднее обеспечить им нормальное питание. Перринс (Perrins, 1964), например, экспериментировал с кладкой стрижа (*Apus apus*), стремясь выяснить, повысится ли чистая выгода при увеличении числа яиц сверх обычных двух-трех. Оказалось — нет (рис. 14.7). Когда в гнездо в период вылупления добавляли четвертого птенца, выживаемость *всех* птенцов падала и число оперяющихся птиц (т. е. численность потомства) снижалась. Стрижи, по-видимому, не способны успешно выкормить одновременно четырех

14.5. Местообитания и их классификация

На местообитания следует смотреть с точки зрения конкретного организма.

Определенный жизненный цикл, которому благоприятствует естественный отбор, зависит от местообитания рассматриваемого организма, следовательно, формируется под решающим воздействием этого «местообитания». Однако местообитание и жизненный цикл каждого организма уникальны. Значит, устанавливая между ними связь, необходимо классифицировать местообитания, описав их в единых терминах. Более того, сами термины должны быть разделены и классифицированы с точки зрения рассматриваемого организма. Например, трудно предсказать, столкнется ли однолетнее растение с необычно холодной зимой или жарким летом, поскольку оно живет только один год. Однако для долгоживущего дерева прогнозировать число переживаемых холодных, умеренных и жарких лет гораздо легче. Сходным образом небольшой лесок может быть неоднородным местообитанием для жуков, нападающих на скопления тли, однородным для грызунов, питающихся попавшими на почву семенами, и лишь частью неоднородного местообитания для крупных хищных сарычей, живущих на более обширных пространствах. Следовательно, тип местообитания целиком зависит от того, кто им пользуется. Итак, на какой же основе мы можем или должны строить классификацию?

14.5.1. Пространственно-временная классификация местообитаний

Местообитания могут быть неизменными, сезонными, непредсказуемыми или эфемерными, непрерывными, пятнистыми или изолированными.

Одна из общих классификаций местообитаний предложена Саутвудом (Southwood, 1977), рассмотревшим способы их изменения в пространстве и времени. Во времени с позиций организма местообитание может быть *неизменным* (условия среды бесконечно долго остаются благоприятными или неблагоприятными), *предсказуемо сезонным* (регулярная смена благоприятных и неблагоприятных периодов), *непредсказуемым* (благоприятные периоды различной длительности перемежаются также изменчивыми неблагоприятными периодами) или *эфемерным* (предсказуемо короткий благоприятный период сменяется бесконечно долгим неблагоприятным).

В пространстве местообитание может быть *непрерывным* (благоприятная область обширнее той, которую может освоить организм, даже применяя специфические механизмы расселе-

ния), *пятнистым* (благоприятные и неблагоприятные области перемежаются, но организм без труда переходит из одной благоприятной области в другую) или *изолированным* (ограниченные в размере благоприятные области расположены слишком далеко друг от друга, и перемещения организма между ними, если и возможны, то крайне редки и случайны).

На основе этих пространственно-временных характеристик может быть выделено 12 типов местообитаний. Десять из них пригодны для жизни. Два типа, очевидно, в этом плане весьма проблематичны — непрерывные и изолированные эфемерные местообитания.

14.5.2. Классификация местообитаний по их демографическим эффектам

Местообитания можно классифицировать по влияниям «размера» на остаточную репродуктивную ценность, хотя такой способ дает только сравнительные результаты. — Различные типы местообитаний могут возникать по многим причинам.

Альтернативный или, скорее, комплементарный метод классификации местообитаний делает упор на влиянии «размера» организма (с. 18) на его выживаемость и будущую плодовитость, т. е. остаточную репродуктивную ценность (ОРЦ) (Вегон, 1985).

При этом можно выделить следующие типы местообитаний:

1. *Благоприятные в отношении размера.* У занимающих их организмов ОРЦ быстро растет с увеличением размера (рис. 14.8, А). В этом случае отмечаются значительные репродуктивные траты, поскольку текущее размножение ведет к более мелкому, чем в принципе возможно, размеру, а это в свою очередь влечет за собой снижение ОРЦ.

2. *Нейтральные или неблагоприятные в отношении размера.* Здесь ОРЦ прижившихся организмов мало меняется или падает с увеличением размера (рис. 14.8, А). Следовательно, репродуктивные траты в этом случае незначительны.

3. *Благоприятные в отношении размера потомства.* Репродуктивная ценность потомства быстро растет с увеличением его размера (рис. 14.8, Б). (Для неполовозрелых организмов репродуктивная и остаточная репродуктивная ценности — одно и то же.)

4. *Нейтральные и неблагоприятные в отношении размера потомства* (рис. 14, Б).

Таким образом, любая популяция занимает местообитание либо благоприятное, либо нейтральное (или неблагоприятное) в отношении размера как самого организма, так и его потомства. Следовательно, эти местообитания можно объединить в че-

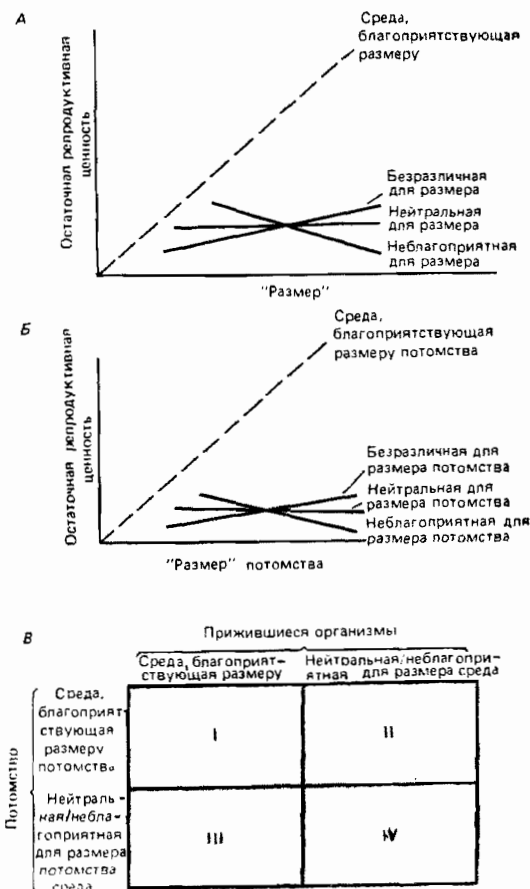


Рис. 14.8. Демографическая классификация местообитаний. **A.** Местообитания прижившихся особей (в противоположность недавно появившемуся потомству) могут быть *либо* сравнительно благоприятными в отношении размера (остаточная репродуктивная ценность при увеличении «размера» резко возрастает), *либо* сравнительно нейтральными, безразличными или неблагоприятными для размера. **Б.** Местообитания недавно появившегося потомства могут быть *либо* сравнительно благоприятными в отношении его размера, *либо* относительно нейтральными, безразличными или неблагоприятными для размера. **В.** Комбинируя эти пары, можно получить четыре основных типа местообитаний для всего жизненного цикла организма (I—IV)

четыре типа (рис. 14.8, В). Наиболее важным свойством этой классификации, возможно, является (как и у множества других аспектов изучения жизненных циклов) ее сравнительный характер. Местообитание можно считать благоприятным в отношении размера, только *сравнивая* его с другим местообитанием, которое в данном случае окажется, допустим, нейтральным в отно-

шении размера. Задача такой классификации — выявление различий между местообитаниями, а не описание их в абсолютных величинах. Но это никоим образом не снижает ее значения для нашего анализа типов жизненных циклов.

Крайне важно также понимание множества разных причин, обуславливающих возникновение того или иного типа местообитаний. Вероятно, благоприятными в отношении размера они будут по двум основным причинам. Во-первых, крупный размер даст преимущество при наличии интенсивной конкуренции, когда выживают и размножаются только «самые крупные» конкуренты. Хороший пример этого — самцы благородного оленя, среди которых только самые конкурентоспособные имеют гаремы. С другой стороны, крупный размер благоприятен и тогда, когда мелкие взрослые особи особенно подвержены гибели из-за хищничества или влияния абиотических факторов. Не исключено, например, что именно величина крупных двустворчатых моллюсков предохраняет их от выедания крабами и гагами.

Местообитания нейтральны или неблагоприятны в отношении размера, вероятно, по трем основным причинам. Во-первых, значительная доля смертности может быть неизбирательной и неизбежной независимо от размера. Например, при высыхании временных водоемов большинство населяющих их организмов гибнет независимо от накопленных соматических запасов. Во-вторых, при отсутствии конкуренции условия могут быть так благоприятны, что высокая вероятность выжить и высокая численность потомства свойственны всем обитающим здесь организмам независимо от их размеров (т. е. вновь «размер ни при чем»). Это справедливо, по крайней мере временно, для первых колонистов, заселяющих только что возникшие биотопы. И наконец, местообитание может быть неблагоприятным в отношении размера просто потому, что к гибели в нем особенно чувствительны наиболее крупные организмы. Например, в Амазонке хищные птицы нападают преимущественно на самых крупных представителей карпозубых рыб.

Аналогичные рассуждения касаются местообитаний, благоприятных, нейтральных и неблагоприятных в отношении размера потомства.

14.6. Моноцикличность и полицикличность; скороспелость и отсрочка размножения

Скороспелость и моноцикличность выгодны в местообитаниях, нейтральных к размеру. — Отсрочка и полицикличность выгодны в местообитаниях, благоприятных к размеру. — Скороспелость и моноцикличность требуют компромиссов.

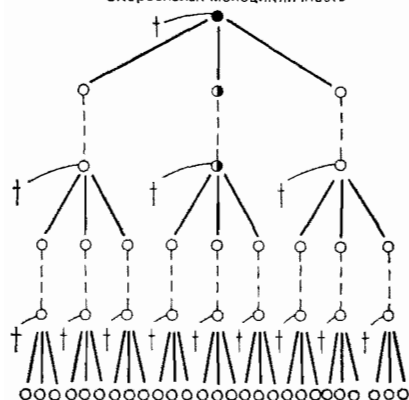
Вооружившись этой демографической классификацией местообитаний, можно приступить к анализу их связи с жизненными циклами с вопроса о различиях местообитаний, благоприятствующих моно- или полицикличности, относительной задержке размножения или относительной скороспелости. Рассмотрим четыре гипотетических организма (рис. 14.9). Они обитают в среде, нейтральной в отношении размера. Выживаемость в зимнее время независимо от размера равна 100%. Повышение плодовитости с увеличением размера отсутствует из-за репродуктивных ограничений. Из этих четырех организмов первый — скороспелый и моноциклический: он начинает размножаться в годовалом возрасте, отдает максимум ресурсов трем своим потомкам, а сам погибает. Второй — скороспелый, но полициклический: он начинает размножаться через год после рождения и каждый следующий год продолжает размножаться, однако ежегодно дает только одного потомка и при этом растет сам. Третий организм — моноциклический, но переходит к размножению лишь на втором году жизни, дает трех потомков, а сам погибает. Наконец, четвертый организм — полициклический с отсрочкой размножения до второго года. В этот и каждый следующий год он дает по одному потомку.

Из рисунка видно, что в среде, нейтральной в отношении размера, скороспелость гораздо выгоднее отсрочки, а моноциклическость — полициклическости. У скороспелых организмов время генерации короче, поэтому скорость роста популяции выше.

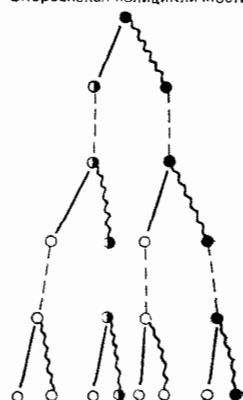
У моноциклических организмов из-за большого вклада ресурсов в размножение скорость последнего выше (гл. 4). Однако благоприятно только сочетание скороспелости и моноциклическости, поскольку полициклические организмы и организмы с отсрочкой размножения не повышают своей остаточной репродуктивной ценности из-за репродуктивных ограничений (т. е. траты на размножение у скороспелых и моноциклических организмов очень незначительны).

В противоположность этому рис. 14.10 соответствует местообитанию, благоприятному в отношении размера. На рис. 14.10, А, например, сравниваются моноциклические организмы со скороспелостью и отсрочкой размножения. При этом особи с отсрочкой *благодаря более крупному размеру* производят десять (а не трех) потомков. Это на одного *больше*, чем в двух генерациях скороспелых организмов ($3 \times 3 = 9$), следовательно, естественный отбор благоприятствовал бы отсрочке. На рис. 14.10, Б проведено аналогичное сравнение моноциклических и полициклических скороспелых организмов. При этом рассмотрены суровые зимние условия, при которых выживаемость полициклических родителей равна 100% из-за их крупных размеров, а у мелких моноциклических особей она достигает только 33%. Как видно из ри-

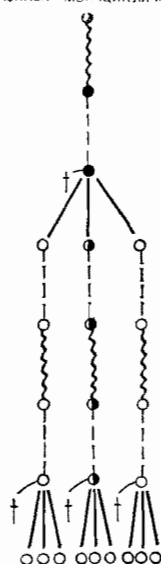
Скороспелая моноцикличность



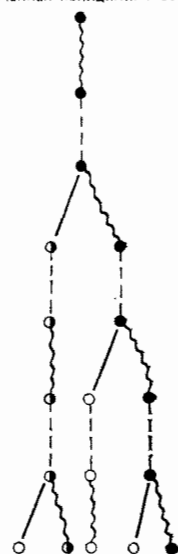
Скороспелая полицикличность



Отсроченная моноцикличность



Отсроченная полицикличность



Гибель

Рождение

Выживание зимой

Выживание половозрелых особей летом

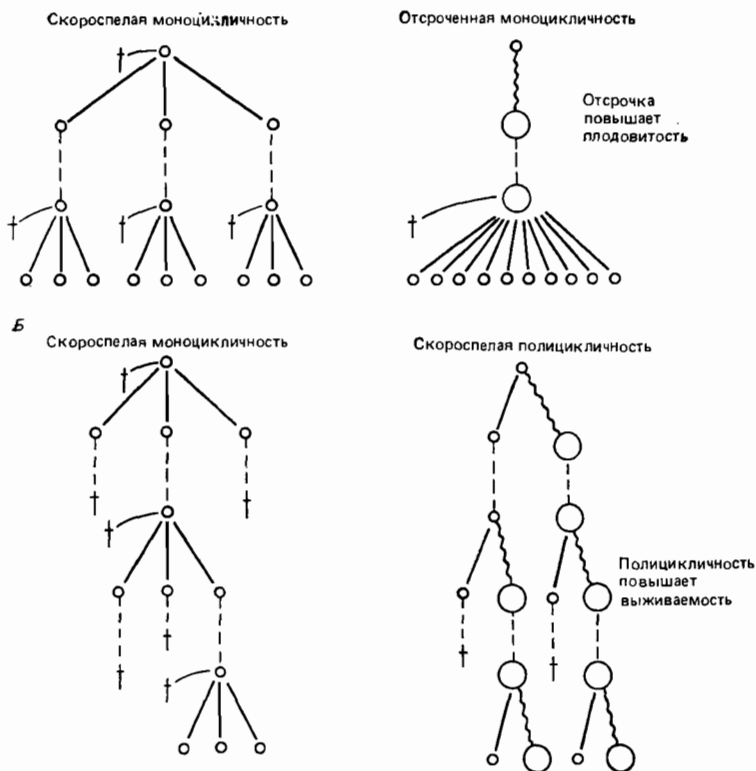


Рис. 14.10. Типы организмов, сходные с изображенными на рис. 14.9, но в местообитании, благоприятном в отношении размера. А. Отсрочка размножения ведет к увеличению размера, что существенно повышает плодовитость. Отсрочка выгоднее скороспелости. Б. Репродуктивные ограничения при полицикличности ведут к увеличению размера, заметно повышая выживаемость в зимнее время. Полицикличность выгоднее моноцикличности

Рис. 14.9. Четыре типа организмов в нейтральном отношении размера местообитания. Выживаемость равна 100% зимой для всех, а летом для прижившихся полициклических взрослых; моноциклические взрослые дают по три потомка и погибают, полициклические взрослые — по одному потомку и выживают. Светлый и полужакрашенный кружки — отдельные особи, судьба которых прослежена на протяжении одной или более генераций. Этот тип местообитаний благоприятствует скороспелости и моноцикличности (т. е. эти свойства обеспечивают наиболее многочисленное потомство), поскольку репродуктивные траты у всех особей равны нулю

сунка, полициклические организмы оставляют больше потомства, и естественный отбор благоприятствовал бы именно им.

Таким образом, в местообитаниях, благоприятных в отношении размера, отсрочка и полициклическость должны вести к увеличению размеров. При этом ОРЦ повышается *сильнее*, чем одновременно снижается текущая репродуктивная отдача. Следовательно, отсрочка и полициклическость должны давать более высокую суммарную репродуктивную ценность по сравнению со скороспелостью и моноциклическостью, и естественный отбор должен благоприятствовать именно первой паре признаков.

В противоположность этому в местообитании, нейтральном или неблагоприятном в отношении размера, отсрочка и полициклическость, ведущие к увеличению размера, сопровождаются весьма незначительным повышением или даже снижением ОРЦ. Следовательно, предпочтительным должно быть сочетание скороспелости и моноциклическости. Однако сами эти признаки жизненного цикла требуют от организма компромисса. Моноциклический организм производит все свое потомство одновременно, т. е. ни один из потомков не появляется на свет раньше других. Однако если бы он не давал всех потомков сразу, то первый из них мог бы сформироваться раньше остальных. Другими словами, моноциклическость «оплачивается» определенной отсрочкой размножения. Таким образом, местообитание, нейтральное в отношении размера, благоприятно *либо* для моноциклическости, *либо* для очень скороспелой полициклическости.

Хороший пример такого типа местообитания — пахотные земли, поскольку смертность взрослых особей на них неизбежна. При ежегодной вспашке прижившиеся растения уничтожаются независимо от их размера. Характерная сорная флора состоит из скороспелых и моноциклических однолетников (вместе с некоторыми полициклическими многолетниками, для которых вспашка не смертельна).

14.7. Направление ресурсов на размножение и связанные с ним траты

Репродуктивные траты в благоприятных и нейтральных в отношении размеров местообитаниях на примере одуванчиков. — Жизненные циклы ленточных червей. — «Траты» могут превосходить выделенные ресурсы. — Жизненные циклы ящериц. — Самоубийственный жизненный цикл лосося.

Мы уже указывали (с. 22), что в местообитании, благоприятном (но не нейтральном) в отношении размера, размножение связано со значительными затратами ресурсов. Следовательно, по аналогии с предыдущим разделом можно сделать вывод, что репродуктивному ограничению в виде низкой доли

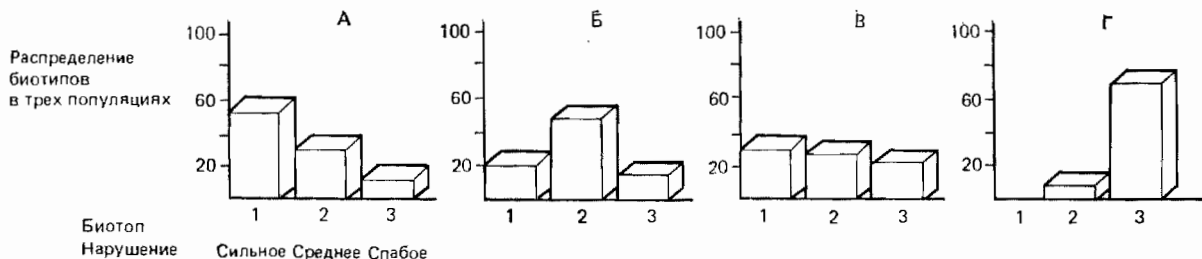
ресурсов, направляемых на размножение, должны благоприятствовать нейтральные или неблагоприятные в отношении размера местообитания.

Это можно видеть, например, на разных «биотипах» в трех популяциях одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) (Gadgil, Solbrig, 1972; Solbrig, Simpson, 1974, 1977). Эти популяции состояли из ряда клонов, отличимых электрофоретическим способом и относившихся к четырем биотипам (А — Г). Популяции произрастали на тропинке (смертность взрослых растений самая неизбирательная), на старом огороженном пастбище (местообитание с наиболее сильной конкуренцией между взрослыми растениями и, следовательно, благоприятное в отношении размера) и в промежуточных условиях. В соответствии с предсказаниями биотип, преобладавший на тропинке (А), направлял на размножение ресурсов больше всех независимо от местообитания, а биотип, доминировавший на старом пастбище (Г), — меньше всех (рис. 14.11). Биотипы Б и В занимали примерно промежуточное положение как по роли в местообитаниях, так и по распределению ресурсов.

Репродуктивные траты могут быть низкими (или даже отсутствовать) при избыточном обеспечении организмов ресурсами. В этом случае организмы явно занимают местообитание, сравнительно нейтральное (неизбирательно благоприятное) в отношении размера. Можно было бы ожидать, что они направляют на размножение относительно много ресурсов. Этим, вероятно, объясняется, почему ленточные черви и другие эндопаразиты, буквально погруженные в питательные вещества, размножаются очень интенсивно, при (по-видимому) низких репродуктивных тратах (Calow, 1981).

Доводы относительно доли ресурсов, направляемых на размножение, и репродуктивных трат до сих пор основывались исключительно на распределении ресурсов без учета того, что размножение иногда связано с «риском», превышающим опасность простого их отвлечения от других целей. Например, организмы на стадии размножения могут оказаться более уязвимыми для хищников или менее способными к добыванию пищи из-за увеличения веса и размеров своих репродуктивных органов. В подобном случае повышение доли ресурсов, идущих на размножение, сопровождается как бы сверхтратами, т. е. гораздо более отрицательно влияет на остаточную репродуктивную ценность, чем при других обстоятельствах. Следовательно, можно было бы ожидать, что естественный отбор благоприятствует сравнительно небольшому количеству ресурсов, направляемых на размножение. Это подтверждает тот факт, что у ящериц, которые активно охотятся за добычей и спасаются от хищников бегством, т. е. дополнительно расплачиваются за размножение снижением подвижности, доля выделяемых на

А



Б

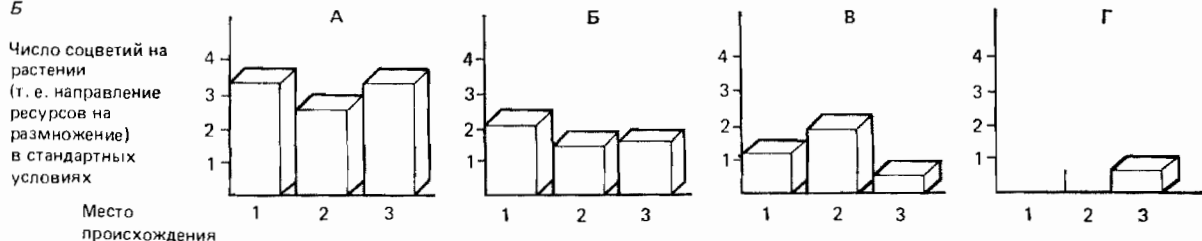


Рис. 14.11. А. Распределение четырех биотипов (А—Г) одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) по трем популяциям — с высокой, средней и низкой степенью нарушения, т. е. по местообитаниям от относительно нейтрального до относительно благоприятного в отношении размера. Б. Доля ресурсов, направляемая на размножение у разных биотипов разного происхождения; доминирующий в относительно нейтральном для размера местообитании биотип А направляет на размножение относительно много ресурсов и т. д. (по Solbrig, Simpson, 1974)

размножение ресурсов сравнительно низка, в то время как у видов, поджидающих добычу в засаде и использующих для избегания хищников защитную окраску или вооружение, она высокая (Vit, Congdon, 1978).

Размножение иногда требует поистине самоубийственного (суицидального) поведения (например, у лососей, мигрирующих к нерестилищам из моря вверх по рекам). В таком случае риск и дополнительные траты почти не зависят от количества направляемых на размножение ресурсов. Видимо, при этом выгодно выделять на него много ресурсов или не выделять вообще ничего (неизбежные значительные траты невыгодны при малой доле выделяемых ресурсов). Так можно было бы объяснить наличие у большинства лососевых моноциклического жизненного цикла, когда размножение завершается гибелью производителей.

Таким образом, как показывают примеры ленточных червей, ящериц и лососевых, зависимость между количеством ресурсов, направляемых на размножение, и репродуктивными тратами играет значительную роль в понимании типологии жизненных циклов.

14.8. Больше мелкого или меньше крупного потомства?

Благоприятное сочетание размеров и численности потомков обеспечивает максимальную суммарную репродуктивную ценность. — Это иллюстрирует пример калифорнийской флоры.

Можно полагать, что «больше мелкого» или «меньше крупного» потомства — альтернативные способы распределения одного и того же запаса ресурсов, направляемых на размножение, хотя, естественно, здесь существует множество градаций: «больше мелкого», «несколько меньше несколько более крупного» и т. д. Наиболее благоприятен вариант, при котором все потомство в целом имеет наиболее высокую *суммарную* репродуктивную ценность. Это возможно либо в случае небольшого числа потомков с высокими индивидуальными репродуктивными ценностями, либо при многочисленных потомках, у каждого из которых она несколько ниже.

Ясно, что образование более крупного (и более малочисленного) потомства выгодно в местообитаниях, благоприятствующих размеру потомства, а более многочисленного и более мелкого — в местообитаниях, нейтральных или неблагоприятных в отношении его размеров. (Кроме того, в местообитаниях первого типа, где высокий вклад в отдельного потомка дает высокую отдачу с точки зрения его репродуктивной ценности, ве-

роятно, выгодно и значительное выделение ресурсов на родительскую заботу о нем.)

Сказанное выше подтверждается положительной корреляцией между весом семян и засушливостью местообитания у калифорнийских растений. Это справедливо для трав одного рода, травяных сообществ в целом и деревьев (Baker, 1972). Возможное объяснение заключается в особой уязвимости мелких семян в засушливых местообитаниях. Из более крупного семени развивается проросток с более развитой корневой системой, что позволяет ему эффективнее поглощать воду в условиях ее дефицита и снижает тем самым вероятность гибели.

14.9. r - и K -отбор

K-организмы в местообитаниях с K-отбором, r-организмы в местообитаниях с r-отбором. — r/K -концепция — просто особый случай более общей классификации.

Ряд предположений, выдвинутых в предыдущем разделе, можно объединить в концепцию, имеющую особое значение при изучении разных типов жизненных циклов. Это концепция r - и K -отбора, выдвинутая первоначально Мак-Артуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967) и развитая Пианкой (Pianka, 1970). Буквы относятся к параметрам логистического уравнения (разд. 6.13) и означают, что r -отбор благоприятствует организмам с быстрым размножением (т. е. имеющим высокую r -ценность), в то время как K -отбор — вносящим основной вклад в будущее популяции при ее предельной плотности (K). Следовательно, данная концепция исходит из существования двух противоположных типов местообитаний: связанных с r - и K -отбором. Подобно всем обобщениям, такое противопоставление слишком упрощено, однако достаточно обосновано, чтобы тщательно его проанализировать.

Под популяциями, подверженными K -отбору, подразумевают существующие либо в неизменных, либо в предсказуемых сезонных местообитаниях (с. 21), подвергающихся только слабым воздействиям случайных колебаний параметров среды (рис. 14.12, А). Как следствие, возникают плотные популяции достаточно постоянного размера. Среди взрослых особей здесь ~~наблюдается~~ интенсивная конкуренция, результаты которой в значительной степени определяют их выживаемость и плодовитость. Молодь в таком густозаселенном местообитании также должна конкурировать за выживание, и у нее мало шансов достичь половой зрелости. Короче, эти местообитания в связи с интенсивной конкуренцией благоприятствуют размерам и родителей, и потомства.

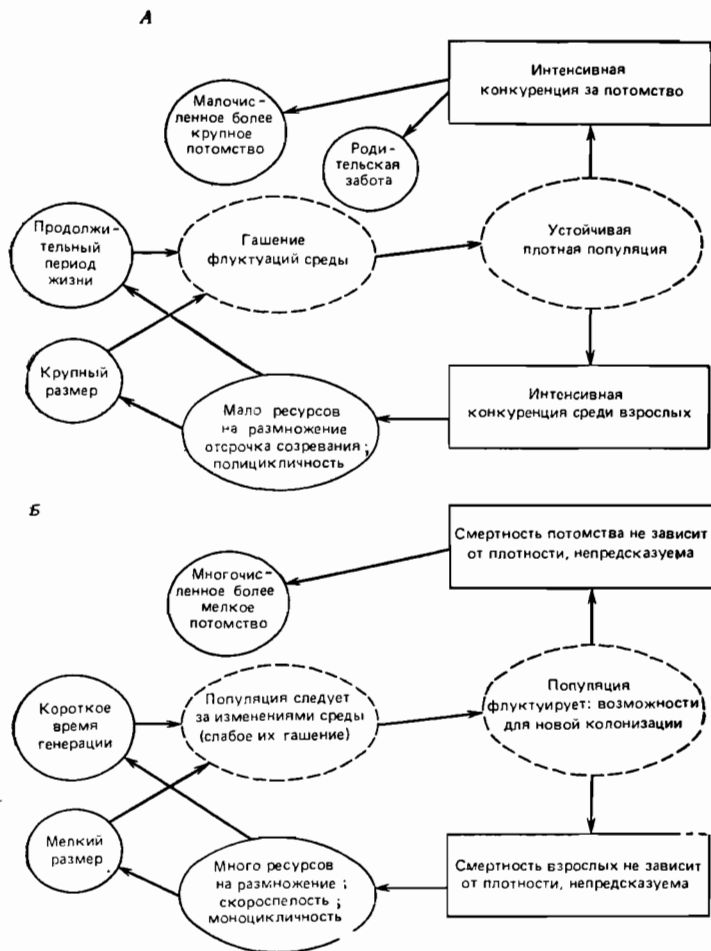


Рис. 14.12. Предполагаемые причинные цепи возникновения (А) K -особей в K -селективных средах и (Б) r -особей в r -селективных средах. Сплошные овалы — черты жизненного цикла, пунктирные овалы — свойства популяций, прямоугольники — факторы смертности, действующие на особей. Тип популяционной динамики (средняя и правая колонки) ведет к определенному характеру смертности, отбирающему специфические черты жизненного цикла. Большая продолжительность жизни и более крупный размер K -организмов приводят к тому, что их среда обитания «кажется» им более стабильной, в то время как мелкие размеры и короткое время генерации r -организмов обуславливают их быструю реакцию на изменения среды. Цепи причинных связей замкнутые: исходные давления усиливаются, и отбираются противоположные r - или K -стратегии (по Ногн, 1978, с изменениями)

Следовательно, можно предполагать, что организмам, сформированным K -отбором, присущи более крупный размер, отсрочка размножения, полицикличность (т. е. более растянутое во времени размножение), меньшая доля ресурсов, направляемых на размножение, и более крупное (а следовательно, и менее обильное) потомство, окруженное большей родительской заботой (рис. 14.12, А). Эти организмы будут направлять ресурсы в основном на повышение выживаемости (а не размножения), но на практике (из-за острой конкуренции) существование многих из них окажется весьма непродолжительным.

В противоположность этому считают, что популяции, формируемые r -отбором, существуют в *непредсказуемых* изменчивых или *эфемерных* местообитаниях (с. 21). У этих популяций благоприятные периоды быстрого роста в отсутствие конкуренции (либо при изменении параметров среды в благоприятную сторону, либо при заселении только что возникшего эфемерного биотопа) перемежаются неблагоприятными периодами неизбежной гибели (либо при неожиданном ухудшении условий, либо при полном истощении или исчезновении эфемерного биотопа). Следовательно, смертность взрослых и молодежи сильно и непредсказуемо колеблется и часто не связана с плотностью популяции, размером и состоянием отдельных организмов (рис. 14.12, Б). Короче, это местообитание нейтрально в отношении размера и родителей, и потомства.

Неудивительно, что для организмов, подверженных r -отбору, прогнозируются более мелкий размер, ускоренное созревание, возможно, моноцикличность, более высокая доля ресурсов, направляемых на размножение, и более мелкое (а следовательно, и более многочисленное) потомство (рис. 14.12, Б). Они мало расходуют на выживание, которое значительно колеблется в зависимости от непредсказуемых флуктуаций среды обитания.

Таким образом, « r/K -концепция» рассматривает два противоположных типа особей (популяций, видов), предсказывая связь организмов r -типа со средой, вызывающей r -отбор, а организмов K -типа — со средой, вызывающей K -отбор. Это представление возникло (MacArthur, Wilson, 1967) на основе различий между видами, способными быстро и успешно заселять относительно «свободные» острова (r -виды), и видами, процветающими на густонаселенных островах (K -виды). Впоследствии r/K -концепция стала применяться гораздо шире. Однако легко видеть, что фактически это лишь особый случай общей демографической классификации местообитаний (рис. 14.8, В). В этой связи следует отметить два важных момента. Во-первых, местообитания взрослых особей и молодежи бывают различными. Во-вторых, характеристики жизненных циклов, связанные с r/K -схемой, могут возникнуть вне связи с ней (например, выедание мелких взрослых особей как противоположность острой

конкуренции среди взрослых; гибель крупного потомства как противоположность чередованию благоприятных условий и периодов неизбежной смертности и т. д.). Эти аспекты будут рассмотрены ниже.

14.10. Данные в пользу r/K -концепции

14.10.1. Широкомасштабное сравнение по таксонам

Некоторые широкомасштабные сравнения подтверждают r/K -схему.

r/K -концепция, несомненно, полезна при описании ряда общих различий между таксонами. Например, относительно крупных высших позвоночных с большой продолжительностью жизни, низкой долей выделяемых на размножение ресурсов и высокой степенью гомеостатического контроля можно при сравнении отнести к K -организмам, в то время как относительно мелких насекомых с непродолжительным существованием, вкладывающих много ресурсов в размножение и т. д., — к r -организмам. Сходным образом можно выделить ряд очень широких и общих взаимосвязей среди растений (рис. 14.13, $A-B$). Так, для деревьев в относительно K -селективных лесных местообитаниях характерны долгая жизнь, отсрочка созревания, крупные семена, низкая доля ресурсов, направляемых на размножение, крупный размер, очень часто поликарпия. В то же время в местообитаниях, более связанных с r -отбором, растениям свойственны в общих чертах « r -синдром». Правда, есть один важный аспект, выделяющий растения и другие модульные организмы в обособленную группу. Модульный рост обеспечивает возможность экспоненциально увеличивать размеры, увеличивая число модулей (ветвящиеся кораллы, деревья или клонально развивающиеся травы). Тогда отсрочка размножения не обязательно приводит к замедлению роста популяции. Действительно, численность потомства одной зиготы, когда за экспоненциальным ростом следует вспышка размножения, может быть значительно выше, чем при повторении коротких генераций. Этим, вероятно, объясняется достаточно высокая частота видов с клональным ростом (и потенциально бесконечной жизнью) в r -селективных местообитаниях.

14.10.2. Сравнение близкородственных таксонов

Рогозы и мелкие луговые травы подтверждают r/K -схему.

Проведено также большое число сравнений между популяциями одного вида или близкородственными видами, в которых отмечено хорошее соответствие r/K -схеме. Это справедливо, на-

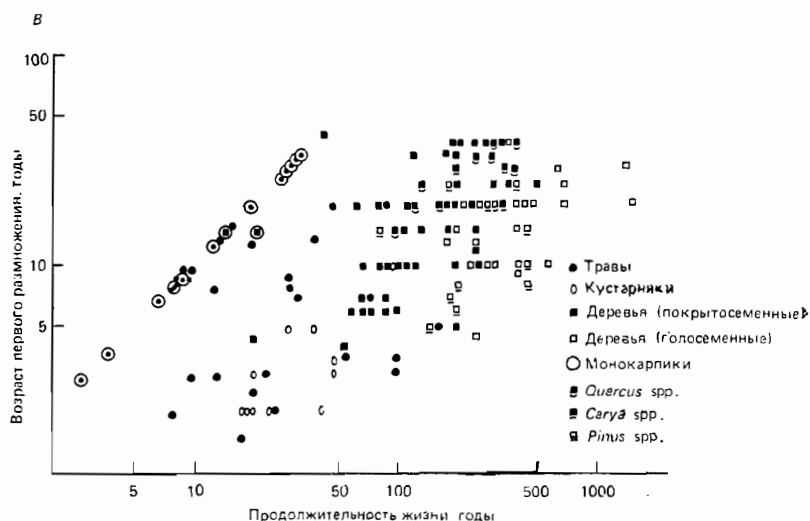
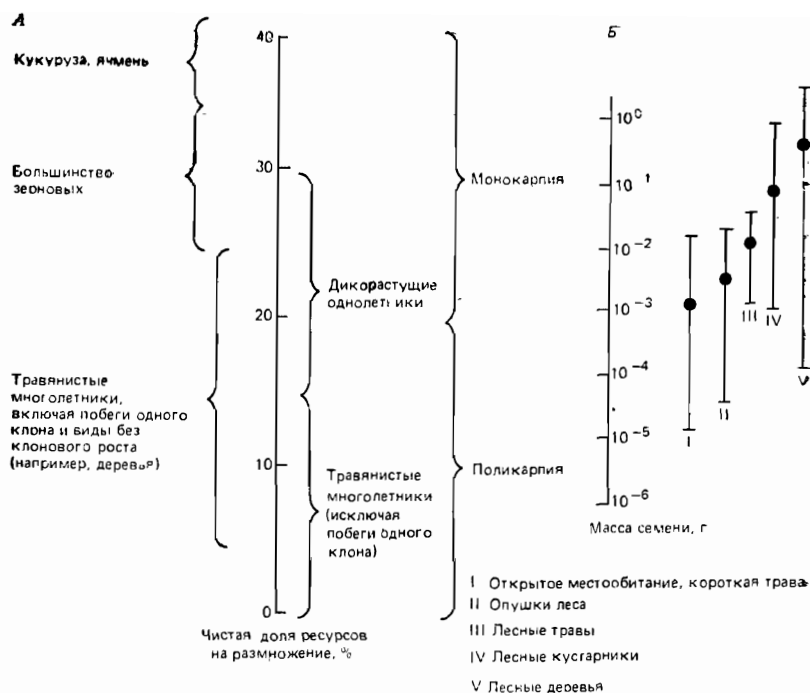


Рис. 14.13. В общем растения отчасти удовлетворяют r/K -схеме. Например, деревья в относительно K -селективном лесном местообитании: (А) с относительно высокой вероятностью являются поликарпиками и направляют на размножение сравнительно мало ресурсов; (Б) имеют довольно крупные семена и (В) относительно долгоживущи со сравнительно отсроченным размножением (по Harper, 1977; данные из Ogden, 1968; Salisbury, 1942; Harper, White, 1974)

Таблица 14.2. Черты жизненных циклов двух видов рогоза и особенности их местообитаний. Индекс $s^2/\bar{x}$ — отношение дисперсии к средней величине — отражает изменчивость. Данные по рогозам удовлетворяют r/K -схеме (по McNaughton, 1975)

Свойство экосистемы	Показатель	Вегетативный период	
		короткий	длинный
Климатическая изменчивость	$s^2/\bar{x}$ безморозных дней в году	3,05	1,56
Конкуренция	Надземная биомасса, г/м ²	404	1336
Ежегодная реколонизация	Отмирание корневых зимой, %	74	5
Ежегодная изменчивость популяционной плотности	$s^2/\bar{x}$ числа побегов на 1 м ²	2,75	1,51
Признаки видов		<i>T. angustifolia</i>	<i>T. domingensis</i>
1. Дни перед цветением		44	70
2. Средняя высота облиствения, см		162	186
3. Средняя масса растения, г		12,64	14,34
4. Среднее число соцветий на растение		41	8
5. Средняя масса соцветий, г		11,8	21,4
6. Средняя суммарная масса соцветий, г		483	171

пример, для рода *Typha* (рогоз) (McNaughton, 1975, табл. 14.2). Особый интерес представляло сравнение южного вида *T. domingensis* с северным *T. angustifolia*. Растения соответственно из Техаса и Северной Дакоты выращивали вместе при одинаковых условиях. Была также проведена количественная оценка ряда признаков местообитаний с длинным и коротким вегетационными периодами, откуда брались растения. Как следует из табл. 14.2, первые биотопы были относительно K -, а вторые — r -селективными. Из полученных данных явствовало также, что к рогозам из этих биотопов применима r/K -схема. *T. angustifolia* (в природе имеет короткий вегетационный период) созревает раньше (признак 1), мельче размером (признаки 2 и 3), направляет на размножение больше ресурсов (признаки 3 и 6) и дает более обильное и более мелкое потомство (признаки 4 и 5), чем свойственно *T. domingensis* (длинный вегетационный период).

В сходном ключе Ло и др. (Law et al., 1977) сравнили два типа популяций одного вида — мятлика однолетнего (*Poa annua*) — в северо-западной Англии и Северном Уэльсе. Один тип («оппортунистический») отличался низкой плотностью и значительными пространствами оголенного грунта между растениями.

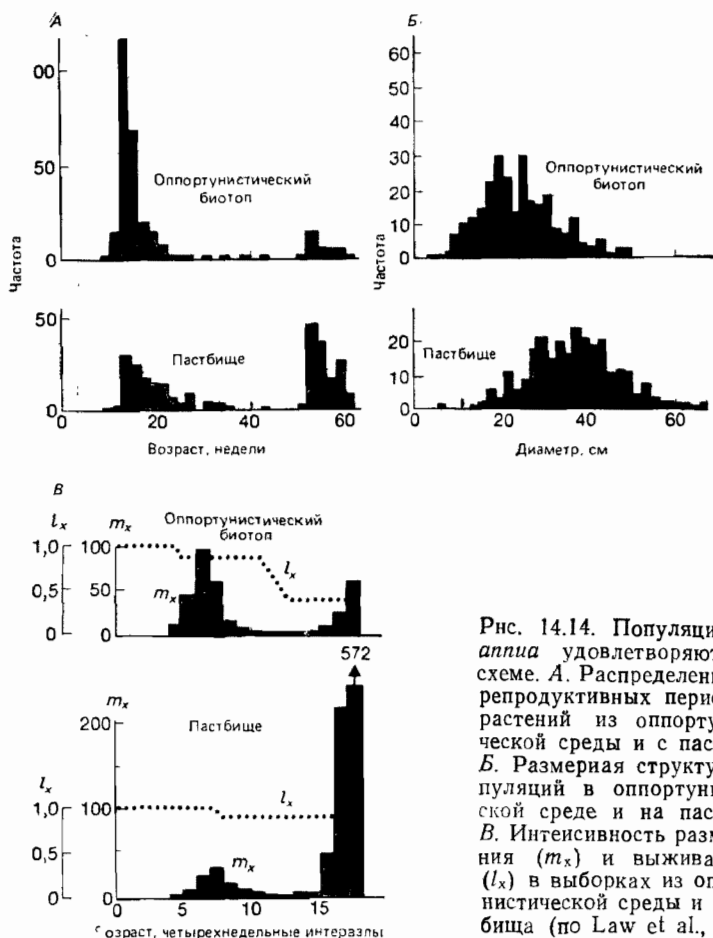


Рис. 14.14. Популяции *Poa annua* удовлетворяют r/K -схеме. А. Распределение пререпродуктивных периодов у растений из оппортунистической среды и с пастбища. Б. Размерная структура популяций в оппортунистической среде и на пастбище. В. Интенсивность размножения (m_x) и выживаемость (l_x) в выборках из оппортунистической среды и с пастбища (по Law et al., 1977)

ми. Временами он подвергался нарушениям. У другого типа плотность была высокой; иногда растения создавали устойчивое сомкнутое «пастбище». Выдвинуто предположение, что оппортунистические местообитания характеризуются в первую очередь не зависящими от плотности ограничениями, в то время как на пастбищах преобладает зависящая от плотности регуляция. Следовательно, эти биотопы можно считать r - и K -селективными соответственно. Из семян, собранных в каждой популяции при контролируемых, исключающих загущение посева условиях, были выращены взрослые растения, на которых проследили индивидуальные жизненные циклы. Некоторые результаты представлены на рис. 14.14.

Популяции *P. annua* удовлетворяют r/K -схеме. Растения из r -селективного биотопа созревают раньше (рис. 14.14, А), они мельче (рис. 14.14, Б) и направляют на размножение больше ресурсов (рис. 14.14, В), что ведет к сокращению продолжительности их жизни. Для растений из K -селективного биотопа справедливо обратное.

14.10.3. Оценка r/K -концепции

r/K -концепция многое объясняет, но не меньше оставляет без объяснения.

Итак, примеры соответствия r/K -схеме имеются. Уже Стернс (Stearns, 1977) в обширном обзоре опубликованных работ пришел к выводу, что в 18 из 35 тщательно проведенных исследований результаты удовлетворяют этой схеме, а в 17 — нет. Это, несомненно, показывает ограниченную способность r/K -концепции объяснять наблюдаемые факты. С другой стороны, можно считать вполне удовлетворительным уже то, что относительно простая концепция помогает понять значительную часть таких разнообразных жизненных циклов. Однако, как бы мы ни относились к r/K -схеме, естественно, остается множество вопросов, ждущих своего объяснения.

По ряду очень веских причин отдельные жизненные циклы не удовлетворяют r/K -схеме. Две из них уже рассмотрены: во-первых, репродуктивные траты могут быть гораздо выше, чем количество направляемых на размножение ресурсов (разд. 14.7); во-вторых, большое значение могут иметь демографические силы, не укладывающиеся в r/K -схему (разд. 14.5.2 и 14.9). В последнем разделе настоящей главы мы обсудим этот и ряд других важных вопросов.

14.11. «Альтернативы», связанные с r/K -концепцией

14.11.1. «Перестраховка»

Несмотря на общепринятое описание K -селективного местообитания, несомненно, что *все* биотопы меняются и все популяции испытывают случайные колебания смертности. Шаффер (Schaffer, 1974) разделил местообитания на те, в которых гибнут в основном взрослые особи, и те, где максимальна смертность молодежи, следовательно, можно было бы ожидать, что взрослые «перестраховываются» (Stearns, 1976), не производя



Рис. 14.15. Классификация местообитаний и жизненных циклов растений по Грайму. Местообитания различаются суровостью условий и степенью нарушения. При малой суровости и слабой нарушении подходит конкурентная стратегия; при неблагоприятных условиях и незначительной нарушении — толерантная, а в нарушенных местообитаниях с благоприятными условиями — рудеральная

все потомство в одной и той же среде. Однако непредсказуемая, неизбежная смертность взрослых особей, вероятно, наиболее отличительная черта r -селективной среды, в то время как особенно сильные случайные колебания смертности среди молодежи, по-видимому, свойственны K -селективному биотопу, где необжившиеся, слабо конкурентоспособные ювенильные особи сильнее страдают от флуктуаций условий среды, чем обжившиеся, высоко конкурентоспособные взрослые особи с низкой смертностью. Следовательно, классификация Шаффера комплементарна r/K -концепции (Horn, 1978). Математические расчеты

этого автора по существу предсказывают черты r -типа, если больше всего колеблется смертность взрослых, и черты K -типа, если сильнее всего флуктуирует смертность молодежи.

14.11.2. Классификация Грайма

Грайм (Grime, 1974, 1979) классифицировал местообитания и жизненные циклы растений по принципу, проиллюстрированному на рис. 14.15. Биотопы подразделяются в зависимости от степени нарушения (вызванного фитофагами, патогенами, вытаптыванием, природными катастрофами и т. д.) и дефицита света, воды, минеральных веществ и т. д. (хотя степень повреждения или дефицита зависит от того, какие виды с ними сталкиваются). Грайм полагает, что при редких нарушениях и обилии ресурсов возникает популяция с высокой плотностью, для которой свойственна конкурентная стратегия¹. Толерантная стратегия выгодна при недостатке ресурсов или в суровых условиях, но на фоне редких нарушений. Рудеральная стратегия уместна при высокой степени нарушаемости, но благоприятных условиях и обилии ресурсов. Грайм предполагает также существование промежуточных стратегий, например «конкурентно-рудеральной» и т. д.

¹ Соответствующие виды иногда называют «компетиторами». — Прим. ред.

Рудеральные организмы и нарушенные местообитания очень близки к организмам и средам r -типа, а организмы-компетиторы и богатые ресурсами, слабо нарушаемые местообитания, видимо, соответствуют организмам и биотопам K -типа. Следовательно, классификация Грайма ценна тем, что указывает на существование многих организмов в прогнозируемо-суровых местообитаниях (например, в пустынях, полярных и неплодородных областях). Однако наиболее значительное отличие между схемой Грайма и r/K -концепцией — их цели. В первом случае все растения можно описать в абсолютных терминах, в то время как r/K -схема по существу сравнительна. Со своей задачей Грайм (Grime, 1979) справился до некоторой степени успешно, однако чаще все же используют более простую сравнительную r/K -схему.

14.12. Демографические силы, не учитываемые r/K -схемой

Для литторин подходит демографическая классификация местообитаний, но не годится r/K -схема.

Возможно, самый очевидный недостаток r/K -схемы — то, что она просто особый случай более общей демографической теории (с. 34). Один из примеров, демонстрирующий ее неадекватность, связан с двумя видами улиток литторин — *Littorina rudis* (Hart, Begon, 1982) и *L. nigrolineata* (Naylor, Begon, 1982). На одном участке открытого западного побережья о. Холи (вблизи о. Англси, Уэльс) оба вида занимают два различных местообитания: отлогую каменистую литораль со средними и крупными валунами и крупную, почти вертикальную скалу с множеством узких щелей, в которых почти исключительно обитают улитки. Из обоих местообитаний были взяты самки литторин. Результаты представлены в табл. 14.3 (следует подчеркнуть, что проведено сравнение популяций из разных биотопов, а не разных видов). Из табл. 14.3 вытекает, что жизненные циклы обоих видов в разных местообитаниях неодинаковы, причем изменяются «параллельно». Видно также, что жизненные циклы обеих популяций *L. rudis* складываются из элементов, которые можно было бы назвать чертами r - и K -типов. Изучая экологию литторин и особенно факторы их смертности, можно понять суть такого сочетания.

В щелях размер популяции регулируется доступным пространством. Если искусственно добавить более крупные щели, то возрастает как численность популяции, так и размер самых крупных улиток (Emson, Faller-Fritsch, 1976; Raffaelli, Huges, 1978). Щели обеспечивают защиту от абиотических (воздействия волн, высыхания) и биотических (выедание птицами) ле-

Таблица 14.3. Особенности двух видов литторин (*Littorina rudis* и *L. nigrolineata*) в двух различных местообитаниях — «щелевых» и «валунных». Указано сравнительное соответствие признака *r*- или *K*-стратегии. У отдельных экземпляров, возможно, сочетаются *r*- и *K*-черты (по Hart, Begon, 1982; Naylor, Begon, 1982)

Щелевая популяция	Валунная популяция	Виды
1. Раковина тоньше	1. Раковина толще	<i>rudis</i> и <i>nigrolineata</i>
2. Средний размер мельче (<i>r</i>)	2. Средний размер крупнее (<i>K</i>)	<i>rudis</i> и <i>nigrolineata</i>
3. Созревание при меньшем размере (<i>r</i>)	3. Созревание отсрочено до достижения более крупного размера (<i>K</i>)	<i>rudis</i> и <i>nigrolineata</i>
4. Большая доля ресурсов, выделенных на размножение (<i>r</i>)	4. Меньшая доля ресурсов, выделяемых на размножение (<i>K</i>)	<i>rudis</i> и <i>nigrolineata</i>
5. Малочисленное более крупное потомство (<i>K</i>)	5. Многочисленное более мелкое потомство (<i>r</i>)	<i>rudis</i>

тальных факторов, но только особей, достаточно мелких, чтобы обитать в таких условиях. Соответственно наблюдается острая конкуренция за ограниченное пространство, причем наиболее интенсивна она среди самых крупных экземпляров. Следовательно, зависимость между остаточной репродуктивной ценностью и размером можно представить графиком на рис. 14.16. Однако внутривидовая конкуренция приводит к значительному преимуществу более крупной молодежи. Таким образом, это местообитание благоприятно в отношении размера для потомства и более мелких взрослых особей, а при дальнейшем увеличении размера (там, где подходящих щелей мало) оно становится нейтральным и в конечном итоге неблагоприятным в его отношении.

В «валунных» популяциях литторины испытывают воздействие двух очень важных летальных факторов, против которых их, несомненно, защищают крупный размер и толстая раковина (Raffaelli, Huges, 1987; Elner, Raffaelli, 1980). Один из них — выедание хищниками; другой, в целом не зависящий от плотности и действующий катастрофически, — раздавливание движущимися валунами. Вследствие этого зависимость между остаточной репродуктивной ценностью и размером принимает вид, показанный графиком на рис. 14.16. Среди молодежи катастрофическая смертность неизбежна и не зависит от размера (местообитание нейтрально в отношении размера потомства). Однако с увеличением размера он все лучше защищает от гибели (особенно, если включать в «размер» и толщину раковины) и местообитание становится все более благоприятным в отношении размера. Наконец, для еще более крупных и лучше защищен-

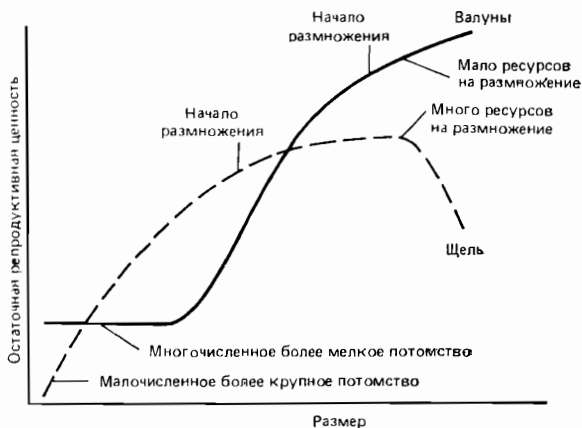


Рис. 14.16. Зависимость между остаточной репродуктивной ценностью и размером литторин на валунах и в щелях. Типы местообитаний характеризуются градиентом этой зависимости, как показано в тексте (размножение в обоих случаях начинается при одном и том же градиенте). Показаны черты жизненных циклов, выгодные в том или ином местообитании и соответствующие полевым наблюдениям (табл. 14.3)

ных литторин оно опять приближается к нейтральному в этом смысле.

Если зависимости на рис. 14.16 (соответствующие кривым смертности двух популяций) сравнить с данными по жизненным циклам из табл. 14.3, можно заметить полное их совпадение. Для улиток, обитающих в щелях, более малочисленное и более крупное потомство отражено начальным подъемом кривой, в то время как ускоренное созревание и повышенное расходование ресурсов на размножение — ее последующим плато и спадом. В случае «валунной» популяции более многочисленное и более мелкое потомство соответствует начальному плато, а более крупные размеры, отсрочка размножения и менее значительное выделение на него ресурсов — последующему подъему.

Следовательно, уже один этот пример иллюстрирует очень важное общее правило. *Демографические силы могут быть с успехом использованы для объяснения типов жизненных циклов, но эти силы не следует ограничивать рамками r/K -схемы.*

14.13. Кратковременные реакции на среду

Жизненный цикл часто является непосредственной реакцией организма на существующие условия. — Такие реакции либо формируются отбором, либо просто обуславливаются средой.

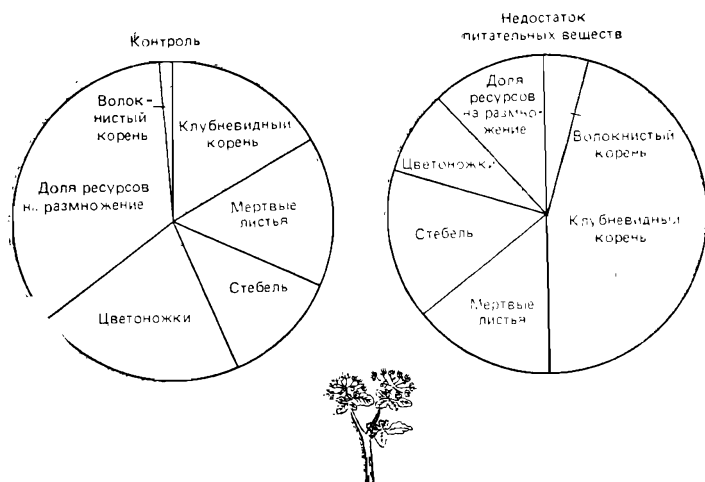


Рис. 14.17. Распределение сухого вещества между различными частями растения у смирнии (*Smyrnium olusatrum*) в контроле и при недостатке биогенов (по Lovett-Doust, 1980)

Жизненный цикл, естественно, никоим образом не является застывшей, независимой от господствующих условий среды характеристикой. Это результат как длительной эволюции, так и непосредственных реакций организма на среду, в которой он обитал и обитает.

В гл. 6 приведено несколько примеров изменения относительной доли ресурсов, направляемых в разные части и разные репродуктивные структуры растения, при повышении плотности популяции. Рис. 14.17 иллюстрирует такие различия, наблюдаемые при выращивании зонтичного смирнии овощной (*Smyrnium olusatrum*) при нормальных условиях и при недостатке питательных веществ (Lovett-Doust, 1980). Рис. 14.5 показывает одновременное влияние конкурентоспособности (а следовательно, и уровня питания) на скорость развития и размер отдельных экземпляров кобылок, а рис. 14.18 — различные реакции двух видов плоских червей на разные рационы (Woolhead, 1983). Все эти примеры говорят о том, что жизненные циклы часто отражают непосредственную реакцию организма на прошлые и настоящие условия существования.

В ряде случаев сами эти реакции можно считать свойствами жизненного цикла, сформировавшимися в изменчивой среде. Среди плоских червей (рис. 14.18), например, вид *Bdellocephala punctata* направляет много ресурсов на размножение при скудных рационах, а его только что вылупившиеся личинки высокоустойчивы к пищевому стрессу. *Dugesia lugubris*, напро-

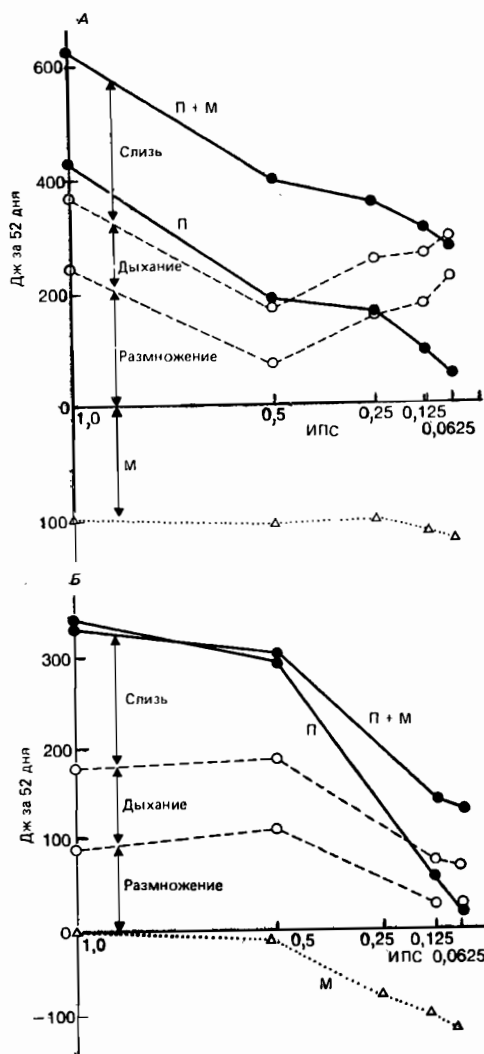


Рис. 14.18. А. Распределение энергии потребленной пищи (П) плоским червем *Bdellocephala punctata* на дыхание, размножение и секрецию/экскрецию слизи при разных уровнях (индексах) пищевого снабжения (ИПС). Показаны также уменьшение массы (М) и суммарная доступная энергия (П+М). Снижение массы — мобилизация соматических тканей, высвобождающая энергию на другие процессы. Б. Аналогичные данные по плоскому червю *Dugesia lugubris* (по Woolhead, 1983). Пищевое снабжение оказывает воздействие на жизненный цикл, но результат у каждого вида свой (см. подробнее в тексте)

тив, при скудном рационе направляет на размножение мало ресурсов, и личинки этого вида к пищевому стрессу гораздо чувствительнее. Правда, известно много случаев, когда реакция, по-видимому, не сформирована отбором, а «навязана» текущими условиями; так, организмы, выращиваемые при слабой обеспеченности кормом, — мелкие и т. д.

Независимо от природы реакций ясно, что всем организмам свойствен некий диапазон жизненных циклов. Следовательно, знание этих реакций необходимо для правильного понимания

типов циклов. К сожалению, эта область остается относительно неисследованной.

Говоря конкретнее, жизненный цикл организма почти наверняка меняется в зависимости от обеспеченности ресурсами. Однако еще многие работы при сравнении циклов этого не учитывают. Следовательно, существует опасность связать наблюдаемые особенности не с различиями в уровне потребления *внутри* одного типа местообитаний, а с разницей между самими местообитаниями.

14.14. Взаимосвязь с физиологическими потребностями

Жизненные циклы гамбузии отражают физиологические трудности.

Фактически проблемы, которые ставит перед организмом окружающая среда, часто являются в первую очередь физиологическими, только косвенно влияющими на особенности жизненного цикла. Стернс (Stearns, 1980), например, изучая две соседствующие популяции гамбузии (*Gambusia affinis*) в Техасе, одну пресноводную, а другую солоноватоводную. Он обнаружил у рыб из второй популяции более высокую долю ресурсов, направляемую на размножение, но заключил, что влияние отбора на такое распределение ресурсов было косвенным. У рыб пресноводной популяции, видимо, существовали осморегуляторные трудности, т. е. для поддержания в жидкостях своего тела соответствующей концентрации ионов им требовалось затрачивать дополнительную энергию. Следовательно, энергии у них оставалось меньше, и это приводило к снижению ее доли, предназначенной для размножения. Аналогичный вывод сделан при изучении энергетических затрат на гомеотермию у флоридского лесного хомяка (*Neotoma floridana*) и хлопковой крысы (*Sigmodon hispidus*) (McClure, Randolph, 1980). Эти примеры подчеркивают, что жизненный цикл — реакция организма на *весь комплекс* условий окружающей среды.

14.15. Филогенетические и аллометрические ограничения

Организмы в некоторой степени «илленники» своего эволюционного прошлого. — Жизненные циклы отражают как условия среды, так и филогению.

Набор жизненных циклов, которым благоприятствует естественный отбор (и с которыми мы встречаемся), не безграничен. Для лютика выгодный цикл отбирается из доступных для этого

рода в целом, а для бабочки — из имеющихся для отряда чешуекрылых. Эколог мог бы с полным основанием попытаться понять, почему разные виды лютиков различаются жизненными циклами, но он не обязан объяснять, почему лютики — не бабочки.

Другими словами, выбор жизненного цикла ограничен онтогенетическими возможностями организма, а значит, и филогенетическим положением таксона. Например, у всех представителей отряда Procellariiformes (альбатросы, буревестники, глупыши) в кладке только одно яйцо, и птицы «подготовлены» к этому морфологически наличием единственного наседного пятна (Asmole, 1971). Птица могла бы отложить и больше яиц, но это будет бессмысленной тратой ресурсов, если одновременно не изменятся и все процессы развития наседного пятна. Следовательно, представители данного отряда — «пленники» своего эволюционного прошлого, как и вообще все организмы. Их жизненные циклы соответствуют ограниченному набору вариантов, а значит, эти организмы могут существовать в ограниченном диапазоне местообитаний.

Из наличия таких ограничений следует, что при сопоставлении жизненных циклов необходимо проявлять осторожность. Альбатросов как группу можно сравнивать с другими группами птиц, пытаясь выявить связь между типичным жизненным циклом альбатроса и типичным его местообитанием. Есть смысл также сравнивать жизненные циклы и местообитания двух видов альбатросов. Однако, если какой-то вид альбатросов сопоставляется с отдаленным таксоном птиц, необходимо тщательно разделять различия, связанные с местообитаниями (если такие есть) и вытекающие из филогенетических ограничений. В этом заключается основная (но часто неразрешимая) проблема при изучении жизненных циклов.

14.15.1. Влияние размера

Филогения влияет на размер, а тем самым и на жизненный цикл.

Близкое, но во многих аспектах более тонкое ограничение представлено на рис. 14.19, А, иллюстрирующем зависимость между двумя компонентами жизненного цикла — временем созревания и размером (массой) — для широкого диапазона организмов — от вирусов до китов (Blueweiss et al., 1978). Из рисунка видно, что каждой отдельной группе организмов присущ свой особый диапазон размеров. Например, одноклеточные организмы не могут быть крупнее некоего предела из-за трудностей диффузионного переноса кислорода от их поверхности к внутриклеточным органеллам. Насекомые не могут превысить опреде-

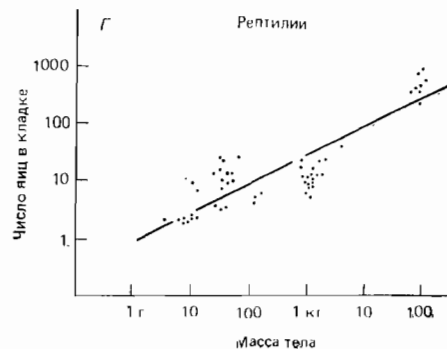
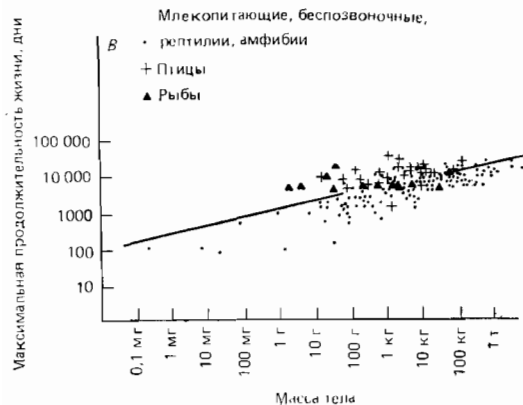
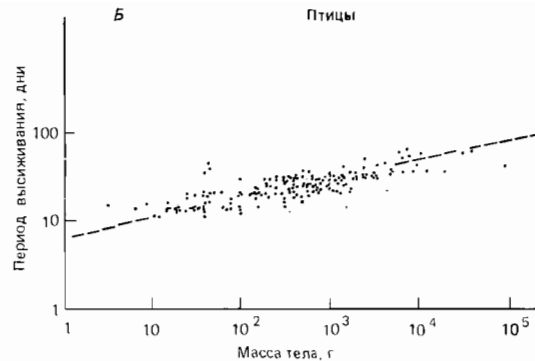


Рис. 14.19. Аллометрические зависимости (по Blueweiss et al., 1978), представленные в двойной логарифмической шкале. А. Зависимость времени созревания от массы тела для различных типов организмов. Б. Зависимость времени насиживания яиц от массы тела самки. В. Зависимость максимальной продолжительности жизни от массы тела взрослой особи для различных классов животных. Г. Зависимость числа яиц в кладке от массы тела самки рептилий.

ленного размера в связи с необходимостью вентилировать узкие трахеи с низкой скоростью диффузии газов. Млекопитающие, будучи эндотермами, должны быть крупнее некоего размера, иначе скорость отдачи тепла относительно большой поверхности тела превысила бы скорость его образования в теле животного. Другие группы по определенным причинам также имеют свои диапазоны размеров. Кроме того, необходимо отметить, что время созревания и размер тесно коррелируют. Фактически, как видно из рис. 14.19, *Б — Г*, размер хорошо коррелирует со многими компонентами жизненного цикла. Поскольку размеры организмов ограничены определенным диапазоном, эти компоненты также заключены в некоторые рамки, т. е. жизненный цикл опять же зависит от филогенетического положения организма.

14.15.2. Аллометрические зависимости

Определение аллометрии. — Аллометрические особенности и их последствия для жизненных циклов.

Зависимости на рис. 14.20 и 14.21 тесно связаны с представленными на рис. 14.19, поскольку все они — *аллометрические* (Gould, 1966). Аллометрическая зависимость означает, что физические или физиологические свойства организма закономерно меняются с размером последнего. Например, увеличение размера (фактически объема) среди саламандр (рис. 14.20, *А*) ведет к снижению его *доли*, расходуемой на образование потомства. Сходным образом (рис. 14.19, *Б*) увеличение массы у птиц сопровождается *сокращением* времени насиживания *на единицу массы тела*.

Такие аллометрические зависимости могут быть *онтогенетическими* (проявляются в процессе развития организма) или *филогенетическими* (прослеживаются при сравнении близких таксонов разного размера). Именно последний их вид особенно важен при изучении жизненных циклов и отражен на рис. 14.19—14.21. Из рисунков ясно, что аллометрические зависимости встречаются на многих (возможно, на всех) таксономических уровнях. При изучении жизненных циклов важно подчеркнуть ряд связанных с этими зависимостями моментов.

1. Аллометрия по определению подразумевает *отсутствие геометрического или физиологического подобия* организмов разного размера. Например, с его увеличением *меняются* отношения «продолжительность жизни : масса тела» (рис. 14.19, *В*), «плодовитость : масса тела» (рис. 14.19, *Г*) и «высота дерева : диаметр ствола» (рис. 14.21).

2. Типичная прямая пропорциональная зависимость в логарифмических координатах означает, что скорость изменения

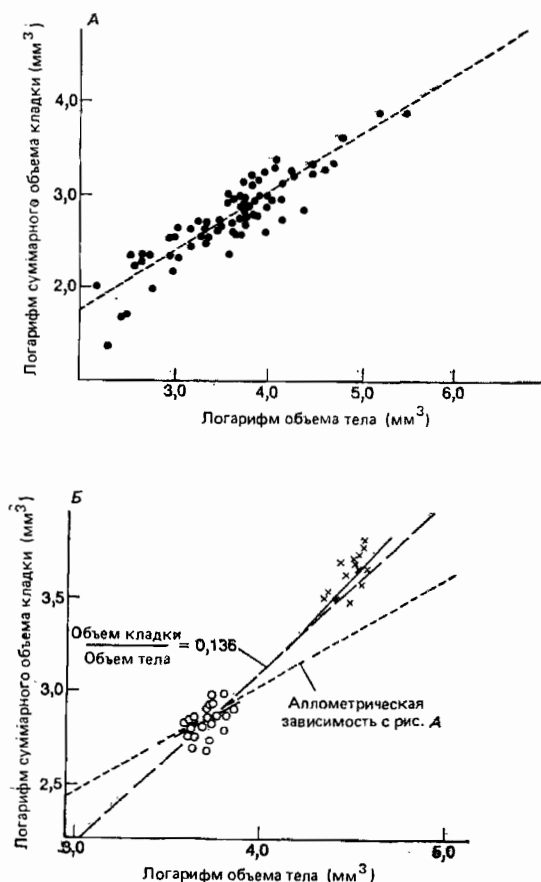


Рис. 14.20. Аллометрические зависимости между суммарным объемом кладки и объемом тела у самок саламандр (по Kaplan, Salthé, 1979). А. Общая зависимость для 74 видов саламандр, построенная по средним значениям для каждого вида ($P < 0,01$). Б. Зависимости для популяции *Ambystoma tigrinum* (крестики) ($P < 0,01$) и популяции *A. opacum* (кружки) ($P < 0,05$). Мелкопунктирной линией показана аллометрическая зависимость с рис. 4.20. А. Данные по *A. opacum* близки к ней, а по *A. tigrinum* — нет. Однако цифры по обоим видам располагаются на изометрической прямой, для которой объем кладки составляет 13,6% объема тела (крупнопунктирная прямая)

приведенных отношений при увеличении размера постоянна.

3. Аллометрическая зависимость на более высоком таксономическом уровне может маскировать (и обычно маскирует) такие зависимости на более низких уровнях с другими наклонами графиков. Это видно на примере саламандр (рис. 14.20, Б).

4. Хотя аллометрические зависимости обычно хорошо описывают таксоны в целом, отмечается то или иное отклонение дан-

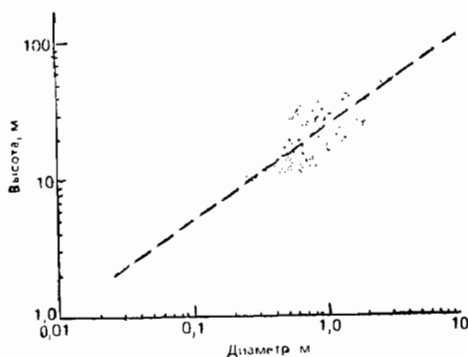


Рис. 14.21. Аллометрическая зависимость между высотой дерева и диаметром ствола на высоте 1,525 м для 576 отдельных деревьев, представляющих почти все виды, произрастающие в Америке (по McMahon, 1973)

ных по отдельным составляющим таксоны особям, видам и т. п. от общего отношения. Рис. 14.19—14.21 наглядно иллюстрируют это.

5. Наконец, компонент жизненного цикла, связанный аллометрической зависимостью, влияет на другие компоненты цикла (из-за необходимости компенсаций и функционирования организма как единого целого). Следовательно, аллометрия *сама по себе* может вести к изменениям жизненного цикла, влияя на все его компоненты на всех таксономических уровнях. Это — самый мощный источник филогенетических ограничений.

14.15.3. Почему существуют аллометрические зависимости?

Без аллометрии эффективность физиологических процессов изменялась бы с размером тела.

Изучать аллометрические зависимости, конечно, необходимо, однако, несмотря на всю увлекательность этой темы, она больше касается физиологов, нежели экологов (обсуждение этого вопроса см. Gould, 1966; Schmidt-Nielsen, 1984, а в более экологическом контексте — Peters, 1983).

Говоря кратко, аллометрические зависимости, видимо, существуют по следующей причине. Если бы сходные организмы, различаясь размерами, сохраняли геометрическое подобие (т. е. были бы *изометрическими*), то зависимость между площадями их поверхности и линейными размерами была бы квадратичной, а между последними и объемом (массой) — кубической. Значит, увеличение линейных размеров вело бы к уменьшению отношений длина:площадь, длина:объем и самое главное — площадь:объем. Однако эффективность почти любой функции

организма зависит от одного из этих отношений (или от отношения, связанного с ними), т. е. изменение размеров в случае изометрии организмов привело бы к изменению эффективности.

Например, перенос тепла, воды, газов или питательных веществ внутри организма или между организмом и средой осуществляется через поверхность определенной площади. Однако количество образованного тепла или потребности в воде зависят от объема органа или организма. Поэтому сдвиг отношения площадь : объем в результате изменения линейного размера неизбежно изменит эффективности переноса на единицу объема. Для сохранения ее прежнего уровня изменения должны носить аллометрический характер. Сходным образом вес любой части организма зависит от ее объема, а прочность структуры, поддерживающей этот вес, — от площади поперечного сечения. Следовательно, без компенсирующих аллометрических изменений увеличение линейного размера отрицательно скажется на прочности.

В большинстве случаев эти простые взаимосвязи между площадью и объемом взаимодействуют между собой и зависят от морфологических и физиологических особенностей рассматриваемых организмов. Следовательно, наклоны аллометрических кривых различны для разных функциональных систем и таксонов. Однако с экологической точки зрения важно то, что аллометрические зависимости существуют и обычно затрагивают особенности жизненных циклов.

14.15.4. Сопоставления жизненных циклов

Отделение экологических различий от аллометрических и филогенетических ограничений.

Обычный подход к экологическому изучению жизненных циклов — сравнение их у двух или более популяций (или видов, или групп) и попытка объяснить различия, исходя из особенностей сред обитания. Однако, как было показано, таксоны могут различаться и из-за того, что соответствуют *разным* точкам *одной и той же* аллометрической кривой, или из-за специфических эволюционных ограничений. Следовательно, «экологические» различия важно отделять от аллометрических и филогенетических.

На рис. 14.20, А представлена общая аллометрическая зависимость между размером кладки и объемом тела у саламандр. На рис. 14.20, Б она же (мелкий пунктир) показана на фоне *внутрипопуляционных* аллометрических зависимостей для двух видов саламандр — *Ambystoma tigrinum* и *A. opacum* (Kaplan, Salthe, 1979). Если сравнивать *средние* величины для видов без учета общей для саламандр аллометрии, то отноше-

ние объема кладки к объему тела у них окажется одинаковым (0,136). Это наводит на мысль, что жизненные циклы видов «не различаются», и, следовательно, «объяснять нечего». Однако такие выводы неверны. У *A. opacum* рассматриваемая зависимость близка к общей для всех саламандр, а у *A. tigrinum* объем кладки почти вдвое больше теоретического, рассчитанного по этой зависимости. В пределах аллометрических ограничений для группы саламандр *A. tigrinum* направляет на размножение гораздо большую, чем *A. opacum*, долю ресурсов. Для эколога имело бы смысл изучить соответствующие местообитания и попытаться понять причины различий.

Другими словами, логично сравнивать таксоны с «экологической» точки зрения, исходя из аллометрической зависимости, связывающей их на более высоком таксономическом уровне (Clutton-Brock, Harvey, 1979). При этом основой для такого сравнения будут соответствующие отклонения от общей тенденции. Данные по конкретным видам саламандр логично сопоставить с зависимостью для всей данной группы амфибий, а данные по отдельным особям внутри популяции *A. tigrinum* — с популяционно-видовой аллометрической зависимостью. Когда такие зависимости неизвестны (или не учитываются), возникают трудности. Без знания общей зависимости для всех саламандр (рис. 14.20, Б) жизненные циклы двух видов казались бы сходными, хотя на самом деле они различны. И напротив, два других вида могут выглядеть с этой точки зрения разными, когда на самом деле отражают одно и то же аллометрическое отношение. Следовательно, сравнения без учета аллометрии рискованны.

К сожалению, на практике экологи часто об этом забывают. Более общие филогенетические ограничения они обычно учитывают, а более тонкие аллометрические — нет. При сравнении жизненных циклов их различия обычно стараются объяснить с точки зрения разницы местообитаний. Как показано в предыдущем разделе, такой подход часто приносит успех. Если же он безрезультатен, то частично это, видимо, можно объяснить нераспознанными аллометрическими зависимостями.

Численность

15.1. Введение: интерпретация данных учета

На численность влияет целый ряд взаимосвязанных факторов. — Простые результаты учетов могут скрывать и часто действительно скрывают жизненно важные детали, поскольку жизненный цикл иногда включает незаметные для наблюдателя стадии, время и/или средства исследователя ограничены, а методики учета не всегда адекватны и постоянно совершенствуются.

Значительное место в экологии уделяется вопросу о том, что определяет обилие¹ организмов. Почему некоторые виды редки, а другие встречаются часто? Почему у одного и того же вида плотность популяции в одних местах низкая, а в других высокая? Какие факторы вызывают колебания численности? Эти вопросы — основные. Чтобы получить исчерпывающие ответы на них даже для одного-единственного вида в каком-то одном местообитании, теоретически требуются данные о физико-химических условиях, обеспеченности ресурсами, жизненном цикле этих организмов и влиянии конкурентов, хищников, паразитов и т. д., причем нужно будет знать, как все эти факторы влияют на рождаемость, смертность и миграцию. В предыдущих главах каждый из этих аспектов уже был рассмотрен более или менее изолированно от других, однако фактически на популяции могут решающим образом влиять несколько факторов, а до некоторой степени и все они вместе. Цель настоящей главы — рассмотреть зависимость численности от такого комплексного воздействия.

Часто при изучении этих вопросов исходными данными будут результаты учетов. В наиболее примитивной форме — это перечень наличия и отсутствия тех или иных видов в изучаемых районах. Более подробные учеты включают подсчет организмов (и их частей в случае модульных форм) разного возраста, пола, размера, уровня доминирования и даже выделение генетических вариантов.

Если учитывается (в разных точках пространства или в разные моменты времени) просто численность, можно попытаться «объяснить» ее колебания путем сопоставления с внешними

¹ Английское слово «abundance» (буквально — обилие) переводится в данной книге и как «численность», и как «обилие». — *Прим. ред.*

факторами: погодой, почвенными условиями, обилием хищников и т. д., однако важнейшую для понимания динамики популяции информацию можно при этом пропустить. В качестве примера рассмотрим три человеческие популяции, численность которых, по данным переписи, одинакова. Одна из них состоит из пожилых людей, другая из детей, а третья имеет смешанный возрастной и половой состав. Никакие корреляции с внешними факторами не объяснили бы при этом, почему первая обречена на вымирание (в отсутствие иммиграции), вторая спустя некоторое время стремительно увеличится, а третья будет все время расти.

На практике эколог обычно имеет дело с сильно обобщенными учетными данными, поэтому большая часть информации о пространственно-временных изменениях обилия организмов неизбежно выступает в виде корреляций с факторами окружающей среды. Однако необходимо четко сознавать, что ответы на многие вопросы, касающиеся обилия и распространения организмов, связаны с внутрипопуляционной неоднородностью, эмиграцией и иммиграцией.

То, что в большинстве учетов отсутствуют многие важные детали, неудивительно. Причин тут по крайней мере три.

1. Наблюдение за отдельными организмами в популяции на всем протяжении их жизни обычно технически затруднено, хотя бывает сравнительно легким для некоторых стадий жизненного цикла. Так, птиц нетрудно подсчитать в период гнездования, а лягушек — в местах спаривания; в другие сезоны проделать это гораздо труднее. Часто важнейшая стадия жизненного цикла выпадает из поля зрения — как учесть кроликов в норах, бабочек в виде скрытых куколок, семена в почве? Можно окольцевать птиц, пометить рыб краской или металлическими метками, мигрирующих хищников — радиопередатчиками, семена — радиоактивными изотопами, а затем выявить эти экземпляры при повторных учетах. Однако число видов и особей, которое можно изучать таким способом, крайне ограничено. Только растения и неподвижные животные «ждут», пока их посчитают, но даже в этом случае учет расселительных фаз их жизненных циклов ставит перед исследователем сложные проблемы.

2. Результаты учета будут корректными только в том случае, если выборки оценены в пространстве и во времени адекватно, а это обычно требует значительных затрат времени и средств. Продолжительность жизни исследователя, необходимость как можно быстрее опубликовать результаты работы и кратковременность большинства научных программ — все это удерживает даже от попыток проводить учеты на протяжении длительных периодов.

3. По мере накопления знаний о популяциях число их параметров, требующих учета, растет и меняется. Любая методика

учета, видимо, устаревает уже при его начале. Возникают все новые и новые подходы и способы, которые необходимо использовать для того, чтобы учет дал всю полноту данных, пригодных для интерпретации на современном уровне знаний. Очень часто анализ полученной в ходе учета информации показывает, что в другой раз его следует проводить иначе.

Все количественные данные, обсуждаемые в этой главе, так или иначе далеки от идеала с точки зрения последних знаний о том, что необходимо для исчерпывающей их интерпретации. Кроме того, большинство действительно долговременных или охватывающих крупные территории учетов проведено для экономически важных организмов — пушных зверей, дичи, паразитов и болезнетворных агентов, а также для животных и птиц, особо привлекающих натуралистов-любителей. Детали учетов выбраны весьма субъективно. При проведении обобщений эти сведения следует трактовать с большой осторожностью.

15.2. Изменчивость или стабильность

Селборнские стрижи: стабильность с 1978 по 1983 гг. — Британские цапли: стабильность, несмотря на неблагоприятные условия. — Лютик ползучий: стабильность размера популяции, несмотря на динамичность ее состава. — Трипсы: флуктуирующая популяция.

Все популяции непрерывно изменяются: новые организмы рождаются или прибывают как иммигранты, а прежние гибнут или эмигрируют. Несмотря на это, флуктуации размера популяции не безграничны. С одной стороны, он не может расти беспредельно, а с другой — вымирают виды достаточно редко. Следовательно, одно из основных свойств популяционной динамики — сочетание изменений с относительной стабильностью. При этом колебания размеров популяций сильно различаются у разных видов.

Возможно, наиболее длительный учет локальной популяции проведен для стрижей поселка Селборн, на юге Англии; данные по нему опубликованы Лотоном и Меем (Lawton, May, 1983). В одной из самых ранних работ по экологии (1778 г.) Гилберт Уайт, живший в Селборне, писал о стрижах: «Я теперь утвердился во мнении, что каждое лето к нам прилетает неизменно одно и то же число пар; по крайней мере результаты моих исследований были одними и теми же на протяжении долгого времени. Я постоянно отмечаю восемь пар, примерно половина из которых гнездится в церкви, а остальные — в некоторых из самых низких и захудалых домов, крытых соломой. Итак, если эти восемь пар, даже с учетом случайностей, дают каждый год новые восемь пар, что же происходит с этим ежегодным прирос-

том?» Лотон и Мей посетили этот поселок в 1983 г. и обнаружили большие перемены, происшедшие со времен Уайта. Вряд ли стрижи гнездились здесь на церковной колокольне в течение последних 50 лет, а крытые соломой постройки исчезли или были подведены под другую крышу. Теперь в Селборне постоянно гнездится 12 пар. Учитывая множество не поддающихся количественной оценке изменений, происшедших за истекшие два столетия, это число удивительно близко к тому, которое постоянно регистрировал Уайт.

Долговременное изучение цапель, гнездящихся на Британских островах (этим занимается здесь множество орнитологов-энтузиастов), показывает такую же удивительную стабильность в течение длительного периода численности их популяции (см. рис. 9.19). Учеты велись и в сезон с неблагоприятными погодными условиями, когда эта численность временно падала, но впоследствии она восстанавливалась.

В ходе учета популяции лютика ползучего (*Ranunculus repens*) на старом постоянно используемом пастбище в Северном Уэльсе (Sarukhán, Harper, 1973; Sarukhán, 1974) детально картографировалось распределение взрослых растений и проростков, что позволило проследить судьбу каждого отдельного экземпляра (это редко удается в случае подвижных животных). Отмирание происходило круглогодично, причем его сезонные пики совпадали по времени с максимальной скоростью роста выживших растений. Пополнение популяции происходило двумя путями: за счет ежегодного взрывообразного прорастания семян и клонального размножения. В последнем случае растение образует розетки листьев и пазушные почки, которые развиваются в длинные столоны; на конце каждого из них возникает новая укореняющаяся розетка. Любая розетка может дать таким образом ряд дочерних клональных розеток; последние в свою очередь на протяжении того же вегетационного периода образуют свои столоны и розетки и т. д. В результате один генотип бывает представлен целым семейством розеток. Каждое растение развивается в субпопуляцию своих частей, способных терять между собой связь, но остающихся модулями единственного с генетической точки зрения индивида.

В табл. 15.1 представлены результаты изучения популяционной динамики лютика ползучего на трех отдельных участках площадью 1 м². Из таблицы понятно влияние рождаемости и смертности на общие размеры популяции (рис. 15.1). Можно видеть, что судьба популяции зависит от судьбы отдельных составляющих ее организмов. Именно индивиды рождаются и погибают, оставляют потомство или остаются бесплодными. Несмотря на эти динамичные процессы, лежащие в основе изменений популяции, у лютика ползучего она на протяжении двух лет исследований оставалась удивительно стабильной.

Таблица 15.1. Популяционная динамика лютика ползучего на трех участках пастбища площадью 1 м² каждый

	А	В	С
а. Число растений в апреле 1969 г.	385	117	148
б. Число растений в апреле 1971 г.	157	139	222
в. Чистая разница, б—а	—228	+22	+74
г. Скорость роста, б/а	0,41	1,19	1,50
д. Число растений, появившихся в период между апрелем 1969 и апрелем 1971 гг.	344	244	466
е. Общее число растений, погибших в период между апрелем 1969 и апрелем 1971 гг.	577	222	390
ж. Число растений, доживших с апреля 1969 до апреля 1971 гг.	25	13	22
з. Процент выживаемости растений 1969 г. (ж/а)×100	6,5	11,1	7,4
и. Предполагаемый период полной смены растений, лет $[2/(100-з)] \times 100$	2,14	2,25	2,16
к. Суммарное количество растений, отмеченное за время исследования	729	361	612
л. Общий процент ежегодной смертности, (е/к)×100	79,1	61,5	63,7

Другой пример относительно незначительного межгодового колебания численности взрослых особей дает популяция проломника северного (*Androsace septentrionalis*), небольшого однолетника изучавшегося в течение 8 лет в Польше на песчаных дюнах (Symonides, 1979a; рис. 15.2 и с. 78). Ежегодно плотность проростков составляла 150—1000 экз./м², причем 30—70% их вскоре гибли. Однако наблюдался и предел падения численности: по крайней мере 50 растений всегда плодоносили и давали семена для следующего вегетационного периода.

Последний рассматриваемый нами пример взаимосвязи между непрерывными изменениями в популяции и ее относительной стабильностью получен при детальном исследовании трипса *Thrips imaginis* — небольшого насекомого (примерно 1 мм длиной), обитающего в цветках роз и фруктовых деревьев, а также других садовых растений и сорняков на юге Австралии (Davidson, Andrewartha, 1948a, b). В течение 81 месяца подряд ежедневно (за исключением воскресений и некоторых праздников) подсчитывали трипсов в 20 случайно взятых розах из длинной живой изгороди. У этого сорта (Сесиль Браннер) нет тычинок, а трипсу для размножения требуется пыльца. Поэтому цветки служили в ходе учета лишь «ловушками», не будучи местом размножения данных насекомых. Результаты исследования частич-

но показаны на рис. 15.3, а на рис. 15.4 они обобщены в виде среднемесячных значений популяционной плотности. Как и у многих насекомых, у трипса она колебалась в очень широком диапазоне. Определяются эти флуктуации только случайно действующими факторами, или связаны с процессами, удерживающими плотность популяции в определенных границах? Ответ на этот вопрос можно начать с общего рассмотрения теорий численности видов.

15.2.1. Теории численности видов

Чем определяется численность? — Разногласия середины XX в. — Точка зрения Николсона: основная роль процессов, зависящих от плотности. — Точка зрения Андресварты и Берча: решающая роль параметра r . — Снова о трипсах. Когда погодой объясняется 78% изменений численности, это не значит, что процессы, зависящие от плотности, не имеют значения.

В прошлом для объяснения численности организмов в популяциях животных и растений привлекались прямо противоположные теории. Некоторые исследователи подчеркивали внешнюю стабильность изученных ими популяций, другие же — диапазон наблюдаемых колебаний, задумываясь скорее о причинах флуктуаций, а не о природе их ограниченности. Действительно, одни и те же данные учета часто использовались разными авторами для демонстрации как узких пределов популяционных изменений, так и резкой изменчивости популяций. Интерес к вопросу был так велик, а расхождение во взглядах часто настолько явным, что на протяжении значительной части XX в. эта проблема находилась в центре внимания популяционной экологии. Современная точка зрения заключается в том, чтобы не столько разрешить, сколько понять это противоречие, возникшее

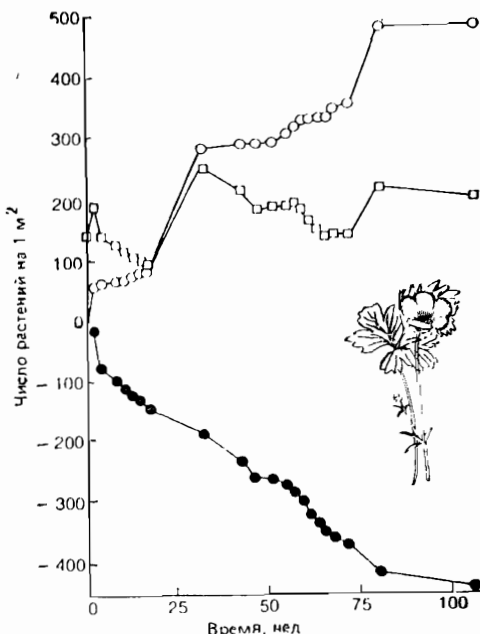


Рис. 15.1. Изменения размера популяции лютика ползучего на участке С (см. табл. 15.1). ○ — суммарное пополнение за счет прорастающих семян и клонального роста; ● — суммарные потери; □ — результирующая динамика популяции (по Sarukhán, Harper, 1973)

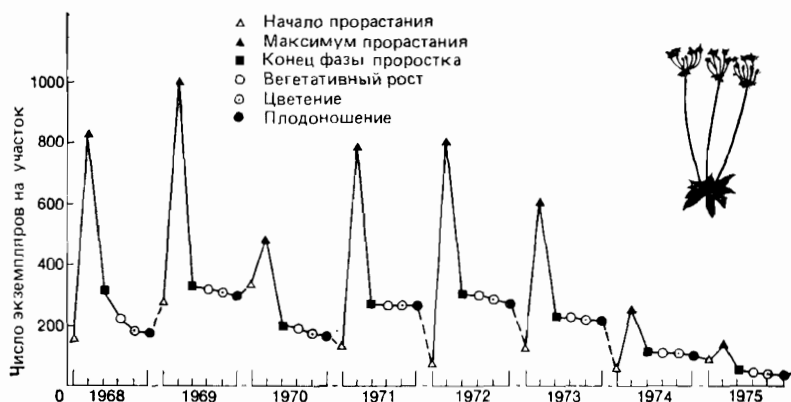


Рис. 15.2. Динамика популяции проломника северного на протяжении восьми лет (по Symonides, 1979a)

в результате конфронтации специалистов, занимающих крайние позиции и непонимающих друг друга. Поскольку большинство доводов в этом споре было выдвинуто между 1933 и 1958 гг., когда в популяционной экологии многое понималось проще, чем теперь, было бы неразумно (и некорректно) анализировать противоположные мнения слишком скрупулезно. Однако рассмотрение прежних точек зрения облегчит понимание нынешнего единства взглядов.

Главным сторонником идеи об определяющем влиянии на размер популяции *зависящих от плотности* биотических взаимодействий («реакций, управляющих плотностью») обычно считают австралийского теоретика и экспериментатора в области экологии животных А. Дж. Николсона (Nicholson, 1933; 1954a, b; 1957; 1958). Он писал: «Управляющая реакция, вызываемая изменением плотности, поддерживает равновесное состояние популяций в среде их обитания... Плотностью почти всегда управляет внутривидовая конкуренция либо среди изучаемых животных за жизненно важный ресурс, либо среди их естественных врагов, для которых они сами являются ресурсами». Более того, хотя Николсон, признавая, что «сильное влияние на плотность могут оказывать факторы, от плотности не зависящие», считал, что это происходит только «путем изменения свойств животных или их среды обитания и, следовательно, регулировки уровня, на котором управляющая реакция поддерживает плотность популяций». Даже при крайне выраженном влиянии таких факторов «управление плотностью просто время от времени ослабляется, но впоследствии восстанавливает свое действие, оставаясь силой, согласующей плотность популяции со степенью благоприятности внешней среды» (Nicholson, 1954b). Другими слова-

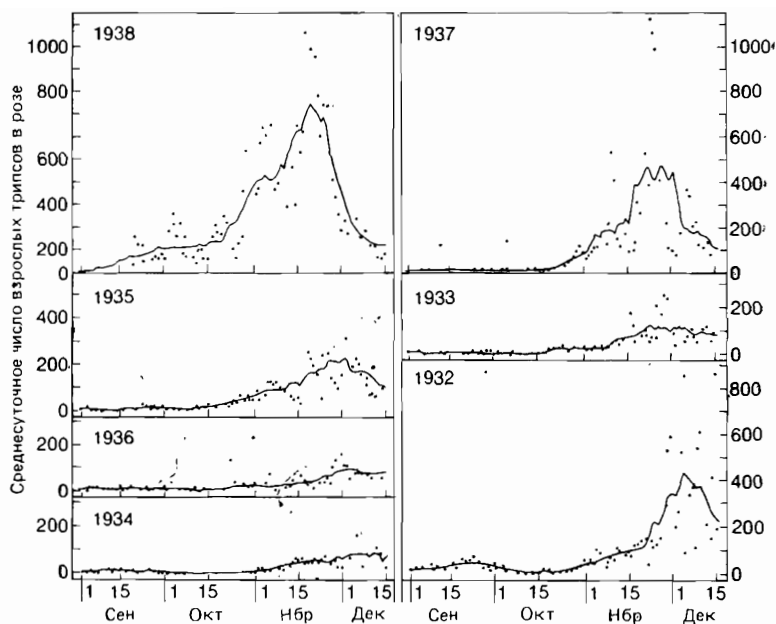


Рис. 15.3. Число особей *Thrips imaginis*, приходящееся на одну розу в весенний период, для семи лет. Точки соответствуют результатам суточного учета; кривая — скользящая средняя для 15 точек (по Davidson, Andrewartha, 1948a)

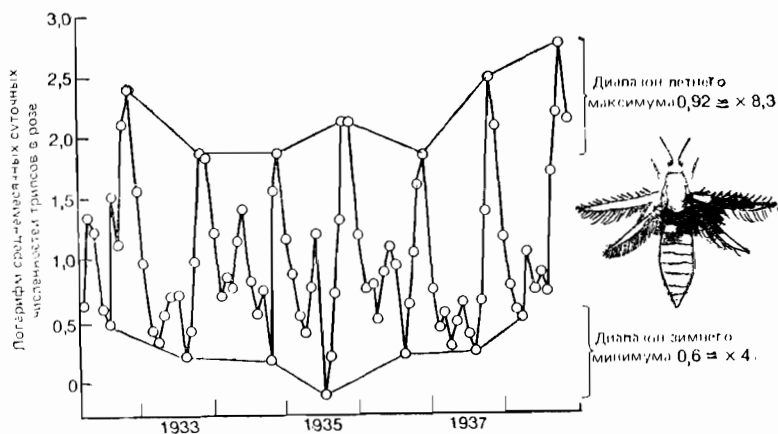


Рис. 15.4. Среднемесячные значения числа особей *Thrips imaginis*, приходящихся на одну розу (логарифмическая шкала) (Davidson, Andrewartha, 1948a, по Varley et al., 1973)

ми, Николсон — пример эколога (наряду с Холдейном, Лаком, Варли и Соломоном), считающего, что решающую роль в определении обилия вида играют зависящие от плотности стабилизирующие или регулирующие механизмы.

В противоположность этому два других австралийских эколога — Андреварта и Берч — смотрят на зависящие от плотности процессы в целом как на второстепенные и не играющие у некоторых видов никакой роли в определении численности популяций. В отличие от Николсона их работы в большей степени касались борьбы с насекомыми-вредителями в естественных условиях. Точка зрения Андреварты и Берча (Andrewartha, Birch, 1954) может быть кратко изложена следующим образом: «Численность животных в природной популяции ограничивается тремя способами: (а) недостатком материальных ресурсов, таких, как пища, места сооружения гнезд и т. д.; (б) недоступностью этих материальных ресурсов из-за ограниченных способностей животных расселяться и искать их; (в) ограниченным периодом времени, в течение которого величина r (скорость роста популяции) имеет положительное значение. Видимо, чаще всего встречается именно последний вариант, а реже всего — первый. Колебания величины r могут быть вызваны погодой, хищниками или любым другим компонентом среды, влияющим на скорость роста популяции».

Следовательно, Андреварта и Берч «отвергали традиционное разделение факторов среды на биотические и абиотические, а также на зависящие и не зависящие от плотности, исходя из того, что такое деление неточно и не дает необходимой базы для обсуждения проблем популяционной экологии» (Andrewartha, Birch, 1960).

Точку зрения этих авторов можно пояснить, подробнее рассмотрев пример, которому они придавали большое значение (см. рис. 15.3 и 15.4). Уже говорилось, что в ходе учета популяции *Thrips imaginis* значения численности регистрировались в течение 81 месяца подряд. В течение следующих семи лет оценки проводились лишь весной и в начале лета. Кроме того, на протяжении всего этого периода в данном месте отмечались температура и количество выпадающих осадков. Данные учетов были проанализированы с помощью множественного регрессионного анализа (см., например, Poole, 1978) для установления доли межгодовой популяционной изменчивости, «объясняемой» колебаниями погодных условий. При этом ежегодный максимум обилия популяции рассчитывали как среднее значение логарифма численности за предшествующие максимуму 30 суток. Эти пиковые значения становились в регрессионном анализе зависимой переменной ($\log Y$).

Среди величин, которые можно было бы связать с численностью трипсов весной, прежде всего выделяли ту, которая бла-

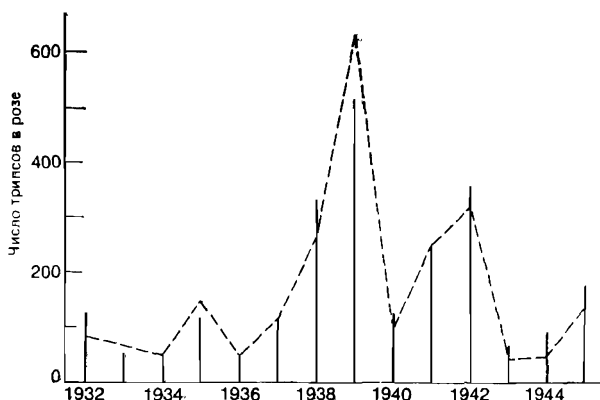


Рис. 15.5. Эмпирически и теоретически определенная численность популяции *Thrips imaginis*. Вертикальные отрезки — геометрические средние данных суточных учетов (на одну розу) в период ее пика. Кривая — теоретические значения, полученные по приведенной в тексте формуле (по Davidson, Andrewartha, 1948b)

гоприятствовала бы осеннему и зимнему росту однолетников, играющих важнейшую роль в экологии *Thrips imaginis*. За начало вегетационного периода была взята дата начала прорастания семян этих растений. Для оценки теплового режима суммировались «эффективные температуры» (T) от этой даты до 31 августа:

$$T = \frac{\text{максимальная суточная температура} - 9^{\circ}\text{C}}{2}.$$

Значения T стали первой независимой переменной (x_1) регрессии. Вторая независимая переменная (x_2) представляла собой суммарную величину осадков в сентябре и октябре (весна южного полушария). Независимой переменной x_3 была суточная «эффективная температура» в сентябре и октябре. Было признано, что размер перезимовавшей популяции мог зависеть от условий прошедшего года. Для учета этого была введена еще одна независимая переменная — значение x_1 в предшествующий год (x_4).

Получаемое при этом уравнение регрессии имеет вид

$$\log Y = -2,390 + 0,125x_1 + 0,2019x_2 + 0,1866x_3 + 0,0850x_4.$$

На рис. 15.5 представлены эмпирические и рассчитанные по уравнению регрессии величины. Важнейшая переменная — x_1 ($P < 0,001$), второе место занимает x_2 ($P < 0,01$); 78% изменчивости популяционного максимума объяснялось регрессией, «построенной исключительно по метеорологическим данным...

Это фактически не оставляет никаких шансов найти какую-либо иную постоянно действующую причину изменчивости, поскольку 22% — достаточно небольшой остаток, который можно связать с ошибками при случайном составлении выборки... Все межгодовые колебания максимума численности, следовательно, вполне объяснимы не зависящими от плотности причинами. Не только не удалось обнаружить «зависящих от плотности факторов», но и показано, что никакой возможности для их существования нет» (Andrewartha, Birch, 1954).

Учет численности *Thrips imaginis* — выдающееся по продолжительности и объему материала исследование. К его концу было подсчитано почти 6 000 000 трипсов. Кроме того, эта работа — прекрасный пример возможностей регрессионного анализа. Ясно, что погодные условия (учтенные с помощью четырех факторов) решающим образом влияют на максимальную численность трипсов. Учтя эти выводы, а также то, что фактор, зависящий от плотности, не был обнаружен, Андерварта и Берч сделали вывод о полном отсутствии последнего в качестве регулятора размера популяции изученных насекомых (Andrewartha, Birch, 1954).

Однако, по мнению ряда авторов, описанный множественный регрессионный анализ не позволяет непосредственно выявить факторы, зависящие от плотности (Varley et al., 1975). Когда эти же данные были обработаны Смитом по специально разработанным методикам, было получено превосходное доказательство зависимости роста популяции в предпиковый период от плотности (Smith, 1961). Между изменением популяции и ее размером непосредственно перед достижением весеннего максимума обнаружены значимые отрицательные корреляции. Кроме того, из рис. 15.3 можно сделать вывод о существовании сильно зависящего от плотности фактора, действующего в период между летним максимумом и зимним минимумом, поскольку максимальные цифры для разных лет могли отличаться друг от друга и в восемь раз, а минимальные — не более чем в четыре. Фактически Андерварта и Дэвидсон (Andrewartha, Davidson, 1948b) сами чувствовали, что зимние погодные условия действуют на популяцию как зависящий от плотности компонент среды, уничтожая насекомых, оказавшихся в менее благоприятных «ситуациях». (Если число укрытий ограничено и из года в год примерно постоянно, число организмов за их пределами, погибающих при определенных погодных условиях, будет повышаться с увеличением плотности.) Однако они полагали, что это противоречит общей теории Николсона (Nicholson, 1933, с. 135—136), поскольку тот недвусмысленно исключил климат из списка возможных «факторов, зависящих от плотности». Сейчас это возражение уже не кажется таким убедительным, как сорок лет назад.

15.2.2. Чем определяется и регулируется численность

Пример Холдейна с сосновой пяденицей: регулирование при высокой изменчивости.— Логически регулирование кажется неизбежным, но определяет лишь небольшую долю изменчивости размеров популяций.— r/K -континуум соединяет две противоположности, следовательно обе они важны (пример с *Vulpia*).

Очень важно четко различать факторы, определяющие и регулирующие плотность популяции. *Регулирование* означает наличие у популяции тенденции снижать численность при превышении определенного уровня и увеличивать, когда этот уровень не достигнут. Другими словами, регулирование популяции, по определению, может быть только результатом одного или более зависящих от плотности процессов, влияющих на рождаемость (и/или иммиграцию) и/или смертность (и/или эмиграцию) (рис. 15.6). В предшествующих главах по конкуренции, хищничеству и паразитизму уже обсуждались различные потенциально зависящие от плотности механизмы. С другой стороны, уровень численности будет определяться всеми факторами и процессами, воздействующими на популяцию, как зависящими так и не зависящими от плотности. Холдейн (Haldane, 1953) выдвинул следующий довод в пользу существования регулирующих факторов, объясняющих относительную стабильность природных популяций: «Ясно, что популяция может меняться только за счет рождаемости, смертности или миграции. Проще всего проанализировать популяцию с резко выраженными поколениями, как у насекомых с однолетним циклом развития. Пусть P_n — популяция в некоем месте в определенный день n -го года (например, P_{1952} — число куколок сосновой пяденицы в изолированном сосняке на 1 января 1952 г.); $P_{n+1} = R_n P_n$, где R_n — чистая скорость воспроизведения (R_n может быть больше или меньше 1). Однако, поскольку $P_{n+2} = R_{n+1} R_n P_n$ и т. д., произведение различных R за ряд лет должно быть очень близко к 1 (т. е. сумма логарифмов R_n — очень близкой к 0). Насколько близко, становится ясно, если допустить, что на протяжении 1000 лет (период очень короткий в эволюционном масштабе) $R = 1,01$. Популяция должна была бы возрасти при этом в 21 000 раз. Сходным образом при $R = 0,99$ она должна была бы уменьшиться до 0,000043 исходной величины.

Поскольку ни одна популяция не может расти бесконечно, а вымирают виды редко, должны существовать некие регулирующие факторы, которые заставляют плотность локальной популяции животных или растений снижаться, когда она слишком высока, и расти, когда она слишком мала (Haldane, 1953).

Пример, использованный Холдейном для иллюстрации своей мысли, резко отличается от приводившихся ранее — с цаплями и стрижами. Он рассмотрел результаты учета сосновой пяденицы

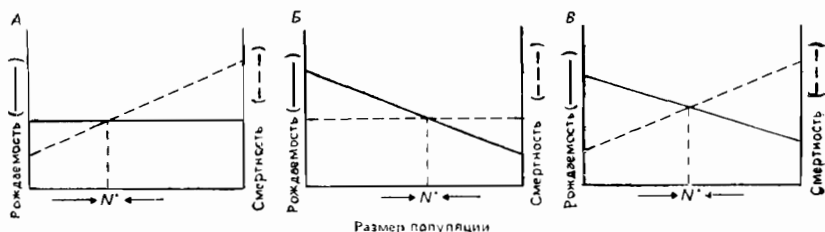


Рис. 15.6. Регулирование численности популяции (А) не зависящей от плотности рождаемостью и зависящей от плотности смертностью; (Б) зависящей от плотности рождаемостью и не зависящей от плотности смертностью; (В) зависящими от плотности рождаемостью и смертностью. Размер популяции растет, когда рождаемость выше смертности, и падает, когда смертность выше рождаемости. N^* — устойчивый равновесный размер популяции, определяемый как интенсивностью не зависящих от плотности процессов, так и интенсивностью и углом наклона графика зависящих от плотности процессов

в одном из немецких сосняков с 1882 по 1940 гг. В течение этого периода максимальная плотность популяции (в 1928 г.) превышала минимальную (в 1911 г.) по крайней мере в 30 000 раз. Ясно, что если регулирование и присутствовало, то оно было не очень точным. Однако отмечались фазы крайне быстрого роста (1922 и 1928 гг.), хотя они и не были продолжительными. Другими словами, популяция могла чрезвычайно быстро увеличиваться в размерах, но проявляла эту свою способность лишь в течение короткого времени. Отсюда можно сделать вывод о существовании некоего регулирующего фактора, не дающего популяциям расти беспрестанно.

Точка зрения Андресварты и Берча, считавших, что зависящие от плотности процессы в формировании обилия ряда видов никакой роли не играют, ясно подразумевает отсутствие в этих случаях регулирования. Однако нелогично полагать, что популяция может быть от него абсолютно свободной. Даже у сосновой пяденицы она не вымирает и не растет неограниченно, а колебания численности почти во всех популяциях происходят в достаточно четких пределах по крайней мере для того, чтобы вид можно было бы считать «обычным», «редким» и т. д.

С другой стороны, необходимо помнить, что в исследованиях Дейвидсона и Андресварты 78% изменчивости максимальной численности объяснялось погодными условиями. Если мы захотим предсказать обилие или понять, почему в определенный год оно достигло именно такого качественного уровня, тогда климат, несомненно, окажется ведущим фактором (т. е. подразумевается, что зависящие от плотности процессы играют в этом случае второстепенную роль).

Значит, было бы неразумно всецело соглашаться с Николсоном. Хотя зависящие от плотности процессы как средство регу-

лирования популяций абсолютно необходимы, их определяющее численность значение очень сильно зависит от рассматриваемых видов и условий среды. Конечно, многие доводы относительно регулирующих и определяющих факторов выглядят в настоящее время достаточно устаревшими. Это ясно показывают более поздние работы, например «Теория островной биогеографии» Мак-Артура и Уилсона («The Theory of Island Biogeography», MacArthur, Wilson, 1967). Авторы этой книги подчеркивают различия в поведении популяций. Некоторые виды (или локальные популяции) большую часть времени тратят на восстановление численности после резких ее спадов или на освоение новых территорий, а другие непрерывно «ударяются» о пределы, накладываемые на нее природными ресурсами, или каким-нибудь иным образом страдают от перенаселенности (проявление сил, зависящих от плотности). Эти два состояния — два полюса одного континуума. На одном из них наблюдаемая численность популяции обычно отражает (а) уровень последнего снижения численности, (б) время, имевшееся для ее восстановления и (в) присущую популяции в этот период скорость ее увеличения. На другом полюсе численность популяции отражает доступность некоего лимитирующего ресурса, сдерживающего дальнейший рост популяции путем ограничения рождаемости, увеличения смертности или стимулирования эмиграции. Полюса этого континуума соответствуют условиям r - и K -отбора Мак-Артура и Уилсона, рассмотренным в гл. 14. На рис. 15.7 представлены идеализированные кривые, показывающие, что любая численность — результат влияния как зависящих, так и не зависящих от плотности факторов, однако относительное значение и частота воздействия тех или других могут сильно варьировать.

На рис. 15.8 представлена схематическая связь равновесного уровня численности с интенсивностью не зависящего от плотности процесса. Рассмотрим популяцию, в которой рождаемость зависит от плотности, а смертность — только от физических параметров среды, особых в каждой из трех рассматриваемых местностей. На рисунке показаны три равновесные популяции (N_1 , N_2 , N_3), соответствующие трем уровням смертности, а значит, и трем разным сочетаниям абиотических условий. Например, Уоткинсон и Харпер (Watkinson, Harper, 1978) показали, что различия в численности однолетника *Vulpia fasciculata* в разных участках песчаных дюн Северного Уэльса связаны в первую очередь с неодинаковой смертностью, не зависящей от плотности. Размножение регулировалось и зависело от плотности, но слабо менялось под действием физических факторов среды (как показано на рис. 15.8).

Наконец, необходимо отметить, что, поскольку все среды изменчивы, положение «точки равновесия» непрерывно меняется. Таким образом, несмотря на повсеместное присутствие завися-

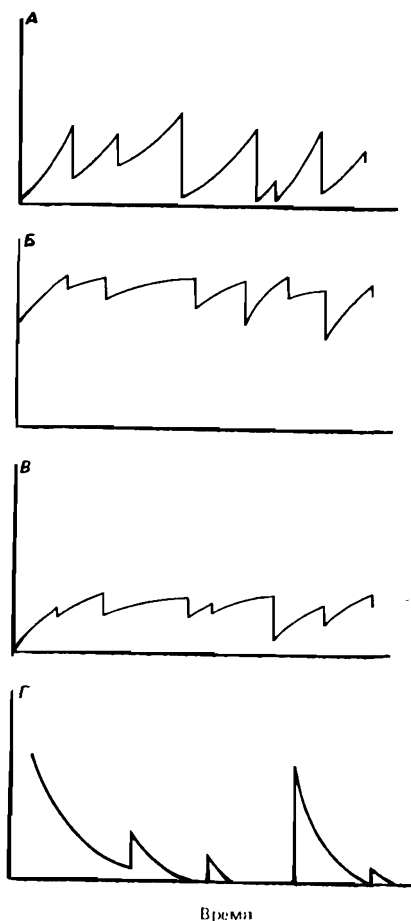


Рис. 15.7. Теоретические кривые популяционной динамики. А. Преобладают фазы роста после нарушений (r -стратегии). Б. Преобладают ограничения со стороны емкости среды; емкость среды высокая (K -стратегии). В. То же, что и на рис. Б, но емкость среды низкая (K -стратегии). Г. В пределах потенциально обитаемого участка преобладают падения численности популяции после более или менее внезапных стадий колонизации или пополнения, например, из семенного запаса в почве (Hargre, 1981)

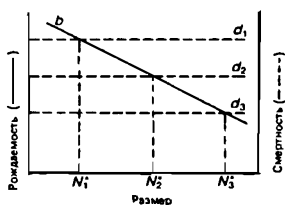


Рис. 15.8. Регулирование численности популяций, зависящей от плотности рождаемостью (b) и не зависящей от плотности смертностью (d). Смертность определяется физическими условиями, различными для трех участков (d_1 , d_2 , d_3). В результате равновесный размер популяции меняется (N_1^* , N_2^* , N_3^*)

щих от плотности процессов регулирования, малоубедительной представляется точка зрения, согласно которой в природе поддерживается равновесие, изредка прерываемое неравновесными эпизодами. По всей вероятности, наоборот, ни одна природная популяция истинного равновесия никогда не достигает.

Мы имеем совершенно ясное представление о причинах, определяющих численность *Vulpia* и регулирующих плотность популяции этого вида (т. е. удерживающих ее около среднего уровня). В случае с трипсами достаточно много известно о том, что определяет численность насекомых, но факторы, ее регулирующие, не вполне ясны, поскольку исследователи не ставили перед собой цели найти ответы на оба вопроса, и собранных ими данных для этого недостаточно. В следующем разделе описана методика, позволяющая разобраться и в определении, и в регулировании численности.

15.3. Анализ ключевых факторов

Численность вида в определенной области в данный момент времени равна его численности в некоторый момент в прошлом плюс число родившихся особей минус число умерших плюс число иммигрировавших минус число эмигрировавших. Колебания размеров популяции должны быть объяснимы с учетом этих четырех процессов. Если бы удалось вычленить вклад каждого из них в наблюдаемые изменения, можно, вероятно, было бы гораздо точнее сосредоточить внимание на исследовании стадий, определяющих изменение плотности популяций и их стабильность.

Чем чаще ведутся учеты и чем полнее они охватывают жизненный цикл, тем выше вероятность выявления основных фаз, определяющих размер популяции. Это отнюдь не просто сделать в случае ряда организмов, например леммингов, перелетных птиц, растений с разносимыми на большие расстояния семенами, поскольку их образ жизни может не позволить наблюдателю осуществить точный учет на решающей стадии. Однако для многих насекомых, дающих одно поколение в сезон (этот подход и был создан для них), а также некоторых других животных и растений применим *анализ ключевых факторов*, основанный на использовании значений k (см. также гл. 4, 6, 10).

15.3.1. Колорадский жук

Анализ ключевых факторов основан на использовании k -значений, которые отражают среднюю силу воздействия различных факторов смертности, указывая, какой ключевой фактор вызывает изменение популяции и какие факторы скорее регулируют, а не просто определяют численность.

Таблица 15.2. Типичные данные таблицы выживания для колорадского жука (в данном случае — для Меривейла за 1961—1962 гг., Harcourt, 1971)

Возрастная стадия	Количество на 96 кустов картофеля	Число «гибнущих»	«Фактор смертности»	Значение k		
Яйца	11 799	2531	Не отложены	4,072	0,105	(k_{1a})
	9268	445	Не оплодотворены	3,967	0,021	(k_{1b})
	8823	408	Дождь	3,946	0,021	(k_{1c})
	8415	1147	Каннибализм	3,925	0,064	(k_{1d})
	7268	376	Хищники	3,861	0,024	(k_{1e})
Ранние личинки	6892	0	Дождь	3,838	0	(k_2)
Поздние личинки	6892	3722	Голодание	3,838	0,337	(k_3)
Куколки	3170	16	<i>Doryphorophaga doryphorae</i>	3,501	0,002	(k_4)
Летние имаго	3154	—126	Пол (52% самок)	3,499	—0,017	(k_5)
Самки×2	3280	3264	Эмиграция	3,516	2,312	(k_6)
Зимующие имаго	16	2	Мороз	1,204	0,058	(k_7)
Весенние имаго	14			1,146	2,926	($k_{общ}$)

При анализе ключевых факторов данные, полученные в серии учетов, объединяются в виде таблиц выживания, подобных представленной здесь (табл. 15.2) для канадской популяции колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) (Harcourt, 1971). У данного вида «весенние имаго» выходят из спячки к середине июня, когда из земли начинают пробиваться ростки картофеля. Через три или четыре дня начинается откладка яиц, продолжающаяся примерно месяц и достигающая пика в начале июля. Яйца откладываются кучками (в среднем по 34 штуки) на нижней поверхности листьев. Личинки ползут к верхушке растения, где питаются и развиваются, проходя четыре личиночные стадии. После созревания они падают на землю и окукливаются в почве. «Летние имаго» появляются в начале августа, питаются и в начале сентября вновь зарываются в почву для зимовки, чтобы стать «весенними имаго» следующего сезона.

Программа сбора насекомых позволила получить данные по семи возрастным стадиям: яйцам, ранним и поздним личинкам, куколкам, летним, зимующим и весенним имаго. Кроме того, была выделена еще одна категория — «самки×2» для учета любого неравного соотношения полов среди летних имаго.

В табл. 15.2 перечислены эти стадии, указана численность каждой из них за один сезон, а также приведены основные «фак-

Таблица 15.3. Результаты анализа таблиц выживания для популяций колорадского жука в Канаде (данные из Hagcourt, 1971). b и a соответственно — наклон и точка пересечения графика регрессии каждого k -фактора относительно логарифма численности, существовавшей перед началом его действия; r^2 — коэффициент детерминации (подробности см. в тексте)

		Среднее	Коэффициент регрессии относительно $k_{общ}$	b	a	r^2
Яйца не отложены	k_{1a}	0,095	—0,020	—0,05	0,27	0,27
Яйца не оплодотворены	k_{1b}	0,026	—0,005	—0,01	0,07	0,86
Заливание яиц дождем	k_{1c}	0,006	0,000	0,00	0,00	0,00
Каннибализм в отношении яиц	k_{1d}	0,090	—0,002	—0,01	0,12	0,02
Поедание яиц хищником	k_{1e}	0,036	—0,011	—0,03	0,15	0,41
1-я личиночная стадия (дождь)	k_2	0,091	0,010	0,03	—0,02	0,05
2-я личиночная стадия (голод)	k_3	0,185	0,136	0,37	—1,05	0,66
Куколки (паразитирование <i>D. doryphorae</i>)	k_4	0,033	—0,029	—0,11	0,37	0,83
Неравное соотношение полов	k_5	—0,012	0,004	0,01	—0,04	0,04
Эмиграция	k_6	1,543	0,906	2,65	—6,79	0,89
Мороз	k_7	0,170	0,010	0,002	0,13	0,02
	$k_{общ}$	2,263				

торы смертности», определяющие гибель насекомых на этих стадиях. Для каждого источника смертности в одной популяции подсчитаны средние для десяти сезонов значения k , указанные в первой колонке табл. 15.3. Они дают представление об относительном значении различных факторов для общего сокращения численности генерации. Видно, что эмиграция летних имаго оказывает при этом наибольшее относительное воздействие, хотя голодание личинок старших возрастов, замерзание зимующих имаго, «неоткладывание» яиц, влияние дождей на молодых личинок и каннибализм в отношении яиц также играют заметную роль.

Однако первая колонка табл. 15.3 не показывает относительного значения этих факторов с точки зрения межгодовых колебаний смертности. Можно, например, легко представить себе фактор, непрерывно сильно сокращающий популяцию, однако из-за постоянства своего воздействия не играющий заметной роли в определении конкретных масштабов ежегодной смертно-

сти, а значит, и конкретного размера популяции. Другими словами, такой фактор может в известном смысле определять численность, не влияя на ее *изменения* и не способствуя пониманию того, почему в данный год она именно такая, а не иная. Однако это можно узнать из второй колонки табл. 15.3, где приведены коэффициенты, показывающие регрессию отдельных значений k по значению k для всей генерации в целом ($k_{\text{общ.}}$). Подолер и Роджерс (Podoler, Rogers, 1975) указали, что для фактора смертности, наиболее важного в определении изменения популяции, коэффициент регрессии близок к единице, поскольку его значение k имеет тенденцию колебаться сходно (по величине и направлению) с $k_{\text{общ.}}$ В случае полного отсутствия такой согласованности коэффициент регрессии для соответствующего фактора смертности близок к нулю. Более того, сумма всех коэффициентов регрессии в пределах одной генерации всегда равна единице. Следовательно, их значения указывают на относительное участие конкретных факторов в изменениях смертности, а максимальный коэффициент регрессии связан с *ключевым* фактором, вызывающим популяционные изменения (Morris, 1959; Varley, Gradwell, 1960).

Из данного примера ясно, что эмиграция летних имаго (коэффициент регрессии 0,906) — *ключевой* фактор, а остальные факторы (возможно, за исключением личиночного голодания) почти не влияют на колебания смертности генерации, хотя у некоторых из них средние значения k достаточно высоки. Сходный вывод может быть сделан менее строго на основе простого анализа изменения значений k во времени (рис. 15.9). Следует отметить, что, хотя методика Подолера и Роджерса точнее этой графической оценки, даже она не позволяет оценить статистическую значимость коэффициентов регрессии, поскольку обе переменные не независимы друг от друга.

Таким образом, в то время как средние значения k отражают среднюю «силу» воздействия различных факторов на смертность каждой генерации, анализ *ключевых* факторов выявляет их относительную роль как причин ежегодных *изменений* этой смертности и, следовательно, как факторов, определяющих размер популяции.

Теперь рассмотрим роль этих факторов в *регулировании* численности колорадского жука. Другими словами, исследуем зависимость каждого из них от плотности популяции. Сделать это легко всего, построив график зависимости значений k от десятичных логарифмов численности, существовавшей до начала воздействия соответствующего фактора. Так, в табл. 15.3 приведены величины наклонов, точек пересечения и коэффициентов детерминации для графиков регрессии разных k относительно «*log исходных плотностей*» популяции. Тщательного изучения, видимо, заслуживают три фактора.

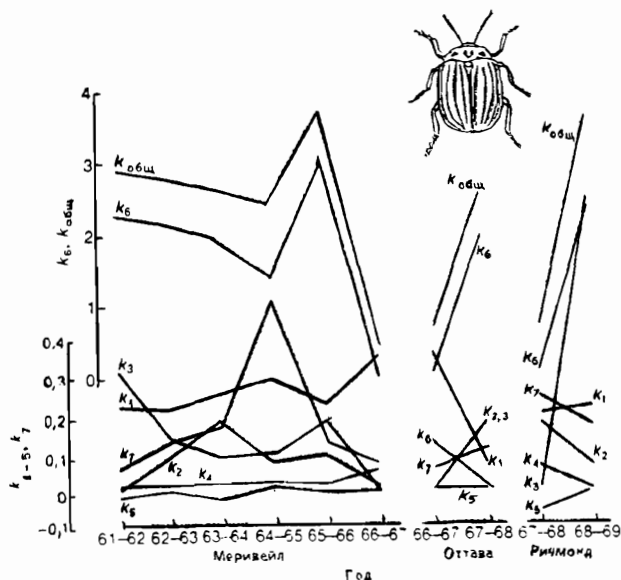


Рис. 15.9. Временные изменения разных k -факторов в канадских популяциях колорадского жука (данные Harcourt, 1971)

Эмиграция летних имаго (ключевой фактор), вероятно, действует как зависящая от плотности «сверхкомпенсация», поскольку наклон линии регрессии (2,65) значительно превышает единицу. Таким образом, ключевой фактор, хотя и зависит от плотности, не столько регулирует численность популяции, сколько вызывает ее значительные колебания. Действительно, система «колорадский жук — картофель» существует только благодаря человеку, предотвращающему гибель популяции картофеля вторными посадками (Harcourt, 1971).

Интенсивность паразитирования на куколках со стороны слепня *Doryphorophaga doryphorae* (рис. 15.10, Б), по-видимому, обратно пропорциональна плотности (хотя статистическая значимость этой зависимости и не очень высока), однако из-за низкой вызываемой им смертности этот фактор практически не оказывает на популяцию дестабилизирующего воздействия.

Наконец, степень голодания личинок показывает неполностью компенсирующую зависимость от плотности (статистически не значимую). Однако данную связь, вероятно, точнее отражает нелинейная регрессия (рис. 15.10, В). Если она соответствует полевым данным, коэффициент корреляции возрастает с 0,66 до 0,97, а наклон графика (величина b) при высоких плотностях популяции достигает 30,95 (хотя в диапазоне наблюдаемых плотностей он, естественно, гораздо меньше). Следовательно, вполне

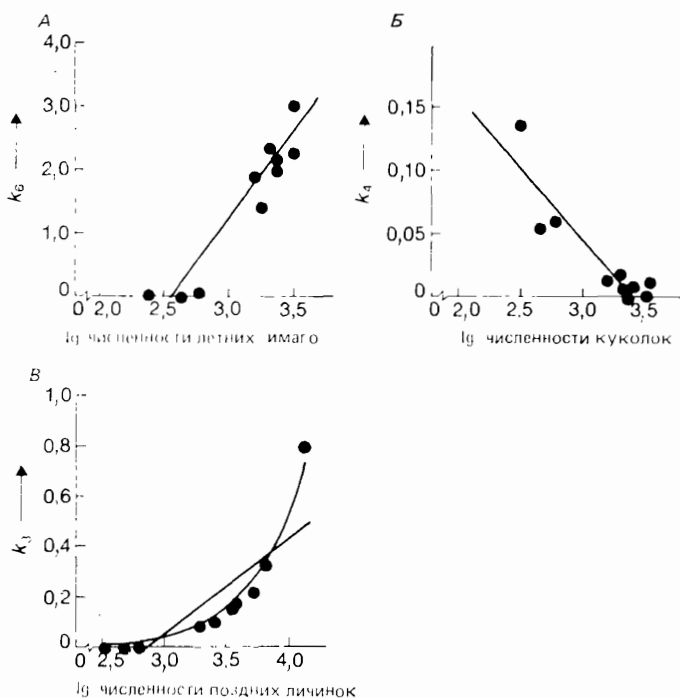


Рис. 15.10. А. Зависящая от плотности эмиграция «летних» имаго колорадского жука (наклон 2,65). Б. Обратно пропорциональная зависимость от плотности паразитизма на куколках (наклон $-0,11$). В. Зависимость от плотности в случае личиночного голодания (наклон прямой 0,37; наклон в конце кривой 30,95) (данные Hargcourt, 1971)

возможно, что голодание личинок играет в регулировании популяции более важную роль чем воздействие паразитов на куколок и эмиграция имаго.

15.3.2. Другие примеры анализа ключевых факторов

Этот анализ был применен при изучении очень большого числа популяций насекомых. Птиц, млекопитающих и растений исследовано с его помощью гораздо меньше. Примеры представлены на рис. 15.11 в форме кривых изменения общей смертности популяции ($k_{\text{общ}}$) и k -значений для различных других факторов. Сбоку даны графики для факторов, зависящих от плотности.

Пяденица зимняя

Ключевой фактор в жизненном цикле пяденицы зимней (*Oreographthera brumata*) в Уитхемском лесу около Оксфорда легко выявить — это потери зимующих яиц и гусениц до начала первого

ежевесеннего учета последних. Связаны эти потери главным образом с вылуплением личинок до появления на дубе листьев, служащих им кормом. Когда такое случается, гусеницы покидают деревья, спускаясь с них на длинных шелковистых нитях. В данном случае ключевой фактор (отвечающий за межгодовые изменения размера популяции) не является регулирующим, т. е. поддерживающим численность популяции в определенных границах. Связанные с ним колебания наблюдаются очень часто. Действительно, зависящим от плотности фактором оказалось уничтожение куколок пядениц в почве жуками и мелкими млекопитающими (k_3 , рис. 15.11, А). Наклон графика зависимости между k_3 и плотностью куколок равен 0,35 (меньше 1,0), следовательно, этот фактор недокомпенсирует изменения плотности. Отметим также, что k_3 — паразитизм со стороны других (не включая *Syzenis*) насекомых — это фактор, обратно зависящий от плотности и оказывающий слабое, но статистически значимое влияние на популяцию (рис. 10.3).

Обыкновенная неясыть

Длительное изучение популяции обыкновенной неясыти (*Strix aluco*) в Уитхемском лесу выявило, что ключевым фактором является неспособность птиц размножаться каждый год (k_1). Хотя число удерживающих территорию взрослых особей изменялось незначительно (17—32 пары), сильные колебания демонстрировала численность птиц, пытавшихся размножаться (от 22 пар в 1959 г. до 0 пар в 1958 г.). В годы с низкой интенсивностью размножения наблюдалась особенно низкая численность кормовых объектов неясыти — мышей и полевков (см. рис. 9.8, А). Количество корма не зависело от плотности популяции неясыти, т. е. фактор k_1 также не зависел от нее. В противоположность этому k_5 (смертность или миграция молодых после вылета из гнезда, но до начала следующего сезона) зависит от плотности (рис. 15.11, Б), причем только после превышения ею некоего порогового значения (когда наклон графика равен 1,6 и наблюдается сверхкомпенсация). Сокращение популяции, вероятно, вызывается внутривидовой конкуренцией за территорию.

Африканский буйвол

Для популяции африканского буйвола (*Syncerus caffer*) в заповеднике Серенгети (Восточная Африка) ключевым фактором, очевидно, является смертность молодых особей (k_1), которая не зависит от плотности популяции. Молодые животные сильнее, чем взрослые, страдают от различных эндемических заболеваний и паразитов, но смертность телят, хотя и значительна, от их численности не зависит. С другой стороны, смертность взрослых (k_a) оказалась зависящей от плотности (недокомпенсирующий

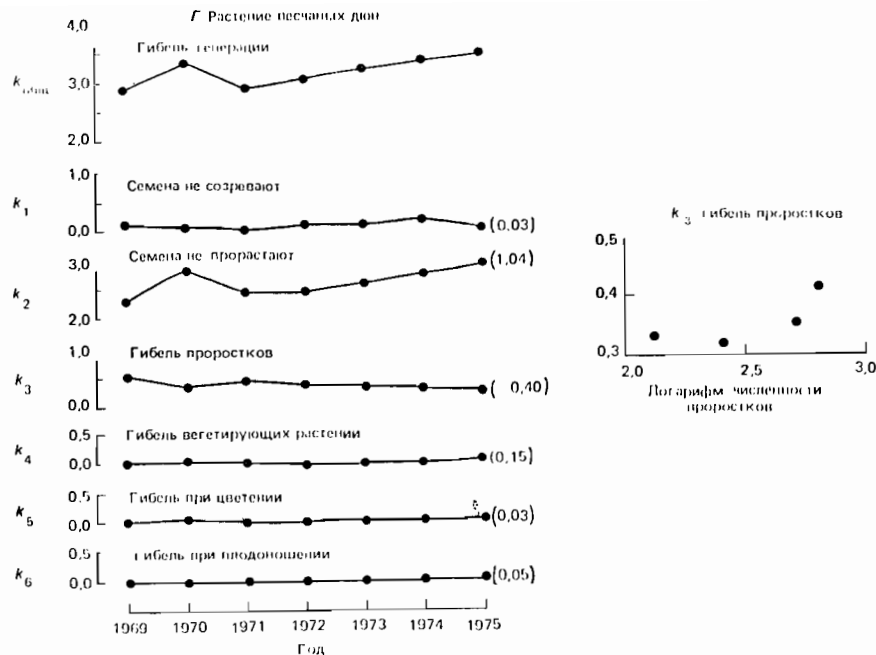


Рис. 15.11. Анализ ключевых факторов четырех различных популяций. Для каждого случая приведены кривые суммарной смертности генерации ($k_{общ}$) и различных k -факторов. Коэффициенты регрессии каждого отдельного k -фактора относительно $k_{общ}$ указаны в скобках (по Podoler, Rogers, 1975, за исключением случая Д, для которого расчеты проведены по Silvertown, 1982). k -Фактор с самым высоким коэффициентом регрессии — ключевой. Построены также графики для k -факторов, статистически значимо зависящих от плотности. А. Пяденица зимняя (данные из Varley, Gradwell, 1968). Б. Обыкновенная неясель (данные из Southern, 1970). В. Африканский буйвол (данные из Sinclair, 1973). Г. Проломник северный на песчаных дюнах (данные из Symonides, 1979a, анализ см. Silvertown, 1982).

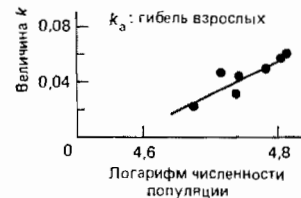
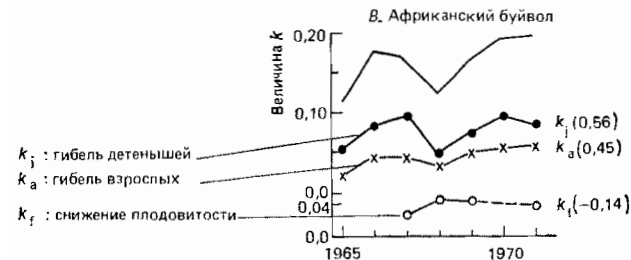
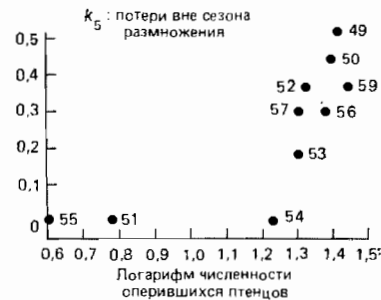
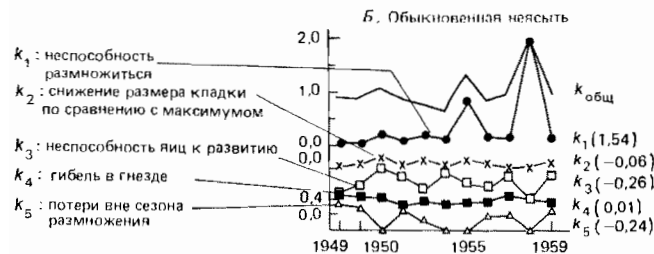
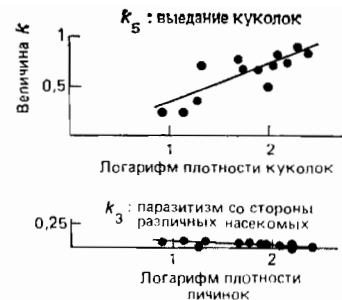
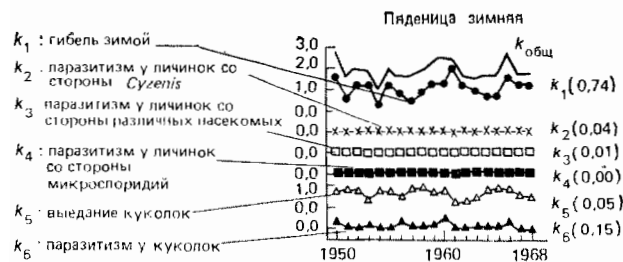


Рис. 15.11 (продолжение)

наклон графика 0,24; рис. 15.11, В). Основная причина, видимо, — недостаток корма.

Можно ли сделать какие-либо обобщения о зависимости от плотности в разных группах животных? При анализе 30 опубликованных работ разных авторов Стаббс (Stubbs, 1977) сделала следующие выводы. Животные из более стабильных местообитаний (позвоночные и некоторые насекомые, включая пяденицу зимнюю) демонстрируют тенденцию к недокомпенсирующей или строго компенсирующей смертности (наклон графика зависимости меньше или равен единице, но никогда ее не превышает). С другой стороны, животным из временных местообитаний (многие насекомые, включая колорадского жука) свойственна в общем незначительная смертность, недокомпенсирующая рост популяции при низкой плотности последней, резко возрастающая и переходящая в сверхкомпенсирующую зависящую от плотности при значительном увеличении численности. Кроме того, у животных, обитающих во временных местообитаниях (*r*-стратегии), 86% факторов, зависящих от плотности, действуют на ранних стадиях развития, тогда как у животных из стабильных местообитаний (*K*-стратегии) таких факторов только 15%, а преобладающим является, видимо, влияние на них хищников и паразитов (30%), а также сниженной плодовитости (35%).

Однолетнее растение

Наконец, ключевым в популяции однолетнего проломника северного (*Androsace septentrionalis*) на песчаных дюнах Польши (динамика представлена на рис. 15.2) оказался фактор k_1 — гибель семян в почве, не зависящая от численности растений. В то же время гибель проростков (k_2), не будучи ключевым фактором, зависит от плотности (недокомпенсирующий наклон 0,2). У проростков, появившихся из земли первыми, шанс выжить гораздо выше (Symonides, 1977), что предполагает существование напряженной (зависящей от плотности) конкуренции за ресурсы и/или большей уязвимости для различных факторов более мелких, взошедших позднее растений.

15.3.3. Оценка анализа ключевых факторов

«Факторы» по сути дела являются фазами. Часто эксперименты дают более показательную информацию, чем наблюдения.

Необходимо помнить об ограничениях, связанных с анализом значений k . Во-первых, в случае проломника не удалось

выявить значимой отрицательной корреляции между плотностью популяции и размерами отдельных растений (иначе говоря, зависимости от плотности), сочетающейся с большим числом плодов на более крупных и более редких растениях, т. е. зависимостей, наблюдавшихся в природе (Symonides, 1979a). Вероятно, это объясняется тем, что такая взаимосвязь четко проявляется только в годы с ранней весной, когда вегетативный рост может быть достаточно длительным. В годы с быстрым завершением жизненного цикла, когда все растения остаются мелкими, корреляция почти совершенно исчезает (Symonides, 1979b). Такой нерегулярно действующий фактор, несмотря на его потенциально регулирующую роль, вероятно, нельзя выявить простым анализом. Во-вторых, в известном смысле анализ ключевых факторов имеет неверное название. Фактически он указывает *фазы* жизненного цикла, в которых важную роль играет смертность или неспособность полностью реализовать репродуктивный потенциал, а не сами факторы, ответственные за снижение численности (например, конкуренция за нитраты или места гнездования, влияние специфического хищника или паразита и т. д.), если, конечно, на каждой фазе не действует только один фактор.

Таким образом, выявить факторы, лежащие в основе популяционного обилия, не всегда удастся с помощью анализа ключевых факторов, проведенного по данным учетов. В самом деле, более детальные исследования обычно включают в себя экспериментальные изменения плотности, доступности ресурсов или воздействия врагов (см. данные по *Cakile edentula* в разд. 15.5 и системе *Opuntia*—*Cactoblastis* в разд. 15.6.5). Тем не менее анализ ключевых факторов полезен для объяснения данных учетов или таблиц выживания и особенно для различения факторов, определяющих и регулирующих численность.

Все перечисленные выше исследования животных были выполнены на одиночных организмах, а проломник рассматривался как целое растение, а не как модульная система, состоящая из отдельных частей. Однако высшие растения и модульные организмы вообще гибнут, как правило, по частям, а не целиком. Например, выедание кораллов звездой *Acanthaster* удобнее рассматривать с точки зрения числа съеденных полипов, а не погубленных колоний. Исследователю насекомых-листоедов больше смысла изучать «популяцию» листьев, а не деревьев в целом. Изучение популяционной динамики отдельных частей растений уже начато; эти части, как и целые организмы, можно обозначить индивидуальными метками, определив для каждой возрастную структуру (рис. 15.12, А) и построив таблицы и кривые выживаемости (рис. 15.12, Б). К таким данным легко применить анализ ключевых факторов, хотя к настоящему времени этого еще не сделано.

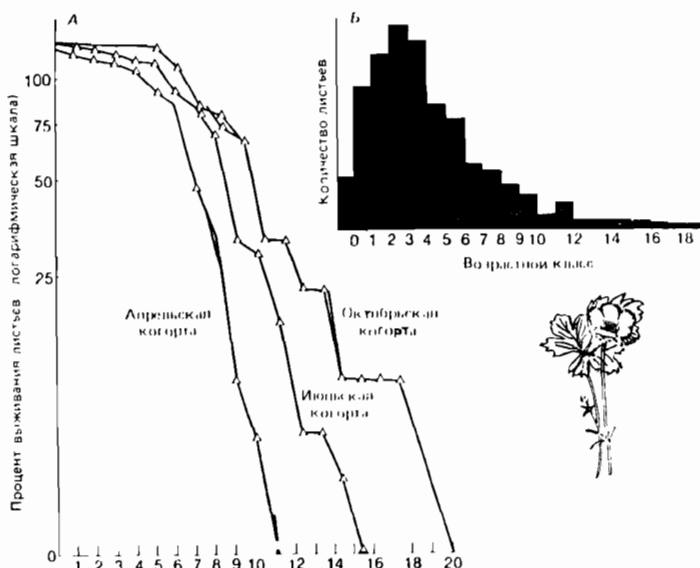


Рис. 15.12. Возрастная структура (А) и кривые выживания (Б) для популяций отдельных листьев лютика ползучего (Peters, 1980)

15.4. Популяционные циклы и их анализ

Наличие регулярной цикличности в изменениях численности животных впервые отмечено при изучении многолетних отчетов фирм, заготавливающих пушнину, и охотников-промысловиков. Позже о циклах сообщалось во многих работах по полевкам, леммингам и некоторым лесным бабочкам. Цикличность может быть связана с периодическими колебаниями параметров среды. С другой стороны, не исключена ее связь с внутривидовыми демографическими процессами, включающими отсроченную или сверхкомпенсирующую зависимость от плотности (см. разд. 10.2.2 и 10.2.3). Однако такие зависящие от плотности процессы должны быть особенно резко выраженными, если их не маскируют случайные флуктуации окружающих условий.

15.4.1. Циклы и квазициклы

Имеются ли циклы? — Коррелограммы. — Циклы у рыси. — Квазициклы у шотландской куропатки.

Среди долговременных учетов численности классическими считаются сведения по заготовке пушнины, собранные Компанией Гудзонова залива (1821—1934 гг.). На рис. 15.13, А пока-

зано число канадских рысей, добытых для этой фирмы. Пики на графике кажутся распределенными достаточно равномерно, а их высоты во многих случаях совпадают (см. также гл. 10, т. 1).

Моран (Moran, 1952) статистически обработал эти данные, чтобы проверить, существует ли цикличность на самом деле или речь идет просто о случайных колебаниях. Используемый им метод состоит в коррелировании численности животных в каждый данный год с их численностью в каждый из последующих годов при возрастающих интервалах между годами. Хорошие корреляции наблюдаются при совпадении этих интервалов с соответствующими фазами цикла. Например, когда пики отмечаются каждые четыре года, высокая положительная корреляция будет для интервалов в 4 года, 8, 12 лет и т. д., а высокая отрицательная (хотя и не такая строгая) — для интервалов в 2 года, 6, 10 лет и т. д. Такие корреляции для каждой временной серии известны как *автокорреляции*, а график степени корреляции для различных интервалов времени называется *коррелограммой*. Если колебания в популяции не имеют регулярной периодичности, эта кривая быстро приближается к низким и статистически незначимым уровням корреляции, хотя чисто случайные колебания предотвращают ее полное затухание. Описание данной методики дано в работе Пула (Poole, 1978).

Коррелограмма для рыси (рис. 15.13, Б) демонстрирует отсутствие затухания. Колебания популяции носят истинно циклический характер с периодом в 10 лет. Как обсуждалось в разд. 10.2.4, это результат циклического взаимодействия между американским зайцем-беяком (пищей рыси) и его растительным кормом. Изменения популяции рыси просто следуют за колебаниями численности кормового объекта.

В других популяциях такой четкой цикличности нет, но может наблюдаться *тенденция* к циклической изменчивости. Она заметна по более медленному затуханию коррелограммы, чем в случае полного отсутствия периодических колебаний. Такие *квазициклы* напоминают успокаивающиеся после порыва ветра волны или стихающее после громкого крика эхо. Анализ данных по отстрелу шотландской куропатки (*Lagopus lagopus scoticus*), добываемой в больших количествах на севере Англии (каждая из серий содержит по крайней мере сведения за 20 следующих друг за другом лет в период с 1870 по 1977 г.) (Potts et al., 1984), показал существование в большинстве случаев значительных пиков *отрицательной* автокорреляции через каждые два или три года, говорящих о цикличности с периодом 4—6 лет (фактически среднее значение по всем исследованиям составило 4,8 года). На рис. 15.14 представлены исходные данные и коррелограммы для двух охотничьих участков: на первой

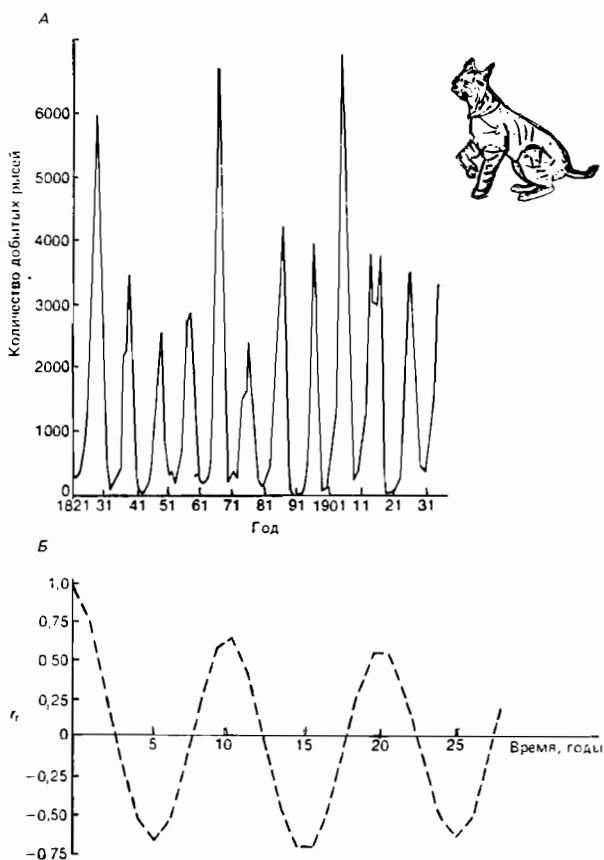


Рис. 15.13. А. Добыча канадских рысей (*Lynx canadensis*) Компанией Гудзонова залива (данные из Elton, Nicholson, 1942). Б. Коррелограмма для канадской рыси. Она не затухает, явно свидетельствуя об истинной цикличности с периодом 10 лет (по Moran, 1953)

пустоши отмечается наличие квазициклов, на второй — нет. С использованием специальной методики статистического анализа определена статистическая значимость пиков автокорреляции. Для случая на рис. 15.14, А статистически значимыми оказались два коэффициента автокорреляции, для случая на рис. 15.14, Б — ни одного.

Причины существования у шотландской куропатки квазициклов до конца еще не ясны и вызывают споры (Watson, Moss, 1980). На разных участках периоды циклов, видимо, неодинаковы; например, в Шотландии они кажутся значительно длиннее, чем в Англии. Почти несомненно, что в разные про-

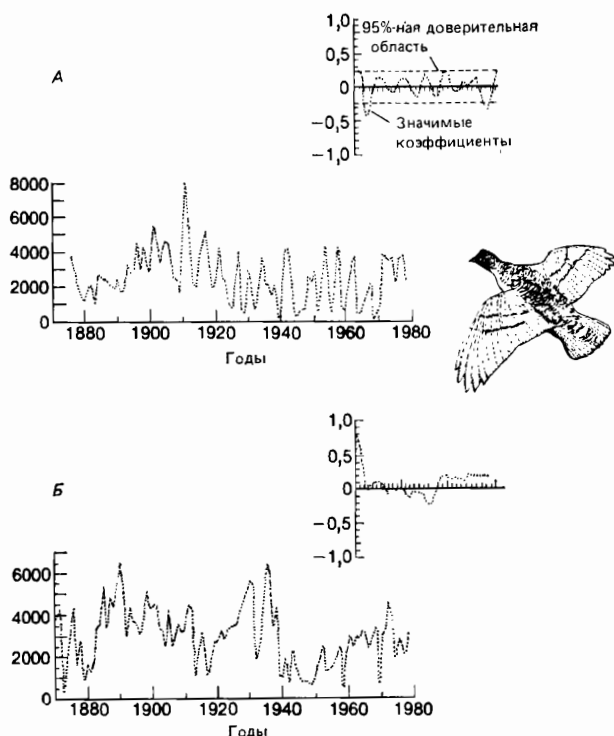


Рис. 15.14. Автокорреляционный анализ для шотландской куропатки. А. Типичная квазицикличность в одном из районов Англии. Б. Отсутствие квазицикличности на другом участке. Над графиками ежегодного отстрела представлены коррелограммы. А. Каждые 2—3 года отмечаются статистически значимые отрицательные коэффициенты корреляции, указывающие на существование квазицикла с периодом 4—6 лет. Б. Статистически значимых корреляций не выявлено (Potts et al., 1984)

межутки времени в разных местах причины цикличности различны. Высказано мнение (Potts et al., 1984), что эти квазициклы — результат взаимодействия куропаток и их паразитов. Модель, включающая взаимодействие с паразитическими нематодами, хорошо согласуется с полевыми данными, однако только после введения элементов случайности для имитации нарушений, обусловленных погодными условиями. Сделан вывод, что цикличность численности куропатки может отражать совместное воздействие паразитов и стохастических элементов (погоды), а также временную задержку в развитии инвазии.

Наиболее подробно задокументированные циклы и четкие квазициклы известны для трех высокоширотных северных природных зон. В тундре у леммингов, полевых и белых куропаток

ток обнаружена четырехгодичная цикличность. В березовой лесотундре (между тундрой и тайгой) такая же цикличность характерна для американского зайца-беляка, а в зоне тайги десятилетние циклы отмечаются для зайца, американской дикуши, воротничкового рябчика и полевки (см. гл. 10, т. 1). Другое травоядное, играющее важную роль в этих зонах, — северный олень, мигрирующий ежегодно на большие расстояния. Цикличность в популяциях последнего не наблюдается.

15.4.2. Популяционные изменения у мелких грызунов

Интенсивные исследования, не дающие четкого объяснения, но затрагивающие вопросы, важные для популяционной динамики в целом. — Биология леммингов на Аляске. — Численность леммингов растет и резко падает. — Десять фактов из области популяционной динамики мелких грызунов, которые должна объяснить теория цикличности, учитывающая роль расселения. — Различные типы теории: внутренние и внешние причины. — Вопрос о роли цикличности качества и количества пищи в северных широтах. — Неоднозначные результаты экспериментов с подкармливанием. — Пища: гипотеза восстановления питательных веществ. — Роль хищников: типичный пример леммингов на Аляске. — Второстепенная роль хищников и паразитов. — Теории внутренних факторов: поведение — расселение и агрессия. — Изменение популяционной плотности; поведение изменяет плотность. — Генотипические изменения или результат отбора родичей. — Попытка объединить разрозненные элементы.

Во многих северных местообитаниях у популяций мелких грызунов, особенно серых полевок (*Microtus* spp.) и леммингов (*Lemmus* spp.), отмечены резкие колебания численности — настоящие взрывы и падения (см., например, рис. 15.15). Период такой цикличности обычно три или четыре года, хотя известен ряд популяций, регулярно или иногда демонстрирующих двух- или пятилетние циклы. У многих популяций и видов (особенно обитающих южнее) продолжительность цикла никогда не превышает года. Несмотря на интенсивные исследования (см., например, Krebs et al., 1973; Krebs, Myers, 1974; Krebs, 1985), никаких ясных объяснений наблюдаемых закономерностей хода численности пока не получено. Поскольку указанные работы достаточно хорошо иллюстрируют успехи, разочарования и трудности при изучении очевидных эмпирических явлений, которые должны иметь вполне понятные причины, рассмотрим их более детально.

Циклы мелких грызунов с особой четкостью ставят более общий вопрос о факторах, определяющих численность популяций. Полевки и лемминги, подобно другим видам, зависят от

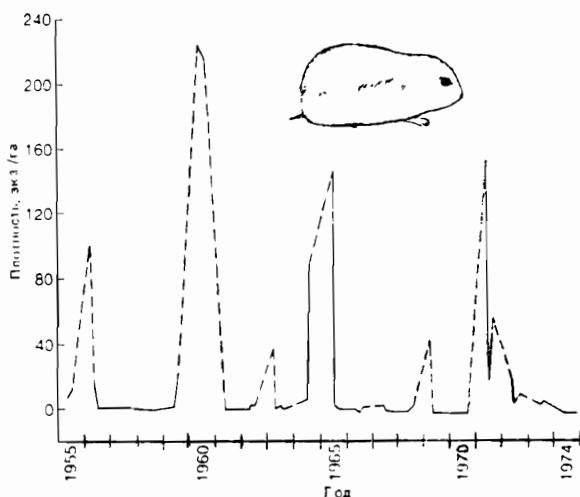


Рис. 15.15. Оценки плотности леммингов в береговой тундре окрестностей Барроу (Аляска) для периода 20 лет (по Batzli et al., 1980)

корма, хищников, болезней и климатических условий. Как и у многих других организмов, признаки отдельных особей меняются в зависимости от плотности популяций и фазы цикла. Следовательно, встает вопрос об отделении причины от результата, о разграничении факторов, изменяющих плотность, и факторов, просто варьирующих вместе с плотностью, а также о различении факторов, просто влияющих на плотность, и тех, что действительно вызывают ту или иную цикличность.

Представления о биологии мелких грызунов и природе их циклов могут быть получены при рассмотрении результатов интенсивного исследования сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus*), проведенного в прибрежной тундре окрестностей Барроу (Аляска), где этот вид — доминирующий фитофаг (Batzli et al., 1980). Там же обитает и копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*), но он обычно редок (0,1 экз./га), тогда как популяция первого вида может достигать по всей тундре средней плотности 225 экз./га. Поведение животных сильно затрудняет ответ на ключевые вопросы исследования. Большую часть своей жизни, в частности в период размножения, лемминги находятся под землей или под снегом, и учет их очень сложен. Исключение составляют животные, перемещающиеся по поверхности. В этом случае эффективнее всего можно оценить численность, используя ловушки.

Плотность распределения леммингов имеет пятнистый характер и в пространстве, и во времени. Значительная часть

Таблица 15.4. Показатели активности сибирского лемминга в четырех местообитаниях около Барроу. Плотности соответствуют сезонным максимумам (Brown et al., 1980)

	1972	1973	1974
Плотность гнезд зимой, шт./га			
Полигоны с возвышением в центре	—	24,9	18,5
Полигоны с понижением в центре	—	18,2	12,9
Луг	—	17,2	4,2
Полигоны и водоемы	—	2,7	0,4
Плотность летней популяции, экз./га			
Полигоны с возвышением в центре	3,4—14,7	3,1—4,0	0,3—0,6
Полигоны с понижением в центре	12,9—46,1	3,2—4,9	0,3—0,6
Луг	—	2,5—3,1	0,9—1,2
Полигоны и водоемы	1,6—7,7	0,3—1,5	0,0—0,6
Процент обведенных побегов злаков			
Полигоны с возвышением в центре	14,8	12,3	2,4
Полигоны с понижением в центре	—	25,1	6,7
Луг	—	24,3	1,9
Полигоны и водоемы	—	5,4	0,3

изученного района образована мозаикой полигонов, разделенных глубоко проникающими в почву пропластками льда. Диаметр полигонов варьирует от нескольких до 30 м (в среднем 12 м). Границы их обозначены узкими желобами, проходящими поверх ледяных перегородок. Характер накопления снега, дренажа и растительности неодинаков как внутри одного полигона, так и на разных полигонах (Brown et al., 1980). Активность леммингов тесно связана с этим микрорельефом и меняется по сезонам (табл. 15.4). Средние оценки плотности этих животных сильно занижены по сравнению с реальной ее величиной в скоплениях. Например, в 1974 г. 93% гнезд было расположено в желобах, окружающих полигоны, и именно здесь лемминги уничтожили наибольшее количество растительности.

Одно из периодических повышений численности популяции наступает во время размножения леммингов в гнездах из злаков и осок, расположенных под снегом. Она стремительно растет в течение зимы, достигая максимума в конце весны. В мае размножение прекращается. Признаки перенаселенности появляются перед началом таяния снега, когда множество зверьков выбирается на поверхность и мигрирует, причем часть их гибнет. При стаивании снега обнажаются обширные участки с уничтоженными злаками и осокой, поврежденными мхами и лишайниками. Везде снуют лемминги. На беззащитных зверьков

нападает большое число хищников. Летом выживаемость леммингов низкая, плотность популяции падает и остается небольшой еще в течение 1—3 лет (Batzli et al., 1980). Это общая картина, однако каждая вспышка численности имеет свои особенности. В 1963 и 1969 гг. отмечено особенно сильное истребление этих грызунов кунными под снегом. В конце 1964 г. плотность популяции была очень высокой, и пик 1965 г. был выше всего лишь в два раза. В то же время в конце 1970 г. она была очень низкой и в течение зимы (к пику 1971 г.) увеличилась в 250 раз.

Нет ни одной теории, удовлетворительно объясняющей эти циклы, но любая будущая теория должна принимать в расчет следующие соображения (Warkowska—Dratnal, Stenseth, 1985):

1) цикличность не обязательно существует по всему ареалу вида;

2) не у всех видов в одном районе обязательно есть цикличность;

3) циклы всех видов в одном районе не обязательно совпадают по фазе;

4) максимальная плотность может отличаться от минимальной в несколько тысяч раз;

5) период цикла, видимо, более постоянен, чем амплитуда колебаний;

6) в начале повышения численности большинство особей быстро размножается и расселяется, а при высокой, но уже снижающейся плотности скорость размножения и расселения большинства особей низкая;

7) индивидуальная агрессивность меняется на протяжении цикла (см. ниже);

8) удельная скорость расселения зависит как от плотности популяции, так и от скорости изменения этой плотности (т. е. фазы цикла).

К этому списку можно добавить еще два пункта:

9) цикл не симметричен. Скорее наблюдается тенденция к резкой вспышке с таким же быстрым спадом, за которым следует несколько лет низкой численности;

10) расселение, особенно иммиграция, видимо, необходимый элемент нормальной популяционной изменчивости (например, Krebs et al., 1969; Tamarin, 1978; Gaines et al., 1979; см. также, Abramsky, Tracy, 1979).

Прежде чем продолжить, было бы полезно рассмотреть различные теории, предлагавшиеся для объяснения циклов. Одна их группа делает упор на внешние факторы, другая — на внутренние. Внешние факторы — климат, пища, хищники и паразиты. В каждом случае циклы могут возникать просто как следствие их взаимодействия, без явного изменения отдельных

особей (см. в гл. 6 о разрыве во времени между причиной и следствием и о сверхкомпенсации, в гл. 10 — о влиянии хищников и альтернативных стабильных состояниях, в гл. 12 — о паразитизме). С другой стороны, в ходе цикла эти взаимодействия могут приводить к значительным изменениям особей. Теории, делающие упор на внутренние причины, считают *движущей* силой циклов именно такие изменения. Внимание обращалось на два типа внутренних причин: гормональные сдвиги и изменения поведения. Последние в свою очередь могут быть генотипическими (со временем один тип организмов сменяется другим) или фенотипическими (под действием среды меняются прежние особи). Третий тип теорий объединяет элементы теорий обоих рассмотренных типов.

Многие исследователи считали, что в циклах леммингов важная роль принадлежит пище. На Аляске во время пика численности эти грызуны могут уничтожить всю растительность, после чего множество их гибнет. Однако такая крайняя бескормица отмечалась редко. На грызунов может влиять изменение содержания в корме питательных веществ и токсинов (см., например, Batzli, 1983). Финские исследователи важным фактором традиционно считают качество корма. Лайне и Хентонен (Laine, Henttonen, 1983) вслед за Калелой (Kalela, 1962) доказали межгодовую изменчивость питательности растений (она сказывается, в частности, на интенсивности цветения) в зависимости от климатических условий и реакцию грызунов на ее колебания: пик численности достигается при использовании высококачественного корма. Однако сочетание массового цветения и усиленного выедания ведет к истощению питательных и энергетических ресурсов растительности, ее пищевая ценность падает и в ответ снижается численность грызунов (это снижение затем усиливается действием хищников и паразитов). В северных широтах с их коротким летом растениям для восстановления кормового качества обычно требуется ряд лет. Только после этого и при благоприятных климатических условиях их питательность, а вслед за ней и плотность популяции грызунов вновь повышаются. Эта концепция представлена на рис. 15.16. Несмотря на правдоподобие этой модели и ряд свидетельств в ее пользу, многие экологи ее не принимают. Причина, по крайней мере отчасти, заключается в неудачных попытках предотвратить падение численности путем подкормки животных, особенно в более южных местообитаниях. Однако это может объясняться просто «эффектом кладовой», т. е. привлечением с соседних, не обеспеченных добавочным кормом участков хищников, противодействующих повышению или стабилизации численности грызунов, в противном случае вполне возможным. Когда Форд и Пителка (Ford, Pitelka, 1984) обеспечили дополнительным кормом и водой изолированную попу-

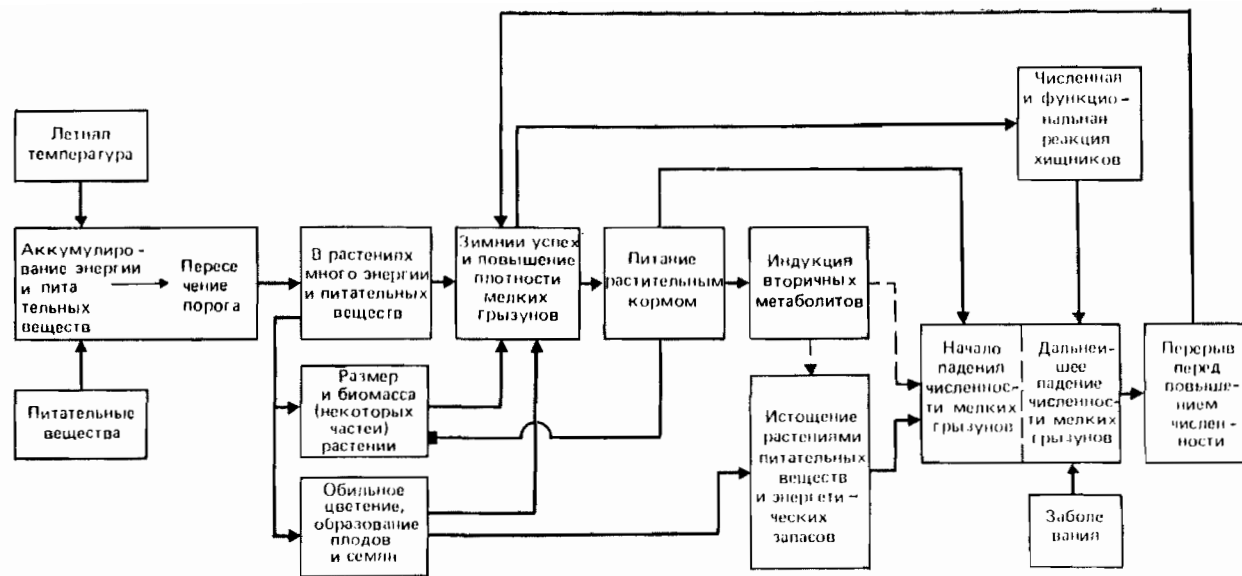


Рис. 15.16. Концептуальная модель, объясняющая циклические изменения численности мелких грызунов на севере Финно-скандии (по Laine, Henttonen, 1983)

ляцию полевков в Калифорнии, удерживая в эксперименте *на одном уровне* воздействие на нее хищников, они наблюдали лишь небольшое снижение численности грызунов, в то время как у контрольной популяции она резко упала.

Шульц (Schulz, 1964, 1969) предположил гораздо более сложное взаимодействие между леммингами и их кормом, сформулировав гипотезу «восстановления питательных веществ» (рис. 15.17). Он считал, что недостаток в пище биогенных элементов, особенно фосфора, может серьезно ограничивать размножение леммингов. Рост растительности определяется доступностью питательных веществ, которые высвобождаются леммингами с мочой и фекалиями после переваривания тех же растений. Следовательно, различная численность леммингов будет по-разному влиять на условия минерального питания растений и интенсивность их роста, а это создаст условия, в одном случае стимулирующие увеличение численности леммингов, а в другом — снижение. Сезонные и межгодовые климатические изменения могли бы объяснить причину отсутствия четкой ритмической цикличности в чередовании ее максимумов и минимумов. Некоторые элементы этой гипотезы были подвергнуты критике (Batzli et al., 1980), но частичную экспериментальную проверку она выдержала. Почва тундры была удобрена (Schultz, 1969), что существенно повысило в злаках и осоках (основной пище леммингов) содержание белка, кальция и фосфора. На обработанных участках плотность зимних гнезд леммингов составила 75 на гектар, в то время как на контрольных они вообще отсутствовали. На следующий год эта разница, хотя и не столь резко выраженная, сохранилась.

Для получения представления о роли хищников можно снова обратиться к леммингам Аляски (Batzli et al., 1980). В сезон основного повышения численности (середина зимы) главные их враги — песец (*Alopax lagopus*) и два вида куньих — ласка (*Mustela nivalis*) и горноста́й (*M. erminea*). На экспериментальном участке у Барроу при малой численности леммингов эти виды отсутствовали, но появлялись и быстро размножались в периоды максимальной численности грызунов, достигая плотности 25 экз./км². Другими важнейшими хищниками являются перелетные птицы, особенно белая сова, средний поморник, большая полярная чайка, а иногда и болотная сова. Их появление предшествует (у белой совы) таянию снегов или совпадает с его началом — временем, когда лемминги хорошо заметны. Если плотность популяции грызунов низкая, поморники и совы летят дальше, а если леммингов много, птицы остаются и гнездятся. В годы обилия леммингов у птиц меньше территории (выше плотность), больше кладки и выводятся больше птенцов. Другими словами, плотности популяций леммингов и хищников тесно связаны как через иммиграцию, так и

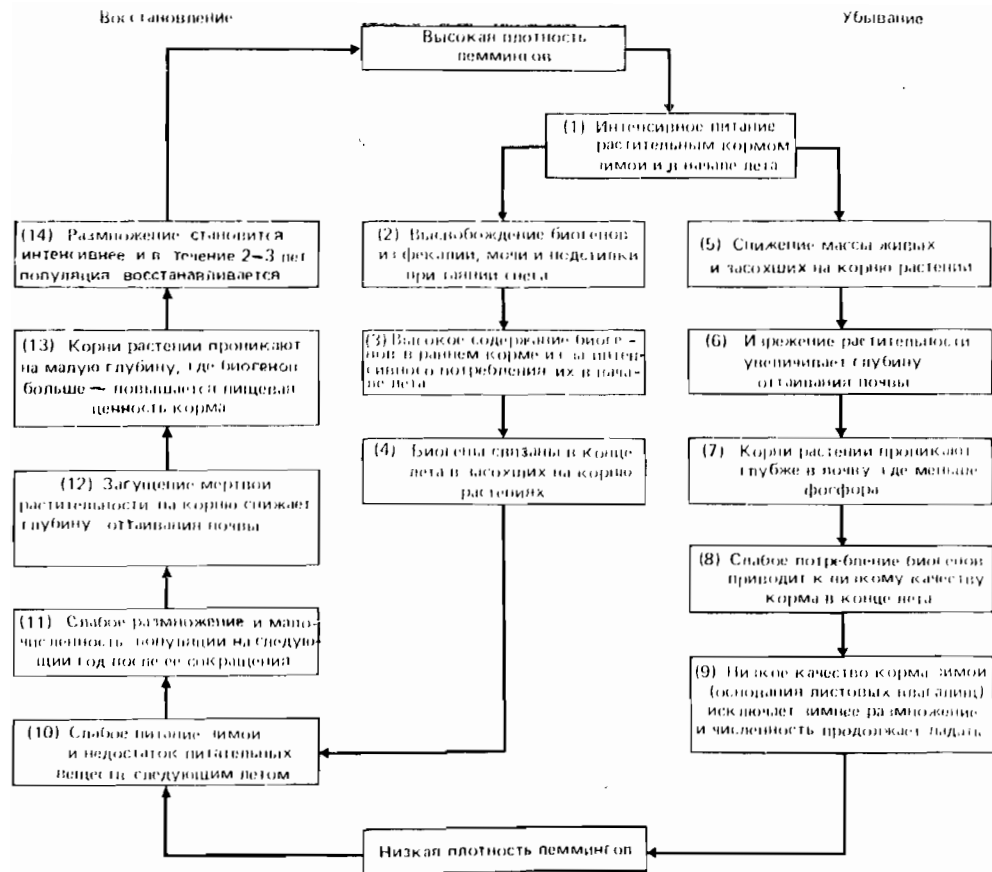


Рис. 15.17. Схема событий по гипотезе восстановления питательных веществ (по Schultz, 1964, 1969)

через быстрое размножение последних в периоды максимальной численности грызунов (рис. 15.18 и 15.19).

Популяция леммингов может быть значительно сокращена разными хищниками (рис. 15.19). «...Хищничество... может быть достаточным фактором для предотвращения роста численности при низком ее уровне, но не объясняет летнего спада, наступающего вслед за ее максимумом. Кроме того, ослабление хищничества в зимний период не обязательно приводит к увеличению популяции» (Batzli et al., 1980).

Видимо, это можно сказать о популяционной динамике мелких грызунов в целом: циклы хищников до некоторой степени повторяют циклы жертв, хищники уничтожают значительное число фитофагов, однако многие их жертвы, скорее всего, и так обречены на гибель, поэтому хищничество вряд ли играет важную роль в возникновении цикличности и вряд ли приводит к значительным изменениям плотности в популяциях жертв.

Сходным образом известно (например, Henttonen et al., 1981), что значительная доля смертности мелких грызунов обусловлена паразитами. Но и они, видимо, сильнее всего воздействуют на ослабленных особей, уязвимых и для многих других летальных факторов.

Теперь можно перейти к теориям, уделяющим основное внимание внутренним причинам цикличности. Изменения, гормональные или вообще физиологические (Christian, 1950), могут быть скоррелированы с циклами (например, Andrews et al., 1975), но, что здесь причина, что следствие, не ясно.

В противоположность этому большое внимание уделяется роли поведенческих изменений, из которых особое значение имеют два. (1) Скорость расселения высока при повышении численности, но по мере приближения последней к максимуму падает, а в период спада численности — низкая (Stenseth, 1983). (2) На протяжении всего цикла агрессивность изменяется, хотя, каким образом, не вполне ясно. По мнению Кребса (Krebs, 1985), она максимальна в фазе роста популяции, в ходе же снижения численности животные малоагрессивны. В то же время Варковска-Дратнал и Стенсет (Warkowska-Dratnal, Stenseth, 1985) утверждают, что агрессивность минимальна в начале роста популяции и максимальна, когда плотность еще высока, но ее максимум уже позади.

Несмотря на это расхождение, суть данных точек зрения в том, что изменения в соотношении агрессивных и миролюбивых особей, сильных и слабых переселенцев и сильных и слабых производителей служат *причинами* колебаний плотности, которые в свою очередь сдвигают соотношение разных типов животных. Вслед за Читти (Chitty, 1960) многие признавали, что эти изменения генотипические, т. е. на одной из фаз цикла преимущество получают носители «агрессивных» генотипов, и их

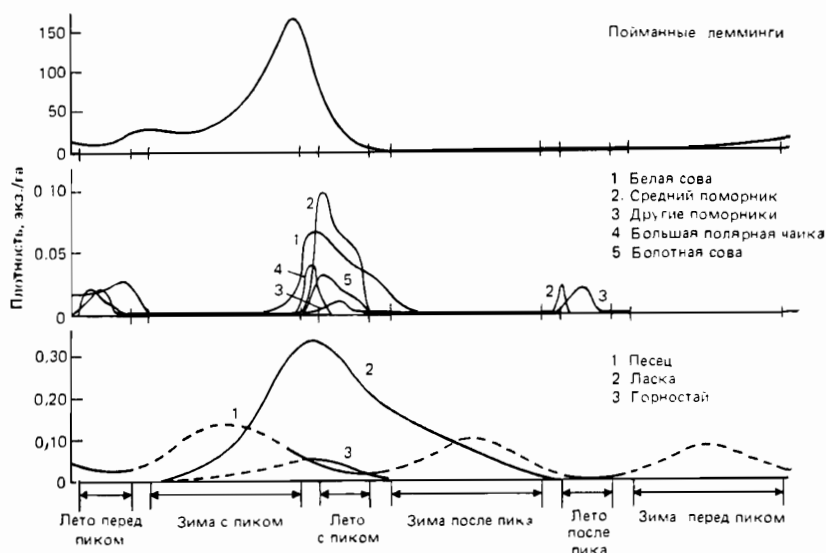


Рис. 15.18. Оценки плотности хищников на протяжении стандартного цикла леммингов в окрестностях Барроу. Периоды таяния снега и наступления холодов указаны промежутками между летом и зимой (по Batzli et al., 1980)

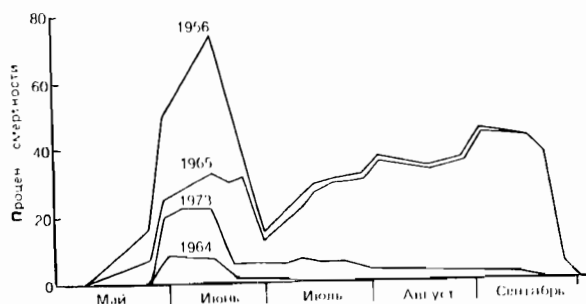


Рис. 15.19. Влияние пернатых хищников на популяцию леммингов в течение четырех лет, выраженное процентом смертности за счет выедания хищниками (по Osborn, 1975)

доля в популяции возрастает, однако это сопровождается изменением плотности, благоприятствующим «миролюбивым» генотипам. С другой стороны, Чарнов и Финнерти (Charnov, Finnerty, 1980) выдвинули гипотезу, основанную на теории отбора родителей, согласно которой все организмы неагрессивны по отношению к близким родственникам и агрессивны ко всем прочим, поэтому агрессивность проявляется сильнее всего при

быстром расселении (т. е. при перемещивании разных семей) и при высоких плотностях.

Наконец, Розенцвейг и Абрамски (Rosenzweig Abramsky, 1980), исходя из того, что для цикличности нужна иммиграция (см. выше), сумели построить математические модели регулярных колебаний популяционной плотности, учитывающие иммиграцию в сочетании с сильной неоднородностью местообитания.

Итак, можно ли соединить все эти элементы вместе? Попытаемся, несмотря на все трудности, сделать это с помощью одной гипотезы, требующей значительной доработки в ходе будущих исследований. Плотность популяции грызунов, по-видимому, резко возрастает при высокой пищевой ценности и малой токсичности кормов. Это сопровождается интенсивным расселением. Все вместе приводит к перемещиванию не связанных родством особей, а следовательно, к высокой их агрессивности. Это вызывает подавление репродуктивной способности животных, у которых к тому же могут возникнуть физиологические, в том числе гормональные, нарушения. В то же время количество и качество (с точки зрения питательности и токсичности) растений в результате массового цветения и выедания снижаются. Следовательно, максимум плотности грызунов приходится на период повышенной агрессивности и истощения пищевых ресурсов. Численность в таких условиях начинает сокращаться, а затем резко падает: хищники (и, возможно, патогены), размножившиеся при изобилии добычи (хозяина), уничтожают ослабленных особей. Рост популяции грызунов вновь возможен только после сокращения плотности хищников, восстановления растительности и ее питательной ценности. Если расселению животных препятствуют либо экспериментатор, либо особенности местообитания, агрессивность будет ниже, а состояние зверьков лучше, что создает предпосылки для полного уничтожения растительности (Krebs, et al., 1969). В отсутствие иммиграции агрессивность тоже ниже, но в сочетании с гораздо меньшей максимальной численностью: не наблюдается ни цикличности, ни резких сокращений популяции (Gaines et al., 1979).

15.5. Зависимость численности от расселения

*Решающая роль расселения в динамике популяции *Sakile*.*

Одним из элементов популяционной динамики мелких грызунов, несомненно, является интенсивность расселения. Этот вопрос уже рассматривался в гл. 5, и здесь мы вновь к нему возвращаемся.

Во многих работах, связанных с изучением численности, допускается, что основные влияющие на нее события происходят в пределах той области, где непосредственно проводится учет, а иммиграцией и эмиграцией можно спокойно пренебречь, т. е. $N_{t+1} = N_t + \text{родившиеся} - \text{погибшие}$. Естественно, это верно не всегда. Во многих популяциях миграция — важнейший фактор, определяющий и/или регулирующий численность. Мы уже видели, что эмиграция летних имаго колорадского жука — определяющий ключевой, сверхкомпенсирующий и зависящий от плотности фактор. Популяция зимней пяденицы уменьшается после зимовки частично из-за эмиграции гусениц, действующей как не зависящий от плотности ключевой фактор. В то же время в жизненном цикле неясны эмиграция (и гибель) совят зависит от плотности, но не является ключевым фактором.

Когда расселение — главное событие, определяющее размер популяции, исследователь сталкивается с дополнительными трудностями. Учет *внутри* местообитания обычно полностью упускает из виду такие явления. Разрабатываемые сейчас методы точной оценки эмиграционных потерь и иммиграционного прироста требуют гораздо более сложной процедуры учета. Даже у прикрепленных организмов, не имеющих возможности расселяться во взрослом состоянии, обязательно имеются трудно контролируемые расселительные стадии (планктонные линьки, семена).

При изучении однолетнего растения *Cakile edentula* на песчаных дюнах залива Мартиник в Новой Шотландии (Keddy, 1981) оказалось, что плотность популяции максимальна в средней части дюн и снижается как к морю, так и в противоположную сторону. Данные по образованию семян и гибели убедительно показывают, что теоретически равновесная популяция должна встречаться только на ближайших к морю участках. Здесь продукция семян высокая и сильно зависит от плотности. В средней части дюн и еще дальше от воды отмирание превышает плодовитость. На этих участках популяция должна была бы быстро исчезнуть (как показывает имитационная модель Уоткинсона, Watkinson, 1984). Если учитывать только размножение и гибель растений *in situ*, окажется, что вид не способен существовать как раз там, где фактически он наиболее обилен. Наблюдаемое распределение численности можно объяснить только при учете ежегодного переноса большого количества семян в глубь суши при помощи ветра и волн (Keddy, 1982; Watkinson, 1984). В сущности это ускоряет рост плотности вдаль от моря по сравнению с уровнем, обеспечиваемым находящимися там растениями (рис. 15.20). Тем не менее именно зависящая от плотности регуляция продукции семян на ближайшем к морю конце градиента регулирует общую плотность взрослых *Cakile* на песчаных дюнах.

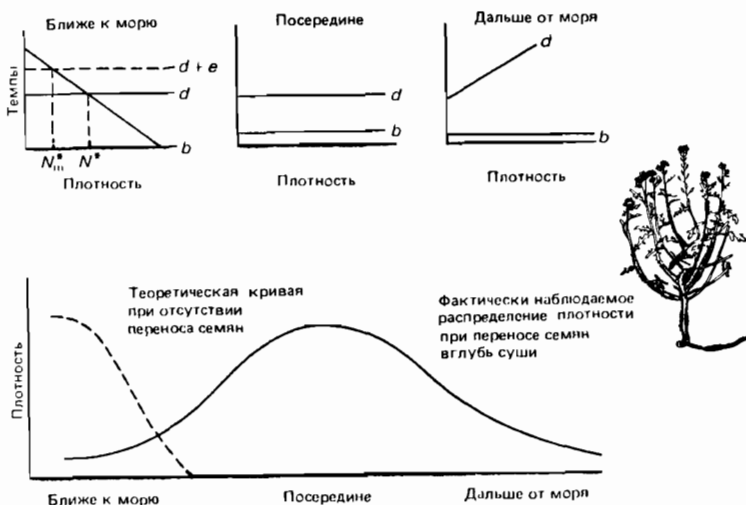


Рис. 15.20. Теоретические кривые изменений отмирания (d) и продукции семян («рождаемости», b) у *Cakile edentula* на трех участках, расположенных по градиенту условий среды от открытого песчаного пляжа (ближе к морю) до густо поросших дюн (дальше от моря). Продукция семян у самого берега была максимальной и зависела от плотности. Отмирание зависело от плотности только на наиболее удаленном от моря участке. На пляже «рождаемость» *in situ* превосходила смертность настолько, что можно было говорить о равновесной плотности популяции (N^*). На среднем и наиболее удаленном от моря участках смертность *in situ* всегда превосходила рождаемость (образование семян), поэтому теоретически растений там быть не могло (прерывистая линия на нижнем графике). Здесь популяции существуют исключительно за счет заноса семян с пляжа. Таким образом, сумма «рождаемости» *in situ* (b) и поступления семян извне превышает отмирание (d) на среднем и наиболее удаленном от моря участках. Видно также, что потери на прибрежном участке связаны фактически и с отмиранием (d), и с выносом семян (e) так, что равновесная плотность (N_m^*) там ниже, чем была бы в отсутствие распространения семян (сплошная линия на нижнем графике)

15.6. Экспериментальное нарушение популяций

Необходимость в экспериментальных исследованиях.

Наблюдение за природой позволяет выдвигать гипотезы о происходящих в ней изменениях. В экологии строить предположения о силах, действующих в степях, океанах или лесах, можно на основе полевых наблюдений, теоретических моделей и анализа данных учета. Однако точно так же, как судить о том, что удерживает маятник в покое, удастся, только раскатав его, формально проверять экологические гипотезы позволяет лишь экспериментальное нарушение равновесия реальных экосистем. Если предполагается, что размер популяции определяют хищ-

ники или конкуренты, то можно задаться вопросом, к чему приведет полное их устранение. Если хищников нет, правомерно проверить последствия их интродукции. Если предположить, что размер популяции лимитирован неким ресурсом, можно попробовать увеличить его доступность. Кроме проверки выдвинутых гипотез результаты таких экспериментов могут демонстрировать нашу собственную способность определять размер популяций — снижать плотность вредителей или сорняков или повышать плотность видов, которым грозит исчезновение. Экология становится прогнозирующей наукой, когда ей удастся предсказывать будущее; она становится управляющей наукой, когда это будущее определяется ею.

15.6.1. Интродукция новых видов

Семена подорожника, высеянные в обычных и «аномальных» местообитаниях.

Известно много примеров случайного заноса видов в несвойственные им местообитания. Хотя последствия его с точки зрения экологии часто были драматическими, он не изучался в экспериментах с контролем. С другой стороны, преднамеренная интродукция вида способна помочь пониманию причин его частой встречаемости, редкости или отсутствия в данных условиях. На такие опыты косо смотрят экологи-консерваторы, не признающие вмешательства в сложившийся в природе порядок, а также те, кто справедливо полагает, что экспериментальная интродукция вида может привести к его неконтролируемому распространению. Однако такие эксперименты, вероятно, — наиболее эффективный метод экологических исследований.

Сейгар и Харпер (Sagar, Harper, 1960) высевали семена трех видов подорожника — *Plantago lanceolata*, *P. media* и *P. major* — в разных местообитаниях в окрестностях Оксфорда (Англия), в том числе там, где эти виды обычно не встречаются, встречаются редко или, наоборот, обильны. В трех местах семена проросли, дав корешки, но они почти сразу почернели и погибли, и проростков не появилось. Так было на вересковых пустошах с кислой почвой и на сфагновых болотах, т. е. в условиях, где подорожники обычно не встречаются. По-видимому, все три вида столкнулись здесь с параметрами среды, не соответствующими их фундаментальным нишам. В одном местообитании — на кальцефильной луговине среди леса — изучаемые подорожники изначально не произрастали, но из высеянных семян образовались устойчивые популяции, существовавшие до конца года. Вероятно, исходное отсутствие их здесь объясняется невозможностью естественного заноса семян в условия, явно соответствующие фундаментальной нише каждого из трех видов: «мес-

то» для них было, однако осталось незаполненным. На пашне, с которой были удалены все потенциальные конкуренты, все три вида также сформировали из семян устойчивые популяции.

На вытаптываемом лугу исходно присутствовал только *R. major*. Посев семян не повлиял на численность его популяции. Два других вида здесь отсутствовали; хотя из их семян и появились проростки, растения не выжили. Такая ситуация в ряде местообитаний была наиболее обычной: вслед за массовым прорастанием высеянных семян плотность популяции достаточно быстро снижалась до исходной (контрольной), т. е. поколебать существующее положение было очень трудно: плотность соответствовала уровню, который близок к максимально возможному.

15.6.2. Увеличение ресурсов

Подкормка белок.

Если размер популяции лимитирован недостатком ресурса, добавка последнего должна была бы повысить численность вида. Древесные белки рода *Tamiasciurus* обитают во многих хвойных лесах бореальной и умеренной зон Северной Америки. Косвенно выяснено, что лимитирующий фактор для них — пища. Показано, например, что величина их территорий обратно пропорциональна доступности на ней корма. Плотности популяций белки Дугласа (*Tamiasciurus douglasii*) были оценены с помощью живоловок в трех лесных местообитаниях Британской Колумбии. На контрольных участках животных не подкармливали, а на экспериментальных каждую неделю с марта по октябрь 1977 г. и в марте 1979 г. вокруг ловушек разбрасывали семена подсолнечника и овес. В последнем случае число пойманных белок было в 5—10 раз выше, чем в контроле, где плотность колебалась от трех до десяти белок на участок отлова. Экспериментальная популяция за период зимнего подкармливания выросла до 65 белок на участок (рис. 15.21). Такой взрыв численности был вызван сочетанием иммиграции с повышением плодовитости самок и выживаемости. После прекращения подкормки размер популяции снизился до сравнимого с контрольным уровня (Sullivan, Sullivan, 1982).

То, что добавка ресурса повышает численность популяции, еще не означает, что за него идет конкуренция. В богатой кормом среде животные просто могли тратить меньше энергии на его добывание, и ее больше оставалось на размножение (Reynoldson, Bellamy, 1971). Однако данный эксперимент, несомненно, демонстрирует, что фактор, лимитирующий численность популяции, — обеспеченность пищей.

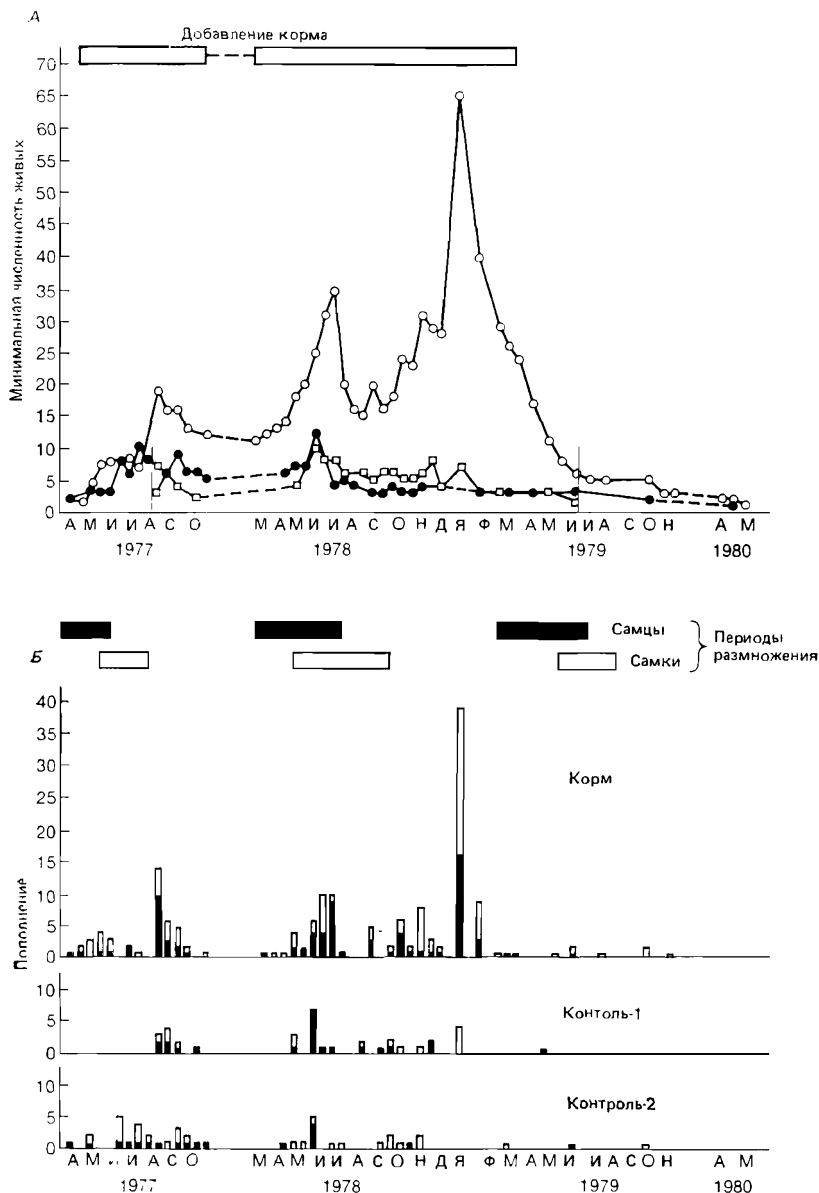


Рис. 15.21. А. Плотность популяций белки *Tamiasciurus douglasii* на двух контрольных (● и □) и экспериментальном (с добавкой корма, ○) участках в 1977—1980 гг. Б. Пополнение самцов (темные столбик) и самок (светлые столбик) в каждой популяции, а также репродуктивные периоды самцов (опускание семенников в мошонку) и самок (лактация) (Sullivan T. P., Sullivan D. S., 1982)

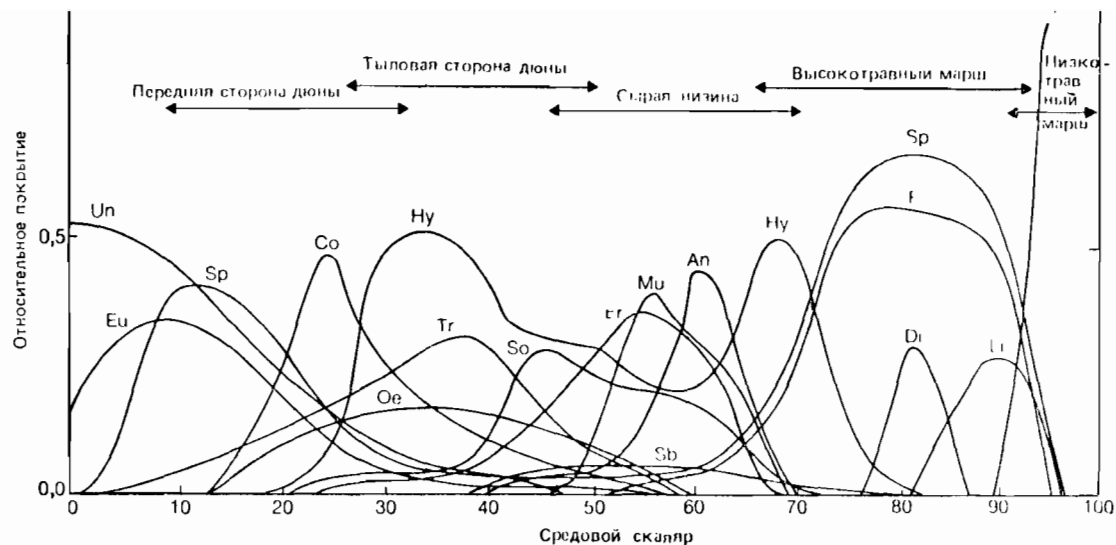
15.6.3. Устранение возможных конкурентов

Устранение конкурентов в прибрежных растительных сообществах.

Размер популяции может быть лимитирован тем, что потенциальные ресурсы приходится делить с представителями других видов. В такой ситуации можно ожидать, что устранение конкурентов позволит популяции вырасти (ряд примеров дан в гл. 7). Силандер и Антонович (Silander, Antonovics, 1982) задались вопросом, произойдет ли рост численности разных видов растений при удалении соседей. Они провели исследования в серии примыкающих друг к другу береговых сообществ, расположенных по градиенту, пересекающему Кор-Банкс — островной бар у побережья Северной Каролины. На рис. 15.22 показано распределение видов по средовому градиенту. С участков площадью 1 м² виды-доминанты и субдоминанты удалялись поодиночке или группами путем прополки или использования избирательных гербицидов. Еще одна обработка включала полное уничтожение всей растительности. Контролем служили необработанные участки. Изменения в растительном покрове устанавливали по проективному покрытию, и отдельные растения (ростки, побеги), за исключением злаков, не подсчитывали. (Результаты подсчетов и оценки покрытия показали очень сходные тенденции, поэтому можно считать, что в данном эксперименте изучались изменения относительного обилия; см. рис. 15.23.)

На высокотравном марше уничтожение *Spartina patens* привело к массовому разрастанию *Fimbristylis*, а уничтожение *Fimbristylis* — к еще более интенсивному увеличению популяции *Spartina patens*. Экспансия каждого из этих видов после удаления другого свидетельствует о том, что они были основными факторами, лимитировавшими популяцию соседа. Они совместно занимали пригодное для произрастания пространство, деля между собой фундаментальную нишу. С другой стороны, в паре видов *Spartina patens* и *Uniola*, сходным образом распределенных по дюне, устранение одного почти не меняло обилия другого. Это говорит о видоспецифичности их микроместобитаний, т. е. о том, что фундаментальную нишу они между собой не делят. Силандер и Антонович полагают, что такой использующий экспериментальные нарушения подход можно применить в отношении целого сообщества, из которого последовательно удаляли бы все виды. В итоге были бы выделены группы реагирующих друг на друга видов, которые, по-видимому, входят в одни и те же гильдии.

При экспериментальном уничтожении вообще всей растительности отмечено взрывообразное развитие четырех видов, прежде отсутствовавших в сообществе или имевших низкую

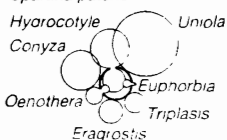


Un <i>Uniola paniculata</i>	Oe <i>Oenothera humifusa</i>	Di <i>Distichlis spicata</i>	« <i>Solidago sempervirens</i>
Eu <i>Euphorbia polygonifolia</i>	Sb <i>Sabatia stellaris</i>	« <i>Limonium carolinianum</i>	<i>Fragrostis pilosa</i>
Sp <i>Spartina patens</i>	An <i>Andropogon scoparius</i>	Hy <i>Hydrocotyle bonariensis</i>	M <i>Muhlenbergia capillaris</i>
Co <i>Conyza canadensis</i>	F <i>Fimbristylis spadicacea</i>	Tr <i>Triphasis purpurea</i>	<i>Spartina alterniflora</i>

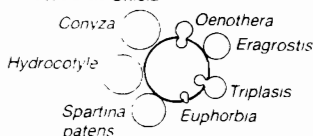
Рис. 15.22. Распределение 16 видов трав по градиенту дюна — марш на островном баре Кор-Банкс (Северная Каролина). «Средовой скаляр» прямо пропорционален расстоянию от пляжа и обратно пропорционален глубине залегания грунтовых вод (Silander, Antonovics, 1982)

Передняя сторона дюны

Удаление
Spartina patens

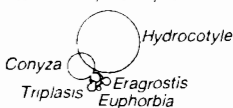


Удаление *Uniola*

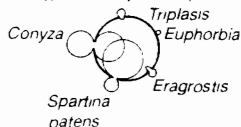


Тыловая сторона дюны

Удаление *Spartina patens*

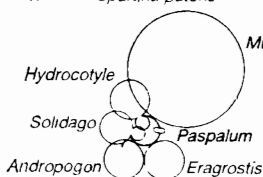


Удаление *Hydrocotyle*

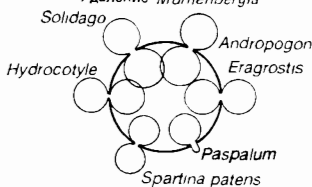


Сырая низина

Удаление *Spartina patens*

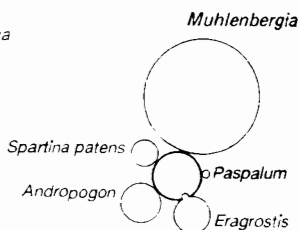
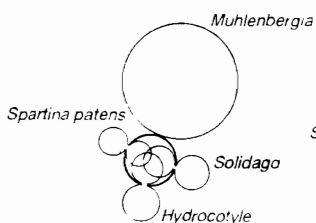


Удаление *Muhlenbergia*



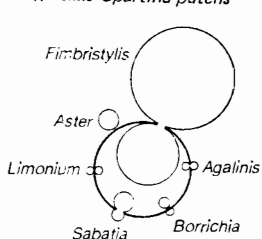
Удаление *Andropogon* и *Eragrostis*

Удаление *Hydrocotyle* и *Solidago*



Высокотравный марш

Удаление *Spartina patens*



Удаление *Fimbristylis*

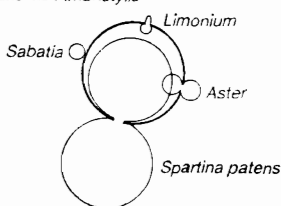


Рис. 15.23. Последствия удаления разных видов на пяти участках Кор-Банкс. На каждом рисунке площадь центрального (жирно очерченного) круга соответствует относительному обилию (проценту покрытия) вида до его удаления. Площади внешних кругов — обилие видов в контроле. Площади кругов, вдающихся внутрь центрального, — повышение обилия видов, оставшихся после удаления

плотность: *Sabatia*, *Salicornia*, *Triglochin* и *Setaria*. Таким образом, в данном районе их можно считать «видами-гастролерами». Их обилие зависит, видимо, от частоты катастрофических нарушений остальной растительности, которые открывают их популяциям простор для экспансии. Ниши таких видов обычно заняты (реализуются) другими видами.

15.6.4. Устранение консументов

Удаление кроликов с луга.

Часто сравнительно просто поставить эксперимент, при котором ряд организмов из-за своего крупного размера будет изъят из местообитания путем его огораживания. Если популяции их основных кормовых объектов будут в результате беспрепятственно увеличиваться, не исключено, что последствия этого проявятся на уровне сообщества в целом — по мере занятия бывшей жертвой пригодного для нее пространства. Наглядный пример — изменения в растительности после запланированного устранения всех кроликов с очень богатых флористически лугов на мелах южной части Англии. Это сообщество очень быстро выродилось в однообразный травостой с доминированием злаков, охотнее всего поедавшихся ранее кроликами (Tansley, Adamson, 1925). После этого эксперимента английская популяция кроликов резко снизила свою численность из-за эпизоотии миксоматоза. К ужасу борцов за охрану природы злаковые фитоценозы стали господствовать на огромных территориях страны, что сопровождалось общим падением видового разнообразия.

Другие примеры устранения консументов представлены в гл. 19.

15.6.5. Интродукция консумента

Интродукция насекомых для борьбы с водными растениями. — Интродукция кактусовой огневки для борьбы с опунцией.

Известно много случаев взрывообразного роста популяций водных растений после их интродукции в новые местообитания. Это создает значительные экономические проблемы из-за засорения судоходных каналов, оросительных систем, а также нарушения местного рыболовства. Среди таких растений выделяются элодея канадская (*Elodea canadensis*), водяной гиацинт (*Eichornia crassipes*) и папоротник *Salvinia molesta*. Вспышки численности их популяций — результат клонального роста, сопровождавшегося вегетативным размножением и расселением.

Вид *Salvinia molesta* родом с юго-востока Бразилии проник в 1930-х гг. в различные тропические и субтропические районы

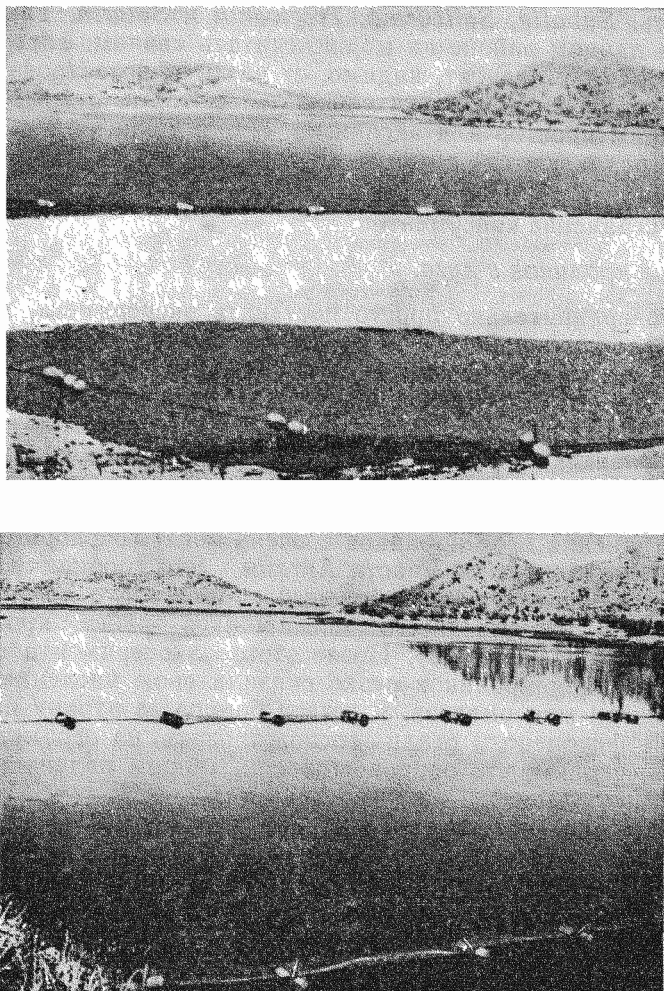


Рис. 15.24. Озеро Мун-Дарра (север шт. Квинсленд, Австралия). Вверху: густые заросли водного папоротника *Salvinia molesta*. Внизу — после интродукции долгоносика *Cyrtobagous* sp. (фото P. Room)

планеты. В Австралии он был впервые отмечен в 1952 г., после чего стремительно там распространился. При оптимальных условиях время удвоения популяции у *Salvinia* — 2,5 суток. У этого вида в Австралии, видимо, не оказалось сильных врагов (вредителей и паразитов). В 1978 г. в озере Мун-Дарра (северная часть шт. Квинсленд) отмечено 50 тыс. т сырой массы *Salvinia*, занимавшей площадь 400 га (рис. 15.24). Среди

собранных в Бразилии возможных врагов этого папоротника исключительно этим макрофитом питался только долгоносик *Cyrtobagous* sp.; 3 июня 1980 г. 1500 его имаго были выпущены из садков в районе одной из бухт озера (20 января 1981 г. осуществлен второй завоз). Эти долгоносики не сталкивались здесь ни с паразитами, ни с хищниками, которые могли бы снизить их численность, и к 18 апреля 1981 г. заросли *Salvinia* по всему озеру стали выглядеть темно-коричневыми. Плотность жуков в 2 км от места выпуска составила 60—80 имаго на 1 м², а суммарную численность популяции долгоносиков на озере оценили в 1 млрд. экз. К 15 августа 1981 г. папоротника на всем озере осталось менее 1 т (Room et al., 1981). Это самый быстрый успех среди всех попыток биологической борьбы с одним организмом путем интродукции другого. Можно считать, что эксперимент имел контроль в том смысле, что в других озерах плотные популяции *Salvinia* сохранились. В нужный момент жуки были выпущены и на них.

Взаимодействие *Cyrtobagous* и *Salvinia* — один из примеров эксперимента, при котором в изобилии встречающееся растение стало редким в результате интродукции насекомого. Возможно, наиболее известный случай успешной биологической борьбы — фактическое уничтожение опунций (*Opuntia inermis* и *O. stricta*) во многих частях Австралии, когда обширные угодья, непригодные для использования из-за зарастания этими колючими кактусами, были возвращены сельскому хозяйству после интродукции бабочки кактусовой огневки (*Cactoblastis cactorum*) в 1928—1930 гг. Она быстро размножилась, и к 1932 г. первоначальные заросли опунций исчезли. К 1940 г. борьба фактически завершилась. До сих пор кактусы и бабочки сосуществуют здесь в равновесии при низкой стабильной их численности (Dodd, 1940; Monro, 1967). На основе этих данных была разработана модель (Caughley, Lawton, 1981), включающая логистическую кривую роста популяции растений, второй тип функциональной реакции бабочек на плотность популяции кактусов, экспоненциальный рост популяции фитофагов и острую конкуренцию между гусеницами при высокой их плотности (см. также разд. 9.7.3 и 10.4.1). Эта простая модель достаточно точно имитировала последовательность фактически наблюдаемых событий (рис. 15.25).

Растения, плотность популяций которых резко падала после интродукции консумента, сами были почти без исключения случайно или сознательно интродуцированы человеком, обычно с другого континента. Животных для борьбы с «сорняками», как правило, завозимых с родины этих растений, подвергали строжайшему карантину, чтобы убедиться в отсутствии хищников, паразитов и заболеваний, определяющих их численность в исходном местообитании. Теоретически размер популяции этих

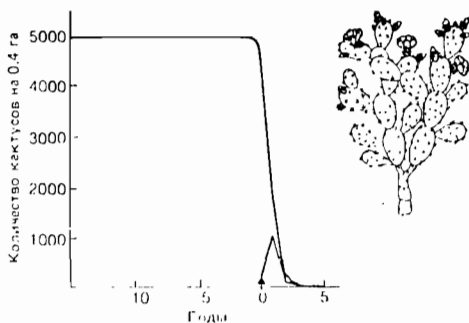


Рис. 15.25. Борьба с опунцией с помощью кактусовой огневки. Математическая модель (Caughley, Lawton, 1981) точно описывает падение обилия кактуса за два года с 5000 экз./акр (1 акр — 0,4 га) перед выпуском бабочек до стабильного значения 11 экз./акр. Верхняя кривая — обилие опунции, нижняя — численность бабочек после интродукции в «нулевой» год

животных зависел после карантина только от количества корма.

На своей родине виды растений почти никогда не дают таких всплесков численности, какие случаются при переселении в новые для них области. Интересно отметить, что в случаях успешной биологической борьбы эти растения в экзотической для них среде целиком не вымирают. Плотность их популяций падает до нового низкого уровня, который и сохраняется, поддерживая существование интродуцированных контролирующих ее организмов. Отмечено много случаев, когда потенциальный агент биологической борьбы был завезен, но не прижился, однако успешная его интродукция никогда не приводила к полному истреблению растения-хозяина. Наконец, примеры успешной биологической борьбы со всплесками численности растений почти всегда касаются многолетних сорняков и питающихся ими насекомых. Растения-однолетники слишком легко могут «обмануть» специализированного консумента, сохраняясь не на взрослой стадии, а в виде покоящихся в почве жизнеспособных семян, прорастающих после вымирания насекомых-фитофагов.

Литература по биологической борьбе — это отчеты о замечательных экологических экспериментах (см., например, Huffaker, 1973). Природа не всегда добровольно выдает свои секреты; иногда ее стоит принудить к этому.

15.7. Обычные и редкие виды

Интенсивность и распространенность.

Проблема оценки обилия вида не исчерпывается измерением плотности его популяции на тех участках, где он обитает (аспект, который можно назвать *интенсивностью*). Необходимо

учитывать также число и размер населенных данными организмами участков в пределах всего ареала (*распространенность*, см. также гл. 4). По разным оценкам во всем мире существуют от 3 до 10 млн. видов животных и, возможно, 300 000 видов растений, большинство из которых в большинстве мест большую часть времени отсутствует, причем чаще всего виды можно объединить по характеру распространения в группы. Если задаться вопросом о том, что определяет обилие вида на отдельном участке, затронутой фактически окажется лишь небольшая часть проблемы, поскольку в отношении любых видов именно «нули», т. е. отсутствие в большинстве мест, имеют основное значение для эколога.

Отделяя распространенность вида от интенсивности его присутствия (степени концентрирования его популяций), можно видеть, что понятия «обычный» или «редкий», если не делать специальных оговорок, крайне неудовлетворительны. Вид может быть (а) широко распространенным с высокой интенсивностью (высокой плотностью популяций), (б) широко распространенным с низкой интенсивностью, (в) узко распространенным с высокой интенсивностью и (г) узко распространенным с низкой интенсивностью. Кроме того, выводы о редкости или общности вида лишены смысла, если не отнесены к определенной территории — площадке в 1 м², участку в 1 га, графству, стране, острову или континенту. В табл. 15.5 дается подробная классификация типов встречаемости.

15.7.1. Наиболее обычные виды

«Выборы» растений-лидеров.

Французский исследователь Кокия (Coquillat, 1951) задался вопросом, какие из растений на земле наиболее многочисленны. Сама по себе эта проблема имеет большое методическое значение с точки зрения возможностей ее объективного изучения. Однако Кокия применил крайне субъективный подход. Он разослал письма своим многочисленным, разбросанным по всему свету друзьям и попросил каждого из них составить свой собственный список видов в порядке убывания обилия. Затем по полученным ответам он сделал общий вывод. Пятью наиболее массовыми, по его данным, видами растений были: *Polygonum aviculare* (птичья гречиха), *Capsella bursa-pastoris* (пастушья сумка), *Chenopodium album* (марь белая), *Stellaria media* (мокрица) и *Poa annua* (мятлик однолетний). Если распространить список на папоротники, в него, вероятно, попал бы орляк (*Pteridium aquilinum*). Все эти виды, за исключением орляка, характерны для нарушенных почв главным образом вблизи человеческого жилья. Приведенный перечень можно

Таблица 15.5. Классификация типов обычности и редкости (по Rabinowitz, 1981, с изменениями)

Ареал: Специфичность местообитания:	Обширный		Узкий	
	Слабая	Высокая	Слабая	Высокая
Размер локальной популяции: крупная, местами доминирующая	Локально-обильный в широком ареале и различных местообитаниях	Локально-обильный в широком ареале, но в специфическом местообитании	Локально-обильный в нескольких местообитаниях, но с ограниченным ареалом	Локально-обильный в специфическом местообитании с ограниченным ареалом
Примеры среди растений	<i>Chenopodium album</i>	<i>Rhizophora mangle</i>	<i>Cupressus pygmaea</i>	<i>Lodoicea seychellarum</i> (сейшельская пальма)
Примеры среди животных	Крыса, скворец, домовый воробей	Илистый прыгун (в мангровых сообществах)		Гигантская слоновая черепаха, страус
Размер локальной популяции: небольшая, недоминирующая	Редко встречающийся в широком ареале и нескольких местообитаниях	Редко встречающийся в широком ареале, но в специфическом местообитании	Редко встречающийся в нескольких местообитаниях, но с ограниченным ареалом	Редко встречающийся в специфическом местообитании с ограниченным ареалом
Примеры среди растений	<i>Setaria geniculata</i>	<i>Taxus canadensis</i>		<i>Torreya taxifolia</i>
Примеры среди животных	Сапсан	Скопа		Альдабрская кустарниковая славка, райские птицы, кондор

оспаривать, поскольку не исключено, что авторы писем, как правило, указывали виды, растущие ближе всего к их дому, однако все эти растения обычны и на сельскохозяйственных угодьях, поэтому он вряд ли далек от истины. Он включает виды, распространенные по всему земному шару и часто образующие многочисленные локальные популяции.

Соответствующий список для крупных животных, вероятно, включал бы серую крысу, домовую мышь, домового воробья и, возможно, какой-нибудь вид тли среди насекомых. Здесь опять же преобладают виды, оказавшиеся способными повысить свою численность при наличии пищи и убежищ, созданных трудом человека. Сюда не включены зерновые культуры и домашние животные, хотя пшеница, овцы и крупный рогатый скот долж-

ны занимать первые места в любом полном списке наиболее обильных видов. В морской среде влияние человека ощущается гораздо слабее. Вероятно, наиболее массовый вид среди морских птиц — глупыш (по мнению Дарвина, это самая многочисленная птица на планете), а среди рыб — анчоус. Из-за огромной протяженности местообитания в списке должны, вероятно, фигурировать и некоторые виды глубоководного морского бен-тоса, однако здесь мы можем только строить догадки.

15.7.2. Наиболее редкие виды

Красные книги.

Списки наиболее редких на земле видов растений и животных тщательно составлены специалистами по охране природы, заинтересованными в сохранении их от вымирания. Заинтересованность бывает локально-национальной, если вид редок в стране или округе, однако такой подход больше уместен для филателиста, чем для эколога. В то же время Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП) стремится выявить виды настолько редкие в глобальном масштабе, что им грозит исчезновение. Эта организация не только публикует соответствующие списки, но и собирает информацию о специфических причинах редкости и шагах, которые можно было бы предпринять для предотвращения вымирания или повышения численности видов, находящихся под угрозой. Эти сведения публикуются в так называемых Красных книгах, посвященных в основном цветковым растениям, папоротникам, млекопитающим и птицам — группам, привлекающим основное внимание специалистов по охране природы. В табл. 15.6, например, приведены данные из Красной книги МСОП по находящимся в наибольшей опасности американским млекопитающим (Thorpb-ack, Jenkins, 1982).

15.7.3. Причины редкости

Можно рассматривать поверхность земного шара как сложную мозаику условий и ресурсов, определяющих различные фундаментальные ниши, т. е. мест, «пригодных для обитания» тех или иных видов. Если достаточно известно о биологии отдельных видов и деталях земной поверхности, можно составить карты *потенциального распространения* каждого из них — зон, в пределах которых они могли бы сохранять свою популяцию при условии (а) возможности колонизации и (б) способности противостоять конкурентам, хищникам (консументам) или паразитам. Обилие растений и животных можно связать с частотой встречаемости и характером распределения таких зон.

Таблица 15.6. Примеры вымирающих млекопитающих Северной и Южной Америки

Таксон	Современный статус и местообитание	Причина современной редкости
Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны		
Гаитянский щелезуб (<i>Solenodon cubanus</i>)	Эндемик Кубы, численность падает, ареал сужается	Сведение лесов и хищничество одичавших кошек. Отлов как редкого вида
Гаитянский щелезуб (<i>Solenodon paradoxus</i>)	Эндемик о. Гаити	Та же, что и у кубинского щелезуба
Бесхвостый кролик (<i>Romerolagus diazi</i>)	Склоны вулканов вблизи Мехико, три субальпийские популяции	Нарушение местообитаний, промысел и спортивная охота
Серая ночница (<i>Myotis grisescens</i>)	Вероятно, 1,5 млн. экз., половина из которых зимует в одной пещере на юго-востоке США	Нарушение мест дневок спелеологами и туристами
Кеигуровый прыгун Хирмана, подвид залива Морроу (<i>Dipodomys heermanni morroensis</i>)	Залив Морроу, Калифорния. Численность популяции в 1957 г. 8000 экз.; в 1971 г. — 3000 экз. и в 1977 г. — 1200—1500 экз.	Зависимость от ранних стадий сукцессии чапаррала, ставших более редкими из-за более интенсивного выжигания растительности. Потеря местообитания из-за пригородной застройки. Уничтожение одичавшими кошками и гибель под колесами автомобилей
Ванкуверский сурок (<i>Marmota vancouveriensis</i>)	Вероятно, 50—100 экз.; изолированная колония в горах о. Ванкувер	Потеря местообитания из-за развития лыжного спорта и лесозаготовок. Потребность в новых путях миграции вместо нарушенных. Охота и отлов для научных целей
Приматы		
Эдипов тамарин (<i>Saguinus oedipus oedipus</i>)	Северо-западная Колумбия. Вероятно, осталось мало достаточно обширных лесов для поддержания размножающейся популяции	Потеря местообитания из-за нарушения лесов. 14 тыс. экз. импортировано в США в зоомагазины и для биомедицинских исследований. Между 1960 и 1975 гг. экспорт из Колумбии оценивается в 30—40 тыс. экз.
Рыжеспинный саймири (<i>Saimiri oerstedii</i>)	Панама и Коста-Рика. Леса и заросли кустарника. Значительный спад численности с 1950 г.	Сокращение лесного местообитания? Спад численности после применения пестицидов для борьбы с желтой лихорадкой и малярией. Отлов и экспорт в зоомагазины

Продолжение

Таксон	Современный статус и местообитание	Причина современной редкости
Золотистая иг- рунка (<i>Leontopithecus rosalia</i>)	Юго-восточная Бразилия. На 1980 г. почти точно менее 100 экз. Вероятно, полное исчезновение к 1985—1990 гг.	Потеря местообитания из-за заготовок древесины, расчистки лесов под посевы, пастбища, строительство жилья. В зоомагазинах между 1960 и 1965 гг. экспортировано 200—300 экз.
Хищные Очковый медведь (<i>Tremarctos ornatus</i>)	От Венесуэлы до Боливии. Численность точно не установлена. Вероятно, 100 экз. в Венесуэле, единицы в Эквадоре и Колумбии: возможно, 850 экз. в Перу	Потеря местообитания из-за усиления антропогенного стресса, отстрел ради шкуры и мяса, а также из-за отрав урочая
Верблюдовые Викунья (<i>Vicugna vicugna</i>)	Пастбища в Централь-ных Андах. Численность упала до 6000 экз. в 1965 г. Охранные мероприятия позволили повысить ее к 1981 г. до 80—85 тыс. экз.	Крайне многочисленные до открытия Америки Колумбом; массовое истребление ради шерсти. Могут разводиться, давая шкуру, шерсть, мясо. Чтобы предотвратить деградацию местообитания, может потребоваться искусственное снижение численности, хотя эта мера вызывает возмущение среди некоторых активистов охраны природы

1. Вид бывает редок, если потенциально пригодные для его жизни участки редко встречаются или малы по площади. Существование специфической флоры и фауны может поддерживаться необычным сочетанием физико-химических параметров среды. Серпентиновые породы на ряде континентов с их своеобразной смесью в целом токсичных металлов создают такую редкую среду, что специализированные растения таких мест так же редки, как и выходы этих пород, к которым они приурочены. Сходным образом границы ареала насекомого, связанного тем или иным путем с особым видом растения, не могут быть удалены от данного растения больше, чем на длину полета до него. Если такие растения редки, редки и зависящие от них паразиты и консументы.

2. Таксон бывает редок из-за слишком непродолжительной пригодности местообитаний. Так, редкость эндемичного для залива Морроу подвида кенгурового прыгуна Хирмана (табл. 15.6) объясняется зависимостью этого животного от ранних стадий

сукцессии чапарраля в шт. Калифорния. Более эффективная борьба с его зарослями путем их выжигания снижает встречаемость в настоящее время раннесукцессионных сообществ. Подвид может быть редок также из-за расположения потенциально пригодных местообитаний за пределами радиуса его расселения.

3. Вид бывает редок из-за конкурентного исключения со стороны других видов, сильного воздействия хищников или паразитов.

Случаи 1—3 связаны с распространенностью организмов, т. е. с факторами, определяющими число и размер зон, населенных видом. В противоположность этому случаи 4 и 5, приводимые ниже, касаются «интенсивности», т. е. плотности организмов внутри потенциально обитаемых зон.

4. Вид бывает редок из-за недостатка внутри таких зон жизненно важных ресурсов — пищи, убежищ и т. д. Например, кормовые ресурсы плотоядных позвоночных гораздо менее обильны, чем у животных, служащих им добычей, поэтому хищные птицы и млекопитающие всегда встречаются реже, чем их виды-жертвы (хороший пример — беркут).

5. Вид бывает редок из-за того, что недостаточная наследственная изменчивость его представителей сужает диапазон пригодных для него местообитаний. Так, многие «редкие и находящиеся в опасности» растения, занесенные в Красные книги МСОП, размножаются только вегетативно (с помощью апомиксиса или партеногенеза).

6. Вид бывает редок из-за того, что недостаточная фенотипическая пластичность его представителей сужает диапазон пригодных для него местообитаний.

7. Вид бывает редок, поскольку конкуренты, хищники, паразиты, сборщики или коллекционеры удерживают плотность его популяций ниже уровня, обеспечиваемого доступными ресурсами. Интересно отметить, что собираемые людьми виды становятся более «ценными» и интенсивнее разыскиваемыми именно после того, как начинают встречаться реже. Заключительной стадией снижения численности редкого вида может оказаться его полное уничтожение в ходе таких сборов.

Изменения в обилии или редкости видов часто создают проблемы, особенно когда повышение обилия вида чревато его превращением в сорняк или вредителя, а также когда падение численности грозит ему вымиранием и на него распространяются природоохранные мероприятия. Некоторые из этих проблем — просто ностальгия по былой природе, другие имеют под собой реальную основу. В конце концов, можно надеяться, что экология разовьется до такого уровня, что мы сумеем не только понять, чем определяются обилие и редкость, но и как управлять ими.

Часть 4

Сообщества

Введение

В природе, как на суше, так и в воде, обитают сообщества, различающиеся видовым составом, численным соотношением отдельных видов и своим функционированием. Свойства этих сообществ складываются из суммы свойств входящих в них организмов и взаимодействий последних. Именно благодаря таким взаимодействиям сообщество — нечто большее, чем просто сумма составляющих его частей. Как для физиолога полезно изучать свойства различных типов клеток и тканей, применяя затем знания об их взаимодействиях для объяснения поведения цельного организма, так и эколог может использовать свои знания о взаимодействиях между организмами для объяснения структуры и функций целого сообщества. Фактически возникновения устойчивой структуры можно ожидать в любом целостном объекте, состоящем из взаимодействующих компонентов, независимо от того, живые они или неживые. Например, когда кристаллы феррицианида калия погружают в раствор сульфата меди, возникает целый «лес» ветвистых образований, потребляющих ресурсы (ионы меди и феррицианида) и формирующих предсказуемую структуру. Экология сообществ — наука об эмерджентных свойствах структуры и поведения многовидовых биологических объектов.

В первую очередь мы рассмотрим природу сообщества, т. е. что подразумевается под этим термином. Обычно под сообществом имеют в виду некую единицу живой природы, которую можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес. Иными словами, при решении вопроса о том, что считать сообществом, неизбежен антропоцентрический подход. Крайне важно сознавать при этом, что рассматриваемые признаки иногда не имеют существенного значения для жизни отдельных организмов внутри сообществ. И дубраву, и эстуарий, и рубец коровы можно считать сообществами, однако такой масштаб часто совершенно непригоден для изучения жизни гусеницы, креветки или простейшего. Сообще-

ство, определяющее судьбу гусеницы, в дубраве может состоять всего лишь из нескольких листьев на отдельной ветке и небольшого числа конкурентов и хищников, посещающих эти листья. С точки зрения отдельного организма сообщество, в которое он входит, для разных видов будет различно. Однако в гл. 16 мы описываем пространственно-временную структуру сообществ именно с наших человеческих позиций.

В гл. 17 анализируются способы объединения различных групп консументов и их пищи в сеть взаимодействующих элементов, по которой происходит передача вещества и энергии. В гл. 21 мы возвратимся к этой теме и рассмотрим влияние структуры пищевой сети на динамику сообществ в целом, обратив особое внимание на особенности их структуры, способствующие стабильности.

Гл. 18 и 19 возвратят нас к уже обсуждавшимся вопросам. Они посвящены масштабам воздействия конкуренции, хищничества и нарушений на признаки всего сообщества. Гл. 20 касается области, оказавшейся чрезвычайно плодотворной с точки зрения выдвижения новых экологических концепций, — островной экологии и островных сообществ. Наконец, будет сделана попытка обобщить все изложенное в этой книге (гл. 22). Не следует забывать, что экология — наука молодая, и обобщение накопленных ею данных только начинается.

Следуя ранее проведенной аналогии, экология сообществ несколько напоминает науку о наручных и стенных часах. Можно собрать коллекцию и классифицировать детали каждого хронометра, выявив общие черты в их конструкции и работе, можно описать структуру и иерархию всей коллекции целиком. Однако для понимания принципа работы часов их необходимо разобрать, исследовать и вновь собрать. Точно так же природу естественных сообществ мы поймем, лишь когда разделим их на составные части и будем знать, как восстановить целое.

Природа сообщества

16.1. Введение

Сообщество имеет эмерджентные свойства, отсутствующие у образующих его отдельных популяций. — Выявление и описание структур сообществ. — Сообщества можно изучать на разных уровнях — выделение любого из них одинаково оправданно.

Экологи, изучающие физиологию и поведение, связаны главным образом с *организмами*. Они пытаются понять связь особей с их средой обитания (гл. 1—5, 14). Сосуществующие организмы одного вида характеризуются признаками, специфическими для популяций: плотностью, соотношением полов, возрастной структурой, рождаемостью, смертностью, иммиграцией и эмиграцией. Поведение популяции мы объясняем, анализируя поведение отдельных ее представителей. Взаимодействия на популяционном уровне влияют на следующий, более высокий уровень организации живого — *сообщество*, под которым понимается совокупность популяций разных видов, сосуществующих в пространстве и времени. Основное внимание экологов, изучающих сообщества (синэкологов), обращено на распространение таких группировок в природе, а также на то, как влияют на них (и даже на то, как определяют само их существование) межвидовые взаимодействия и физические параметры окружающей среды.

Мы уже видели, что особи одного и того же или разных видов взаимодействуют между собой в ходе мутуализма, паразитизма, хищничества и конкуренции. Сообщество — не просто сумма образующих его видов, но и совокупность взаимодействий между ними, т. е. оно имеет *эмерджентные* свойства, проявляющиеся только при изучении его самого (как и во многих других случаях, связанных с поведением сложных смесей). Эмерджентные свойства пирога — консистенция и аромат, которые трудно вывести на основе анализа его ингредиентов. Эмерджентные свойства песчаного пляжа проявляются в размещении имеющих разный размер песчинок и камешков, создающем особую структуру. В случае биологических сообществ примерами эмерджентных свойств будут видовое разнообразие, пределы сходства конкурирующих видов, структура пищевой сети, биомасса и продуктивность сообщества. Главная цель экологии сообществ — установить, соответствуют ли такие свой-

ства повторяющимся структурам даже в том случае, когда сообщества резко различаются по видовому составу.

Традиционно другая категория экологического исследования — *экосистема* — рассматривается отдельно. Этим термином обозначают биологическое сообщество вместе с его физической средой обитания. Однако, хотя в ряде случаев разграничение между сообществом и экосистемой оказывается полезным, вывод о том, что их можно изучать как отдельные объекты — ошибка. Ни отдельную особь, ни популяцию, ни сообщество в целом нельзя рассматривать в отрыве от окружающей их среды. Таким образом, мы не станем выделять особый экосистемный уровень организации живого, и экологическая энергетика вместе с динамикой биогенных элементов будет обсуждаться при рассмотрении именно сообществ, а не экосистем (как это обычно принято в учебниках по экологии). Верно, что в этом случае речь идет о потоках, циркулирующих между живыми и неживыми компонентами экосистем, однако с их помощью просто легче приблизиться к пониманию структуры сообществ.

Исследование сообществ бывает крайне затруднено обилием и сложностью толкований имеющихся данных. Первый шаг обычно заключается в поиске определенных типов структуры и состава сообществ. Развитие этой области экологии связано главным образом с разработкой все более совершенных методов описания и сравнения последних, т. е. по сути с поиском простых путей описания сложных систем.

Выявление повторяющихся схем — важная ступень в развитии всех наук. (Периодическая система в химии, законы движения небесных тел в астрономии и т. д.) Эти схемы проявляются, например, в наличии одних и тех же видов (или одних и тех же форм роста, продуктивностей, скоростей круговорота биогенных элементов и т. д.) в различных местах. Это ведет в свою очередь к созданию гипотез о причинах такой повторяемости. Гипотезы можно затем проверять, проводя дальнейшие наблюдения или ставя эксперименты.

В пределах иерархии местообитаний можно выделить сообщество любого размера, масштаба или уровня. Например, закономерности распределения типов сообществ заметны в планетарном масштабе (см. картосхему лесного биота умеренных широт в Северной Америке на рис. 16.1). В этом случае экологи обычно считают климат основным фактором, определяющим границы распространения разных типов растительности. В более мелком масштабе такой биом на территории шт. Нью-Джерси представлен сообществами, состоящими в основном из двух пород деревьев — бука и клена, а также огромного числа других менее заметных видов растений, животных и микроорганизмов. Иногда сообщества изучают преимущественно на этом уровне. При еще более мелком масштабе можно иссле-

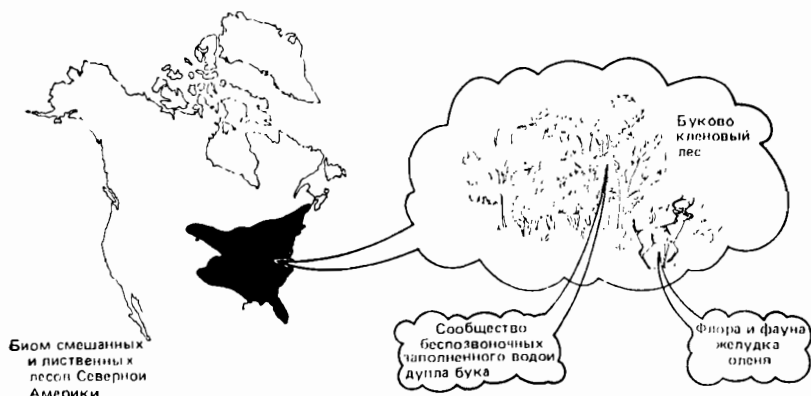


Рис. 16.1. Можно обнаружить иерархию местообитаний, как бы вставленных друг в друга: биом смешанных и лиственных лесов Северной Америки, буково-кленовый лес в шт. Нью-Джерси, заполненное водой дупло дерева или пищеварительный тракт млекопитающего. Сообщество можно изучать на любом из этих уровней

довать характерное сообщество беспозвоночных в заполненных водой дуплах буков или флору и фауну желудков обитающих в лесу оленей.

Среди этих разных уровней ни один не является более оправданным, чем остальные. Приемлемым для изучения будет тот, который позволяет разрешить конкретные вопросы, интересующие эколога.

Иногда при изучении сообществ все организмы, обитающие в каком-либо районе, рассматриваются вместе, хотя без помощи большого числа специалистов по систематике такое возможно не часто. В других случаях исследование сообщества ограничено одной систематической группой в его составе (например, птицами, насекомыми или растениями) или группой с особым типом жизнедеятельности (например, травоядными, детритофагами). Так, можно изучать сообщество лесных птиц или речных детритофагов.

16.2. Описание состава сообщества

Видовое богатство: число видов в сообществе.

Один из способов охарактеризовать сообщество — просто пересчитать входящие в него виды или составить их список, что непосредственно позволяет описывать и сравнивать сообщества с точки зрения видового богатства. Однако на практике это часто трудновыполнимо отчасти из-за проблем таксономического порядка, а также потому, что в отдельном районе

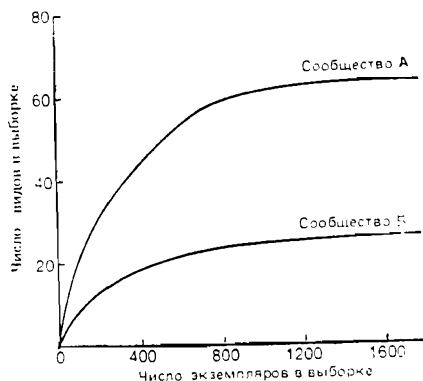


Рис. 16.2. Зависимость между видовым богатством и численностью отдельных организмов в двух гипотетических сообществах. В сообществе А видовое богатство гораздо выше, чем в сообществе Б

вать только на основе выборок одинакового размера (в единицах площади обследованного местообитания; времени, затраченного на отбор проб, или, что лучше всего, суммарного числа организмов или модулей во всех пробах).

16.2.1. Индексы разнообразия

Разнообразие отражает видовое богатство, а также обычность и редкость видов. — Индекс разнообразия Симпсона. — Равномерность распределения. — Индекс разнообразия Шеннона.

Когда состав сообщества характеризуется просто числом входящих в него видов, полностью игнорируется такой важный параметр, как количественные отношения между ними. При этом теряется информация о редкости одних видов и обычности других. Чисто интуитивно сообщество из семи видов с одинаковой численностью предоставляется более разнообразным, чем другое, состоящее также из семи видов, но в котором 40% всех особей относится к самому обычному из них и только по 5% — к трем самым редким (табл. 16.1). При этом видовое богатство обоих сообществ одинаково.

Если интересующее нас сообщество четко определено (например, сообщество мелких певчих птиц в лесу), подсчет особей каждого вида может быть полезен по разным причинам. Однако, если исследуются все животные в данном лесу, использовать одни и те же методы для количественной оценки простейших, мокриц, птиц и оленей неразумно. При огромных

обычно удается проанализировать лишь небольшую выборку организмов. Следовательно, число отмеченных видов зависит от числа взятых проб или размеров изученного местообитания. Наиболее обычные виды, по-видимому, должны встретиться уже в первых нескольких пробах; чем больше проб, тем более редкие таксоны попадут в список. Когда же можно остановиться? В идеале — после того, как кривая видового богатства выйдет на плато (рис. 16.2). Но на практике плато достигается не всегда, и в этом случае видовое богатство разных сообществ можно сравни-

Таблица 16.1. Примеры расчета индексов разнообразия в четырех гипотетических сообществах.
 S — видовое богатство; D — индекс разнообразия Симпсона; E — индекс выровненности Симпсона;
 H — индекс разнообразия Шеннона; J — индекс выровненности Шеннона; P_i — доля i -го вида в суммарной численности

Сообщество			Сообщество 2			Сообщество 3			Сообщество 4		
P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$	P_i	P_i^2	$P_i \ln P_i$
0,143	0,0205	-0,278	0,40	0,16	-0,367	0,1	0,01	-0,23	0,40	0,16	-0,367
0,143	0,0205	-0,278	0,20	0,04	-0,322	0,1	0,01	-0,23	0,20	0,04	-0,322
0,143	0,0205	-0,278	0,15	0,0225	-0,285	0,1	0,01	-0,23	0,15	0,0225	-0,285
0,143	0,0205	-0,278	0,10	0,01	-0,230	0,1	0,01	-0,23	0,10	0,01	-0,230
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
0,143	0,0205	-0,278	0,05	0,0025	-0,150	0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$S=7$			$S=7$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$D = \frac{1}{\sum P_i^2} = 6,97$			$D=4,17$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$E = \frac{P}{S} = 1,00$			$E=0,60$			0,1	0,01	-0,23	0,025	0,0006	-0,092
$H = \sum P_i \ln P_i = 1,95$			$H=1,65$								
$J = \frac{H}{\ln S} = 1,00$			$J=0,85$			$S=10$			$S=10$		
						$D=10,10$			$D=4,24$		
						$E=1,00$			$E=0,42$		
						$H=2,30$			$H=1,76$		
						$J=1,00$			$J=0,76$		

различиях в размерах животных этих групп результаты подсчетов легко могут ввести в заблуждение. Большие трудности создают также подсчеты растений (и других модульных организмов). Что важнее в этом случае: число побегов, листьев, стеблей или генотипов? Один из способов обойти эту проблему — описать сообщество с точки зрения биомассы или продукции разных видов на единицу площади.

Наиболее простой параметр сообщества, учитывающий как число видов, так и соотношение их обилия, — индекс разнообразия Симпсона. Его рассчитывают, определяя для каждого вида долю его особей или биомассы в общей численности или биомассе выборки. Если доля i -го вида — P_i , то

$$\text{индекс разнообразия Симпсона } (D) = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2},$$

где S — общее число видов в сообществе (т. е. видовое богатство). Можно видеть, что величина этого индекса зависит и от видового богатства, и от равномерности в соотношении обилий разных видов. При постоянном числе видов D возрастает с увеличением выровненности в количественном соотношении разных видов, а при постоянной равномерности — с ростом видового богатства. Обратим внимание, что возможна такая ситуация, когда сообщество с большим числом видов, но неравномерным соотношением их обилий будет характеризоваться более низким индексом D , чем сообщество с меньшим видовым богатством, но с более равномерным соотношением численностей (или биомасс) образующих это сообщество видов.

Саму равномерность распределения (выровненность) также можно количественно оценить при помощи индекса Симпсона — как долю максимально возможной величины D , достигаемой при одинаковой численности всех видов. Поскольку $D_{\max} = S$,

$$\text{равномерность распределения } (E) = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S P_i^2};$$

этот показатель принимает значения от 0 до 1.

Часто применяется и другой индекс разнообразия — индекс Шеннона (H), также зависящий от совокупности значений P_i :

$$\text{разнообразие } (H) = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i.$$

В этом случае

$$\text{равномерность распределения } (J) = \frac{H}{H_{\max}} = \frac{\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i}{\ln S}.$$

Разные авторы используют разные логарифмы (с основанием 10 или 2), что, очевидно, необходимо специально оговаривать при расчете H .

В табл. 16.1 приведены индексы Симпсона и Шеннона для ряда гипотетических сообществ.

16.2.2. Диаграммы рангового распределения обилия

Энергетический подход — альтернатива таксономическому описанию.

Попытки описать структуру сложного сообщества одним-единственным показателем типа видового богатства, разнообразия или выровненности, несомненно, несостоятельны из-за потери при этом очень большого количества ценной информации. Для получения более законченной картины соотношения численностей разных видов в сообществе используют всю совокупность значений P_i , строя график их зависимости от «ранга» вида. Сначала на график наносят P_i наиболее обильного вида, затем — стоящего по обилию на втором месте и т. д., пока набор этих величин не закончился на самом редком виде. Такой график зависимости ранг — обилие можно построить по данным о численности организмов, с площади покрытия поверхности различными сидячими видами или же о биомассе разных видов в сообществе.

На рис. 16.3 представлены три примера кривых «ранг — обилие». Наименее равномерным распределениям соответствует *геометрический ряд*. В идеале при такой зависимости доля особей наиболее обильного вида в общей численности ($d = P/N = P_1$) равна доли особей второго по обилию вида в численности оставшихся видов и т. д. Когда по координатной оси отмечается логарифм обилия, график этого распределения — прямая линия. Наиболее равномерное распределение описывается моделью «разломанной палки». Она носит такое название, поскольку доля каждого из видов в общей численности может быть представлена отрезками прямой, разделенной в случайном расположенных точках. Промежуточные кривые в целом близки к лог-нормальному распределению (подробности см. Мау, 1975). Графики рангового распределения обилий, подобно индексам видового богатства, разнообразия и выровненности необходимо рассматривать просто как некое абстрактное отражение очень сложной структуры сообществ, полезное для их сравнения.

Состав и разнообразие — только два из множества возможных способов описания сообщества. Исторически основной упор при изучении разнообразия делается на соотношении разных видов, что, по-видимому, свидетельствует о ведущей роли, ко-

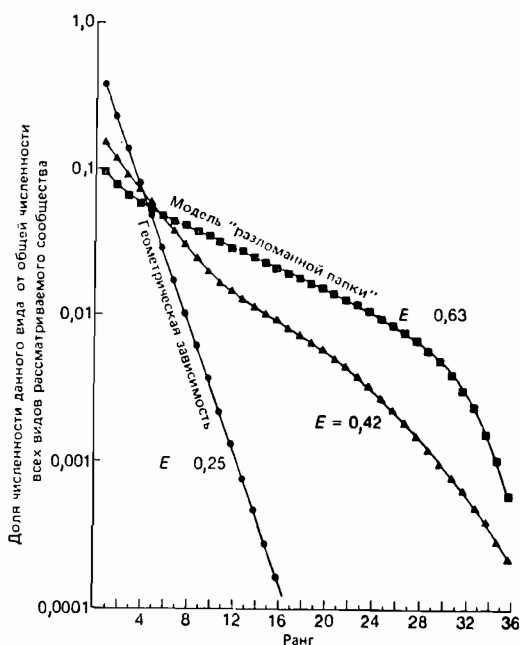


Рис. 16.3. Примеры рангового распределения обилий для трех гипотетических сообществ. Указаны соответствующие каждой кривой значения равномерности распределения (E , по Симпсону)

торую играют в изучении сообществ систематики. Но надо помнить о существовании и других аспектов разнообразия, не менее или даже более важных для анализа структуры сообщества. Так, у многих видов в нем может быть неодинаковой доля разных стадий жизненного цикла (например, головастики/лягушки, гусеницы/бабочки). Часто строение разных видов определяет колоссальную разницу в используемых ресурсах (дерево по сравнению с травой, корова по сравнению с нематодой). Эти типы разнообразия также заслуживают обсуждения.

Другая альтернатива (необязательно лучшая, но отражающая иной подход) — характеристика сообщества с точки зрения урожая на корню, скорости образования биомассы растениями, ее использования и превращения гетеротрофными организмами. Исследования в данном направлении можно начинать с описания пищевой сети, определяя затем биомассу на каждом трофическом уровне, а также поток энергии и вещества из среды через живые организмы снова в окружающую среду. Такой подход позволяет (по крайней мере теоретически) выявить общие особенности сообществ, абсолютно различных по таксономическому составу. Он рассматривается в гл. 17.

16.3. Пространственное распределение сообществ

Являются ли сообщества дискретными объектами с четкими границами?

Бывают, по-видимому, сообщества с резкими границами, которые не могут пересечь виды соседних сообществ, однако, если они и есть, это крайне редкое исключение. Четким может показаться разделение наземной и водной сред, однако экологическую несостоятельность такого мнения демонстрируют выдры и лягушки, регулярно пересекающие границу, а также многие насекомые, личинки которых живут в воде, а крылатые имаго — на суше или в воздухе. Более того, уровень воды меняется по сезонам, поэтому (а также из-за волн и брызг) переход между сушей и водоемом фактически представляет собой градиент промежуточных условий.

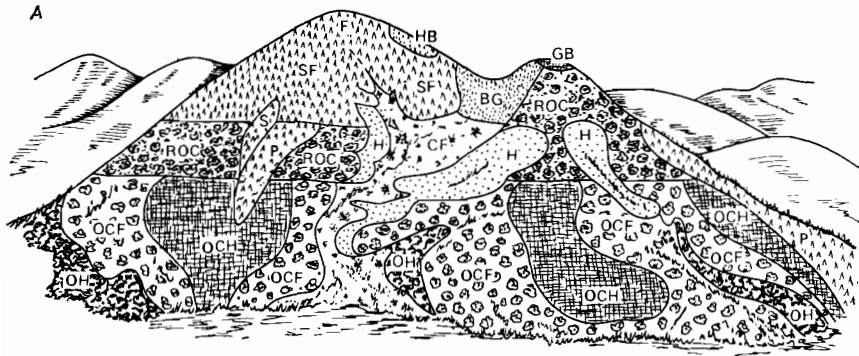
На суше достаточно резкие границы наблюдаются между растительностью сопредельных выходов кислых и щелочных пород, а также в местах соприкосновения серпентиновых (богатых силикатом магния) и несерпентиновых субстратов. Однако даже в таких ситуациях минеральные вещества диффундируют через границы, становящиеся все более и более размытыми. Наиболее осторожным мнением относительно границ сообществ, вероятно, будет констатация их отсутствия, но при признании того, что одни сообщества имеют более четко выраженную индивидуальность, чем другие. Обычно экологу полезнее изучать пути взаимопроникновения сообществ, чем искать резкие картографические границы между ними.

16.3.1. Градиентный анализ

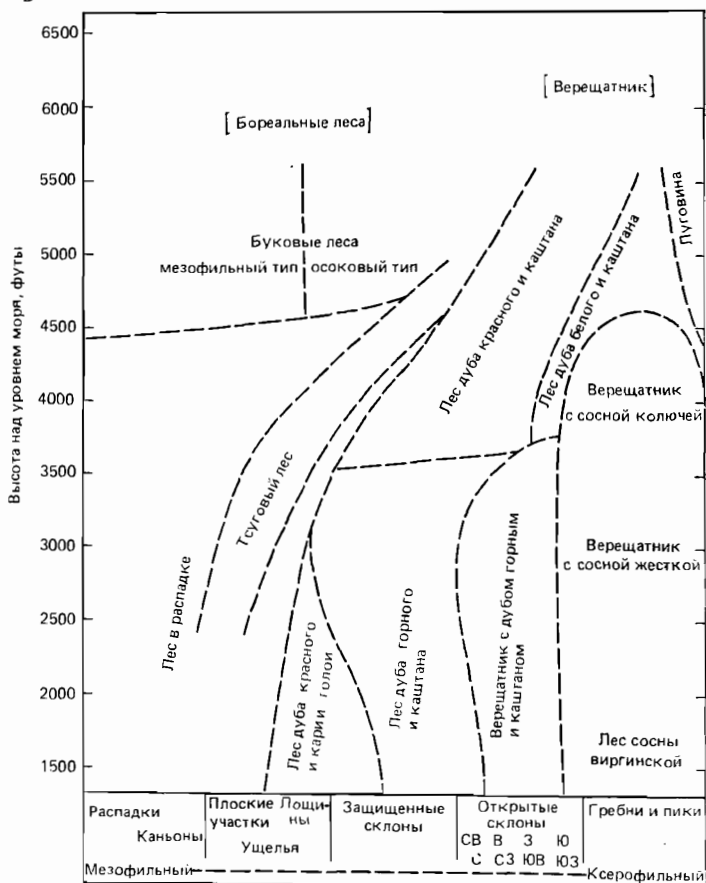
Границы распределения видов вдоль градиентов не резкие, а размытые. — Изменения конкурентоспособности вдоль градиента могут обусловить резкие границы. — Выбор градиента почти всегда субъективен.

Рис. 16.4 демонстрирует различные способы, которые можно использовать, описывая распределение растительности в горах Грейт-Смоки-Маунтинс (шт. Теннесси), где основной облик сообществ определяется древесными породами. Рис. 16.4, А показывает характерные ассоциации на горном склоне так, как будто между ними проходят четкие границы. На склоне условия для роста растений неоднородны, причем на распределение пород деревьев, по-видимому, особенно сильно влияют высота над уровнем моря и влажность. На рис. 16.4, Б приведены доминирующие ассоциации при различных значениях этих факторов. Наконец, на рис. 16.4, В представлено распределение оби-

А



Б



лия пород деревьев (процент суммарного обилия всех стволов) вдоль градиента влажности.

Рис. 16.4, А отражает субъективный подход, признающий, что растительность различных участков суши неодинакова. Исходя из этого рисунка, можно было бы считать существование резких границ между сообществами реальностью. Такое же впечатление производит и рис. 16.4, Б (отметим, что в обоих случаях за основу взято описание растительности в целом). Рис. 16.4, В опирается на закономерности распределения отдельных видов. Сразу же становится очевидным значительное

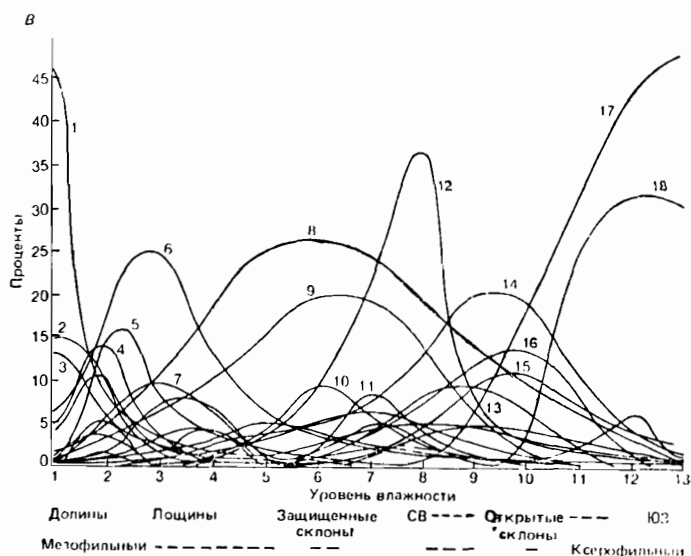


Рис. 16.4. Три разных метода описания распределения характерных доминирующих пород деревьев в горах Грейт-Смоки-Маунтинс, шт. Теннесси. А. Топографическое распределение типов растительности на схематически показанном западном склоне и в долине. Б. Схема распределения типов растительности в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции склона. В. Распределение популяций отдельных видов деревьев (процент от общего числа стволов) по градиенту влажности (по Whittaker, 1956, с изменениями). Типы растительности: BG — седловина с буком; CF — лес в распадке; F — лес пихты Фрейзера; GB — луговина; H — тсуговый лес; HB — верещатник; OCF — лес дуба горного и каштана; OH — верещатник с дубом горным и каштаном; OH — лес дуба и карни; P — верещатник с сосной; ROC — лес дуба красного и каштана; S — ельник; SF — елово-пихтовый лес; WOC — лес дуба белого и каштана. Основные виды: 1 — *Halesia monticola*; 2 — *Aesculus octandra*; 3 — *Tilia heterophylla*; 4 — *Betula alleghaniensis*; 5 — *Liriodendron tulipifera*; 6 — *Tsuga canadensis*; 7 — *Betula lenta*; 8 — *Acer rubrum*; 9 — *Cornus florida*; 10 — *Carya alba*; 11 — *Hamamelis virginiana*; 12 — *Quercus montana*; 13 — *Quercus alba*; 14 — *Oxydendrum arboreum*; 15 — *Pinus strobus*; 16 — *Quercus coccinea*; 17 — *Pinus virginiana*; 18 — *Pinus rigida*

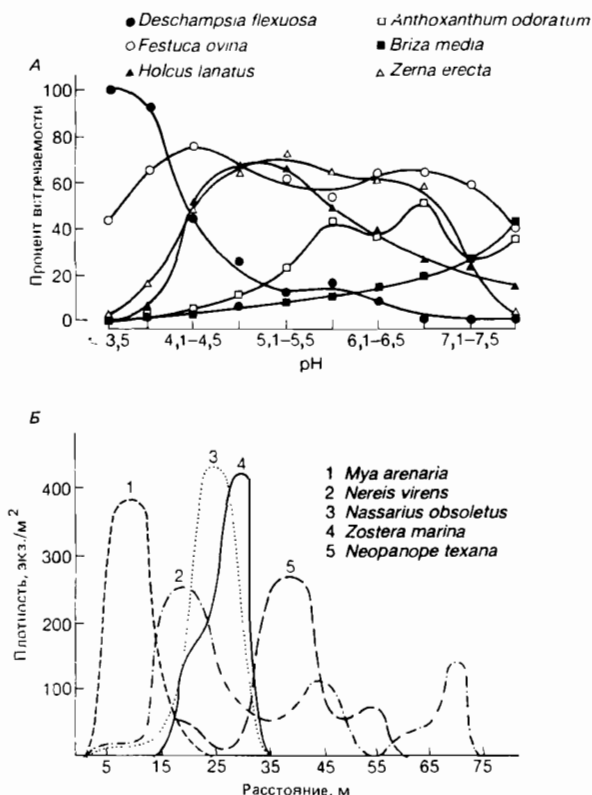


Рис. 16.5. А. Градиенты распределения нескольких видов трав в Англии в зависимости от рН (по Grime, Lloyd, 1973). Б. Градиенты распределения видов по устричной банке в Канаде (данные из Hughes, Thomas, 1971)

перекрывание зон их распространения; резкие границы при этом исчезают.

Многие другие исследования градиентов дали сходные результаты.

На рис. 16.5, А представлены графики экологических реакций некоторых видов трав вдоль градиента рН в Англии; на рис. 16.5, Б — распределение крупных беспозвоночных по литорали в Канаде. В последнем случае ключевым фактором, определяющим его особенности, может служить размер частиц субстрата. Другой пример такого рода приведен на рис. 15.22.

Чем круче градиент некоего ключевого фактора среды, тем более четкими окажутся границы распределения различных групп видов. В экстремальных (например, аридных или холодных) условиях градиенты бывают особенно крутыми. При этом доминирующие виды часто своим распределением четко обозначают границы сообществ (рис. 16.6), что отражается, в ча-

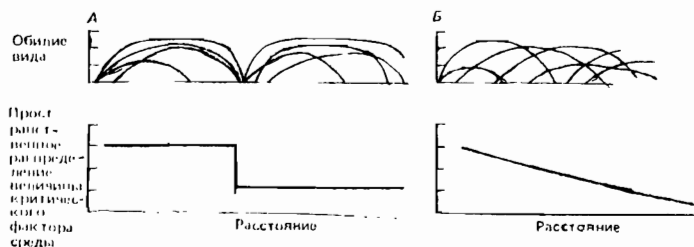


Рис. 16.6. Резко или нет происходит смена одного предсказуемого сообщества другим, зависит от пространственного распределения важнейших для организмов условий среды. А. Если условия меняются ступенчато, группы видов могут быть резко отграничены одна от другой. Б. Если условия изменяются постепенно, относительные обилия доминирующих видов меняются так же

стности, в той относительной легкости, с которой исследователи, занимающиеся этими сообществами, способны распознавать их и классифицировать. В более умеренных зонах удержаться от такого искушения гораздо легче.

Когда ключевой фактор среды меняется по градиенту, вероятно, должны существовать точки, в которых происходит коренное изменение относительной конкурентоспособности видов, в результате чего один доминант сменяется другим. В этом случае не исключено, что само взаимодействие видов приведет к образованию и закреплению границы между зонами их распределения. Одна из ситуаций, когда такое возможно, — сообщество многолетних злаков, в котором клональный рост может создать между двумя доминантами зоны напряженности. При этом в некоей точке градиента может произойти скачкообразная смена одного стабильного сочетания видов другим. Сходным образом изменения в конкурентном доминировании растений в ответ на ослабление стравливания с увеличением расстояния от мест водопоя или района обитания кроликов могут приводить к появлению четкой границы между фитоценозами. Эта проблема заслуживает изучения. Однако, даже если внезапные смены одного равновесного типа растительности другим и существуют, межсезонные и межгодовые колебания условий почти всегда будут вызывать непрерывное смещение точки скачка, так что теоретические резкие границы оказываются на деле размытыми. Вопрос о способности градиентов генерировать внезапные изменения в составе сообществ изучали Пиелу (Pielou, 1975) и Ной-Мейр (Noy-Meir, 1975).

Возможно, основной недостаток градиентного анализа как метода выявления структуры сообществ — то, что почти всегда выбор градиента субъективен. Исследователь ищет параметры среды, которые, по его мнению, важны для организмов. Затем он выстраивает имеющиеся у него данные о соответствующем

виде вдоль градиента выбранного фактора, который вовсе не обязательно окажется наиболее подходящим для такого ранжирования. Тот факт, что какое-то свойство вида меняется вдоль градиента некоего фактора, отнюдь не доказывает жизненно важного значения последнего. Это может означать лишь то, что данный фактор более или менее тесно коррелирует с чем-то, действительно влияющим на жизнь рассматриваемых организмов. Градиентный анализ — лишь ступень на пути к объективному описанию сообществ.

16.3.2. Ординация и классификация сообществ

При ординации сообщества изображают в математическом пространстве так, что наиболее близкие по составу оказываются ближе всего друг к другу. — Затем необходимо выяснить, что изменяется вдоль осей ординационного графика. — Ординация может привести к гипотезам, требующим дальнейшей проверки. — Классификация предполагает объединение сходных сообществ в группы. — Ординация и классификация могут дополнять друг друга. — Прикладной аспект классификации.

Для устранения субъективности при описании сообществ разработаны формальные статистические методы. Они позволяют группировать данные независимо от мнения исследователя о сочетаемости видов или о переменных среды, наиболее тесно коррелирующих с их распределением. Один из таких методов — *ординация*.

Она представляет собой математическую обработку данных, позволяющую расположить точки на графике таким образом, что те из них, которые соответствуют сообществам, наиболее сходным по составу и соотношению численностей видов, окажутся ближе всего друг к другу. Расстояние между точками, означающими сообщества, сильно различающиеся количественным соотношением видов или видовым составом, будет гораздо больше. Эта работа требует много времени и в настоящее время выполняется исключительно на ЭВМ. Детальное описание методик можно найти в специальных работах (Gauch, 1982). Рис. 16.7, А демонстрирует ординацию данных (обилие каждого вида) для 50 описаний растительности песчаных дюн Уэльса.

Оси этого графика, выводящиеся математическим путем только на основе видового состава растительности разных участков, соответствуют градиентам каких-то факторов, действительно влияющих на организацию сообществ. Второй шаг — идентификация этих экологически значимых переменных среды. Очевидно, что успех метода зависит от нашей способности достаточно полно изучить разнообразие условий произраста-

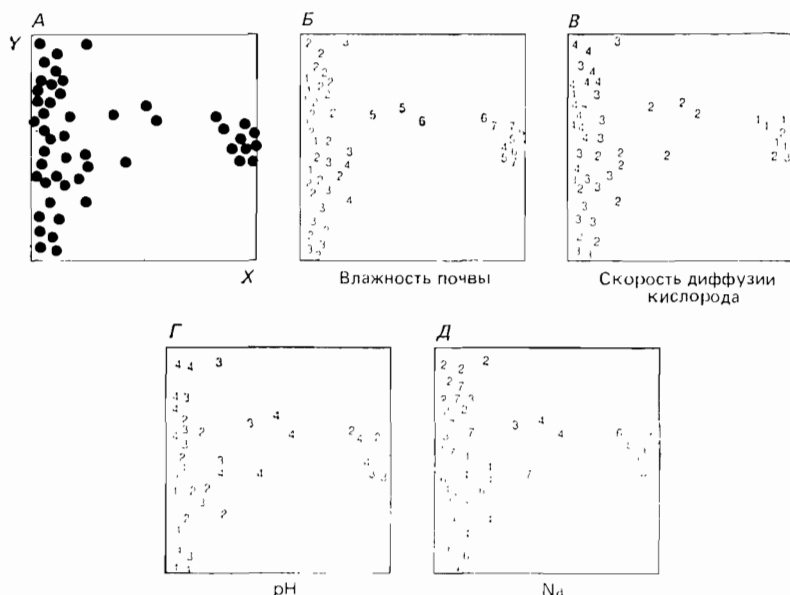


Рис. 16.7. А. Ординация 50 растительных сообществ на песчаных дюнах Уэльса. Б. Ординация с условным обозначением влажности почвы на каждом из изученных участков. В. Ординация с условным обозначением скорости диффузии кислорода для каждого из участков. Г. Ординация с условным обозначением pH субстрата для каждого из участков. Д. Ординация с условным обозначением концентрации натрия на каждом из участков (Peadar et al., 1974)

ния. В этом основная сложность, поскольку мы можем упустить из виду наиболее существенные для растений факторы среды. При применении ординации в экологии растений обычно обращают внимание на влажность, содержание биогенов, pH, скорость диффузии кислорода и т. д. Однако градиенты в видовом составе сообщества могут быть обусловлены влиянием консументов, патогенов и множеством других взаимодействий. Невозможно заранее установить, какие факторы окажутся важнейшими, как и невозможно задним числом определить жизненно важный фактор, если он пропущен при сборе данных.

Изучение песчаных дюн (рис. 16.7, А) было достаточно успешным в смысле выявления условий среды, тесно связанных с видовым составом сообществ. На рис. 16.7, Б, В, Г и Д представлена ординация данных с учетом влажности почвы, скорости диффузии кислорода, pH и концентрации натрия, определенных для каждого фитоценоза. Ось X плоскости ординации положительно связана с влажностью почвы. Наиболее низкая влажность соответствует левой части графика, самая высо-

кая — правой. В противоположность этому наиболее низкие скорости диффузии кислорода располагаются справа (т. е. между осью и скоростью диффузии наблюдается в данном случае отрицательная зависимость). В условиях этих песчаных дюн ни рН, ни концентрация натрия не показывают никакой явной связи со структурой сообщества.

О чем же говорят полученные результаты? Во-первых, в каждом конкретном случае выявленные корреляции растительности с экологическими факторами позволяют выдвинуть ряд требующих проверки гипотез о зависимости между видовым составом сообщества и условиями среды. (Необходимо учитывать, что корреляция необязательно подразумевает причинную связь. Например, влажность почвы и видовой состав могут меняться согласованно из-за их общей реакции на другой экологический фактор. Прямая причинная связь может быть доказана только в экспериментах с контролем.)

Для обсуждения природы сообщества важен второй, более общий момент. Результаты ординации подчеркивают, что при заданном сочетании условий среды, по-видимому, возникает вполне определенная ассоциация видов. Это значит, что при изучении сообществ эколог имеет дело не с произвольными наборами видов, а с чем-то бóльшим.

На рис. 16.8, А представлены результаты ординации 34 сообществ беспозвоночных в реках Южной Англии. В данном случае выявлены четкие зависимости между ординатами и абсциссами точек, означающих сообщества, и средней температурой воды и рН воды соответственно. Вновь при специфическом сочетании условий среды встречаются сообщества с предсказуемым видовым составом. Если знать рН какой-либо необследованной реки в этом районе, прогнозировать фауну беспозвоночных в ней можно на основе данных ординации, а если же известна только фауна, можно предсказать рН.

Классификация в противоположность ординации исходит из допущения, что сообщества соответствуют относительно дискретным объектам. При этом подходе с помощью процесса, концептуально сходного с таксономической классификацией, выделяют группы родственных сообществ. В систематике сходные организмы объединяются в виды, сходные виды — в роды и т. д. Аналогичным образом сообщества со сходным видовым составом объединяются в группы, которые, если требуется, могут объединяться и дальше по признакам сходства (детали метода см. Gauch, 1982).

Сообщества водных беспозвоночных, ординация которых показана на рис. 16.8, А, в процессе классификации (рис. 16.8, Б) разделились на пять групп. Каждому этапу этого разделения, проводимого на основе видового состава, соответствует дихотомическая разница условий среды. Связь между орди-

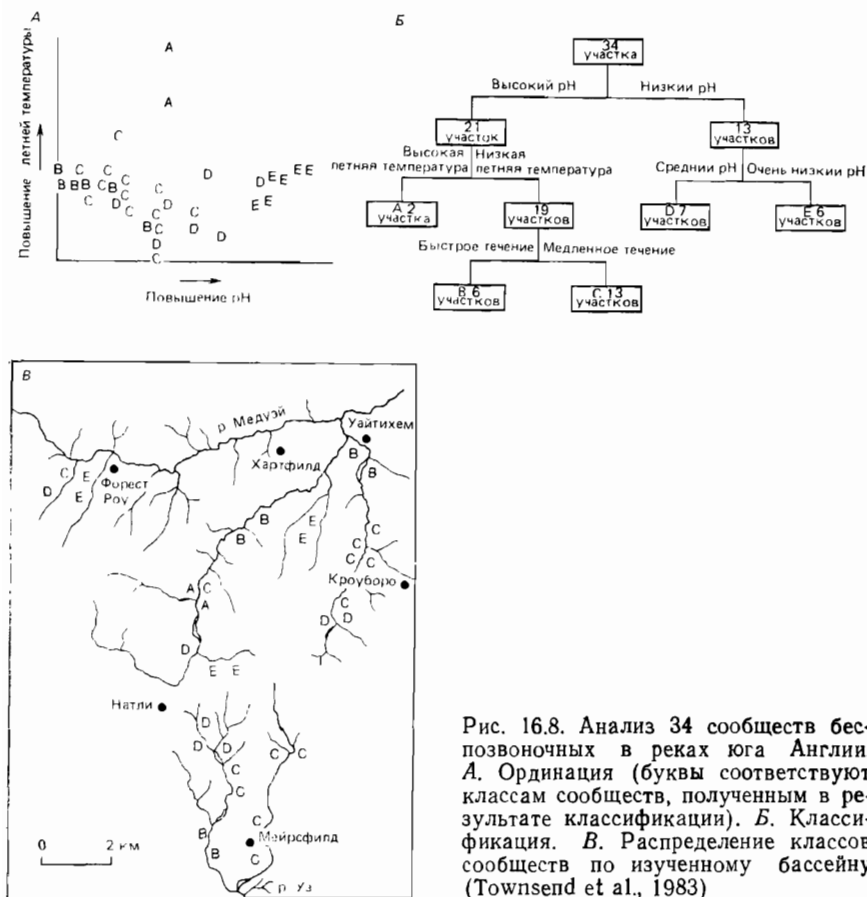


Рис. 16.8. Анализ 34 сообществ беспозвоночных в реках юга Англии. А. Ординация (буквы соответствуют классам сообществ, полученным в результате классификации). Б. Классификация. В. Распределение классов сообществ по изученному бассейну (Townsend et al., 1983)

нацией и классификацией можно понять, обратив внимание на то, что сообщества, образующие в результате классификации классы А—Е, достаточно четко разделяются на графике ординации. В обоих случаях основным фактором среды считается рН. Для сообществ класса Е (очень низкое значение рН речной воды) особенно характерны личинки веснянок *Leuctra nigra* и *Nemurella picteti*, ручейника *Plectrocnemia conspersa* и вислоккрылки *Sialis fuliginosa*, устойчивые к таким экстремальным условиям.

На рис. 16.8, В показано пространственное распределение каждого класса сообщества в пределах рассмотренной речной системы. Можно заметить отсутствие между ними четких пространственных взаимоотношений. Рисунок иллюстрирует одну из сильных сторон классификации и/или ординации. Оба ме-

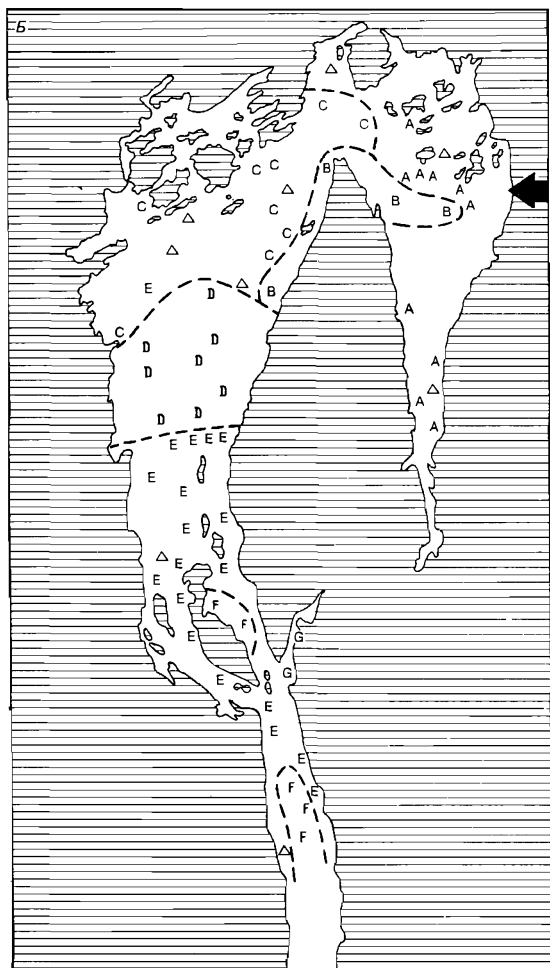
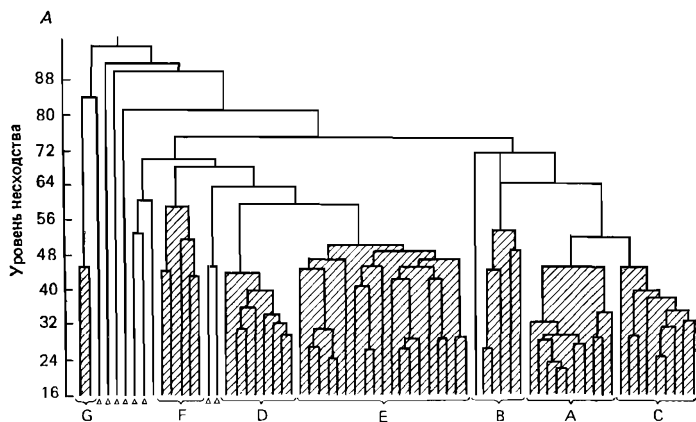


Рис. 16.9. Анализ 68 сообществ бентосных беспозвоночных в Осло-Фьорде, Скандинавия. А. Классификация с выделением семи групп (треугольники означают «неудачу классификации», т.е. сообщества с нечетким положением в полученной системе). Б. Распределение классов сообществ во фьорде. Стрелка указывает основной участок выноса загрязнений из окрестностей г. Осло. (Данные F. B. Mirza, представленные Gray, 1981.)

тогда позволяют обнаружить упорядоченность, или структуру, в совокупности сообществ, не выбирая предварительно какой-либо предположительно важной средовой переменной, как в случае градиентного анализа.

Очень детально были классифицированы сообщества донных беспозвоночных Осло-Фьорда (Скандинавия) (рис. 16.9). Выделено семь их классов, достаточно четко различающихся между собой. В данном случае отмечено закономерное изменение структуры сообществ в зависимости от расстояния до Осло и связанного с ним поступления в среду загрязняющих веществ. Так, для сообщества класса А особенно характерно присутствие *Capitella*, *Polydora* и *Heteromastus* sp. — беспозвоночных, устойчивых к осадкам с высоким содержанием органического вещества. Данный подход, позволяя устанавливать степень загрязнения среды, демонстрирует роль анализа сообществ в прикладной экологии. Долговременные наблюдения за сообществами помогли бы оценить эффективность принимаемых против загрязнения мер, в случае неадекватности которых сообщества, характерные для загрязненных вод, начинают встречаться чаще.

16.3.3. Проблема границ в экологии сообществ

Сообщество не сверхорганизм, а скорее уровень организации.

В первой четверти XX в. вокруг вопроса о природе сообщества бушевали страсти. Клементс (Clements, 1916) считал его своего рода *сверхорганизмом*, в котором виды-компоненты прочно связаны друг с другом в настоящем и общем для них эволюционном прошлом. По его мнению, иерархические отношения особи — популяции — сообщества и клетки — ткани — организмы вполне аналогичны.

В противоположность этому *индивидуалистическая* концепция (Gleason, 1926 и другие авторы) рассматривала связь между сосуществующими видами просто как результат сходства потребностей и устойчивости (а отчасти, и случайности). С этой точки зрения границы между сообществами должны быть размытыми, а видовые ассоциации менее предсказуемыми, чем вытекает из предыдущей концепции.

Современные взгляды близки к высказывавшимся сторонниками индивидуалистического подхода. Результаты прямого градиентного анализа, ординации и классификации указывают на существование в определенном месте (главным образом благодаря его абиотическим особенностям) достаточно предсказуемой ассоциации видов. Однако определенный вид из этой ассоциации вполне может присутствовать и в другом месте, среди других видов, при иных условиях среды. Это отражено

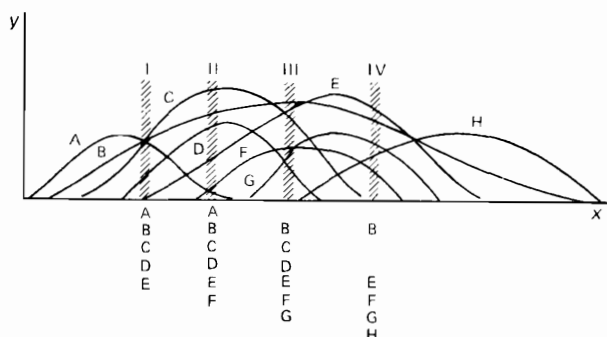


Рис. 16.10. Состав сообществ (каждое из 5-6 видов) в четырех местах, расположенных вдоль средового градиента. По оси Y откладывается обилие каждого из видов (A—H), выражаемое процентом общей численности или биомассы, а по оси X — числовые значения какого-либо фактора, например высота над уровнем моря, влажность почвы, размер частиц почвы и т. д.

на рис. 16.10. Такое положение дел обусловлено тем, что (1) организмы устойчивы в некоем диапазоне условий; (2) разные виды имеют разные диапазоны устойчивости; (3) особи в пределах вида различаются между собой по экологическим требованиям; (4) сами условия меняются в пространстве по градиентам, т. е. постепенно. Таким образом, за исключением случаев резкой, ступенчатой смены условий (например, на границе между сушей и водой, у входа в пещеру и т. п.), четкие границы между сообществами невозможны, а если они будут обнаружены, может оказаться, что наша методика сбора данных просто слишком груба для выявления очень крутых градиентов.

Вопросы о границах сообществ ставили многие экологи. В самом деле, правомерно ли изучать экологию сообществ, если самих их как дискретных единиц не существует. Эта проблема, вероятно, возникла из-за психологической необходимости иметь дело с легко определяемым объектом. Имеют ли сообщества более или менее отчетливые границы или нет — вопрос, конечно, важный, однако важнее понять другое. Экология сообществ — изучение особого *уровня организации* живого, а не дискретных пространственно-временных единиц. Она рассматривает природу взаимоотношений между видами и средой их обитания, а также структуру и функционирование многовидовых группировок, как правило, в одной пространственно-временной точке. При этом совсем необязательно существование между сообществами дискретных границ.

16.3.4. Крупномасштабные пространственные структуры — биомы

Между попытками выделить типы сообществ на горном склоне в шт. Теннесси (рис. 16.4) и очертить аналогичные структуры в глобальном масштабе много общего. Такие струк-

туры, характерные для обширных климатических зон, называются *биомами*. Их границы, используемые биогеографами, в значительной степени произвольны (подобно сообществам, биомы переходят постепенно один в другой), и окончательного согласия о точном их числе еще не достигнуто. Мы опишем здесь восемь биомов суши, распределение которых по планете показано на рис. 16.11.

Проведя анализ, эквивалентный градиентному, можно связать это распределение со среднегодовыми температурами и количествами осадков (рис. 16.12). Конечно, получаемая картина слишком упрощена, поскольку определенное значение имеют и многие другие факторы. Однако этот рисунок дает представление о соответствии между климатом и типом биома.

Тундра находится вокруг Северного полярного круга, за пределами лесной зоны. Небольшие ее участки встречаются и на субантарктических островах Южного полушария. Альпийская тундра присутствует в сходных климатических условиях, но на больших высотах над уровнем моря (включая некоторые горы в тропиках), а не в высоких широтах. Для этого биома характерно наличие вечной мерзлоты, т. е. не тающего до конца льда в почве. Типичную флору составляют лишайники, мхи, осоки и карликовые деревья. Насекомые появляются в строго определенный сезон, а местная фауна птиц и млекопитающих летом пополняется за счет мигрантов из более низких широт.

Северные хвойные леса (тайга) распространены широким поясом, охватывающим Северную Америку и Евразию. Здесь доминируют вечнозеленые хвойные породы. Характерно занятие огромных пространств всего одним-двумя видами деревьев.

Биом *лесов умеренной зоны* тянется от смешанных хвойно-широколиственных насаждений (на большей части Северной Америки и севера Центральной Европы, где большинство местобитаний изменено деятельностью человека) до влажных сообществ вечнозеленых широколиственных пород (например, во Флориде и на южной оконечности о. Южный, Новая Зеландия). Последние иногда называют дождевыми лесами умеренной зоны.

Между тропиками, в зонах, где годовая норма осадков превышает примерно 200 см и где даже в самые засушливые месяцы их выпадает не менее 12 см, расположен крайне разнообразный дождевой *тропический лес*.

В несколько более засушливой части тропической и умеренной зон располагаются травяные формации. *Степь умеренной зоны* имеет много местных названий: прерия, пампа, вельд. В тропической травяной экосистеме, или *саванне*, — могут произрастать как одни травы, так и отдельные разбросанные среди них деревья.

Чапарраль свойственен областям со средиземноморским

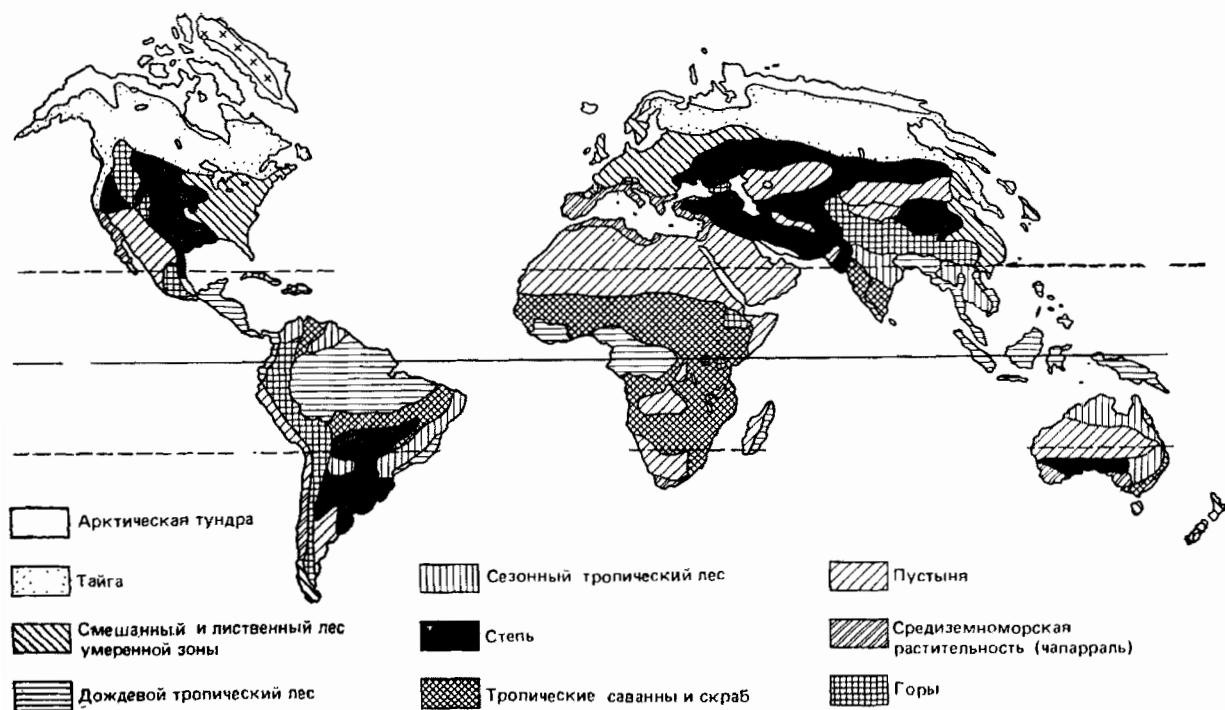


Рис. 16.11. Распределение на земном шаре основных сухопутных биомов (Cox et al., 1976)

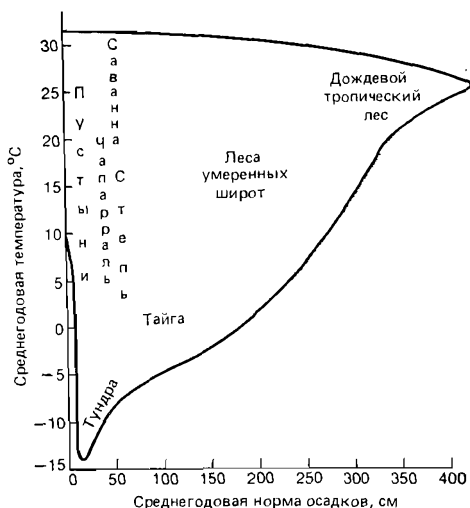


Рис. 16.12. Распределение восьми основных наземных биомов в зависимости от среднегодовых температур и норм осадков. Резкие границы между биомами провести невозможно; их могут сдвигать локальные климатические эффекты, типы почв, пожары и т. д. (по Whittaker, 1975, с упрощениями)

(мягким, с сырой зимой и засушливым летом) климатом в Европе, на северо-западе Мексики, в Калифорнии, а также местами на юге Австралии, Африки и в Чили¹. Осадков здесь меньше, чем в степи. Доминируют устойчивые к засухе жестколистные кустарники и низкорослые деревья с медленным ростом.

Наконец, *пустыни* расположены в местах с крайне засушливым климатом (среднегодовая норма осадков менее примерно 25 см, а если она выше, то влага очень быстро испаряется). Для этого биома характерен весьма широкий диапазон температур — от высоких, например в Сахаре, до очень низких, как в пустыне Гоби в Монголии.

Все эти биомы наземные. Можно добавить к ним еще *пресноводный и морской*, которые, естественно, можно подразделить более детально.

16.4. Временной аспект структуры сообществ — сукцессия

Подобно тому как относительное обилие видов неодинаково в разных точках пространства, соотношение их численностей может меняться и во времени. В любом случае вид при-

¹ На разных континентах этот биом также имеет локальные названия: маккия (маквис), финбош, маторраль. — *Прим. ред.*

существует в сообществе только в том случае, если: (1) он способен достичь данного места; (2) условия и ресурсы этого места для него подходят; (3) он выдерживает конкуренцию и выедание со стороны других видов. Следовательно, временная последовательность появления и исчезновения видов требует, чтобы и сами условия, ресурсы и/или влияние других видов изменялись во времени.

Относительное обилие многих организмов (особенно короткоживущих) в сообществе меняется в течение года по мере того, как особи завершают свои жизненные циклы при переходе от одного сезона к другому. Объяснение таких временных закономерностей не сложное, и мы его здесь касаться не станем. Не станем мы подробно останавливаться и на межгодовых изменениях видового обилия, отражающих реакции отдельных популяций на множество факторов, влияющих на размножение и выживаемость (см. гл. 6—13 и 15). Сейчас нас интересует процесс *сукцессии*, т. е. *несезонной, направленной и непрерывной последовательности появления и исчезновения популяций разных видов в некоем местообитании*. Это общее определение охватывает широкий диапазон сукцессионных смен, сильно различающихся как временными масштабами, так и механизмами протекания.

16.4.1. Деградационная сукцессия

Некоторые сукцессии идут при последовательном использовании различными видами разлагающегося ресурса.— Деградационная сукцессия на сосновой хвое.

Один из типов последовательных смен видов может быть назван *деградационной сукцессией*. Она происходит сравнительно быстро — в течение нескольких месяцев или лет. Любая мертвая органика, будь то погибшее животное или растение, сброшенная змеей кожа или помет, используется микроорганизмами или животными-детритофагами (см. гл. 11). Обычно разные виды редуцентов появляются и исчезают поочередно, по мере истощения в ходе разложения органического вещества одних ресурсов и появления других веществ. Одновременно изменения в физическом состоянии детрита делают его благоприятным сначала для одних видов, затем для других. Так как в этих последовательных сменах участвуют гетеротрофы, такую сукцессию часто называют *гетеротрофной*. В конце концов она завершается полным потреблением и минерализацией определенного ресурса.

На рис. 16.13 представлена последовательность колонизации разными видами грибов опавших хвоинок сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Опад непрерывно накапливается под

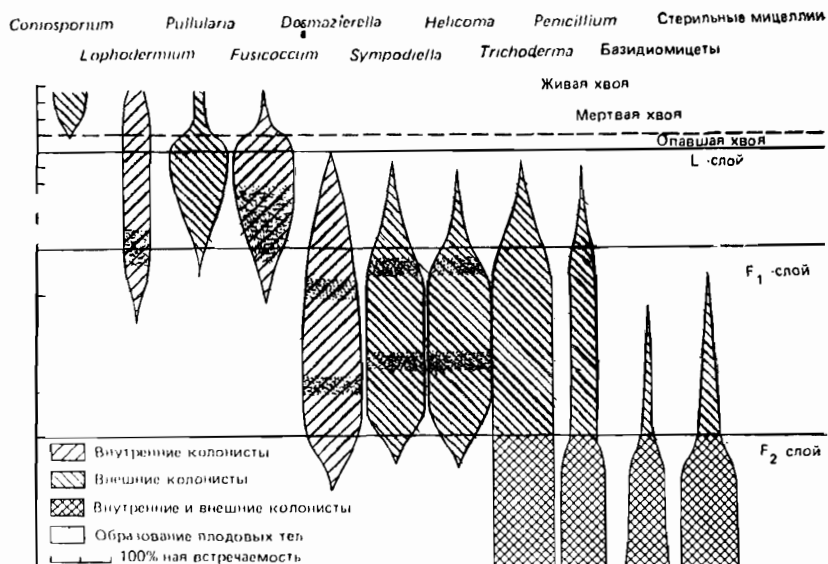


Рис. 16.13. Пространственно-временные изменения популяций грибов, колонизирующих сосновую хвою в разных слоях лесной подстилки сообщества сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) в Англии (Richards, 1974, по данным Kendrick, Burges, 1962)

кронами слоями, поскольку земляных червей, зарывающих его в почву, здесь нет. Следовательно, хвоинки на поверхности самые молодые, а чем глубже они расположены — тем старше. Сукцессия начинается еще до опадения хвои. Примерно на 50% живых сосновых хвоинок поселяется род *Coniosporium*. Однако к моменту их старения и отмирания его уже нет, тогда как примерно на 40% хвоинок обнаруживается *Lophodermium*, а более 80% их поражены *Fusicoccum* и *Pullularia*. Опадающие на землю хвоинки становятся частью так называемого L-слоя («опад» из жесткой, еще не слежавшейся светло-бурой хвои). За шесть месяцев пребывания в этом слое большинство из них захватывается *Desmazierella*. В сукцессии участвуют и некоторые другие виды, постепенно переваривающие и размягчающие хвою.

Следующая стадия разложения протекает в слое F_1 (верхний подгоризонт «ферментации»). Серо-черные хвоинки здесь более утрамбованы, их ткани размягчены и непрочны. Внутренняя часть, особенно флоэма, сильно поражена *Desmazierella*, в то время как внешняя поверхность, окруженная теперь гораздо более влажной атмосферой, заселена *Sympodiella* и *Helicoma*. Дальнейшее разрушение внутренних тканей осуществляют почвенные клещи.

Структура хвоинок меняется еще раз. Примерно через два года нахождения в слое F_1 они плотно спрессовываются, и участки, ранее пораженные *Lophodermium*, *Fusicoccum* и *Desmazierella*, захватываются различными почвенными животными, главным образом ногохвостками, клещами и олигохетами-энхитреидами. Их деятельность завершает физическое разрушение хвои. В этот период ее частицы медленно заселяются базидиомицетами, способными разрушать целлюлозу и лигнин. Примерно через семь лет пребывания в слое F_2 хвоинки делаются структурно неразличимыми, а биологическая активность в очень кислой среде слоя H («гумус») становится крайне низкой.

Большинство перечисленных грибов — слабые антагонисты, и время наступления различных стадий сукцессии зависит, вероятно, главным образом от смены внешних условий и изменений питательных свойств органического вещества хвои. Эти грибы осуществляют начальное размягчение и переваривание ее тканей, содействуя поселению в хвое и на ней животных-детритофагов. Большая часть пищи, потребляемой последними, вероятно, представлена именно грибами, а не растительными остатками.

16.4.2. Аллогенная сукцессия

Не все новые местообитания разлагаются: некоторые просто заселяются. — Аллогенная сукцессия определяется внешними влияниями, изменяющими условия среды: переход от соленого марша к лесу.

Когда испражняется слон, опадают листья или гибнет мелкое млекопитающее, возникает новое местообитание (гл. 11). Однако для эколога гораздо интереснее случаи, когда оно представлено участком субстрата, открытым для заселения зелеными растениями (так называемой *автотропной сукцессии*) или другими сидячими организмами. В этих случаях новое местообитание не деградирует и не исчезает, а просто заселяется. Дальнейшее нарушение может привести к другой сукцессии в этом же самом месте.

Необходимо отличать автогенные сукцессии, являющиеся результатом биологических процессов, меняющих условия и ресурсы, от *аллогенных*, обусловленных внешними геофизико-химическими обстоятельствами.

Существует ряд работ о внешне аллогенном переходе от соленых болот (маршей) к лесу. В одном из наиболее полных исследований анализируются исторические карты, современная картина распределения видов и стратиграфия растительных остатков в разных горизонтах почвы (Ranwell, 1974). Эстуа-

рий реки Фал на полуострове Корнуолл (Англия), как и многие другие эстуарии, достаточно быстро заиляется (этот процесс несколько ускорился после начала разработки в бассейне реки каолина). Осадконакопление на отмелях, вдающихся в эстуарий на 15 км, достигает 1 см в год. В результате за последнее столетие соленый марш сдвинулся на 800 м в сторону моря. Пойменный лес «не отстал», переместившись вслед за болотом (рис. 16.14, А).

На рис. 16.14, Б представлена вертикальная поясность распределения в зависимости от высоты над уровнем моря некоторых видов растений. Они поселяются на определенной отметке в зависимости от устойчивости к затоплению солоноватыми водами во время приливов. Так как наибольшая высота здесь соответствует и наиболее удаленному от моря участку суши, и самой поздней стадии сукцессии, по рис. 16.14, Б можно судить и о горизонтальном распределении видов, и о временной последовательности их участия в этой сукцессии. Ближе всего к уровню моря располагаются пионеры заселения солоноватоводных илистых отмелей — камыш (*Scirpus*) и полевница (*Agrostis*). Они встречаются по всему маршу, доходя до границы произрастания дуба (*Quercus*), т. е. в эстуарии Фала до 2,26 м над уровнем моря. Зона распространения двух облигатных галофитов (*Puccinellia* и *Triglochin*) местами фактически заходит за нижнюю границу затопляемых в прилив зарослей ивы, ольхи и дуба. Разница в высоте над уровнем моря между маршем и лесом может составлять всего 0,2 м.

То, что переход между этими сообществами отражает процесс сукцессии, а не фиксированное распределение видов, доказывает анализ остатков растительности в лесной почве (рис. 16.14, В). Наблюдаемая последовательность смены видов в пространстве точно повторяется во времени (т. е. в глубине захоронения остатков).

Несомненно, эта сукцессия в первую очередь определяется внешним абиотическим фактором — осадконакоплением. Однако локальное повышение абсолютной высоты местности вызывают и два биологических процесса, возможно, играющих определенную роль в смене видов. Речь идет об образовании кочек (например, луговиком дернистым и осокой) и строительстве муравейников. Значит, не исключено, что данная сукцессия частично автогенная, тем более, если присутствие растительности ускоряет процесс заиления, еще больше стирая различие.

16.4.3. Автогенная сукцессия

Первичные и вторичные сукцессии.— Облегчение: раннесукцессионные виды «прокладывают путь» остальным (пример бухты Глейшер).— Сукцессии при различиях в способности растений

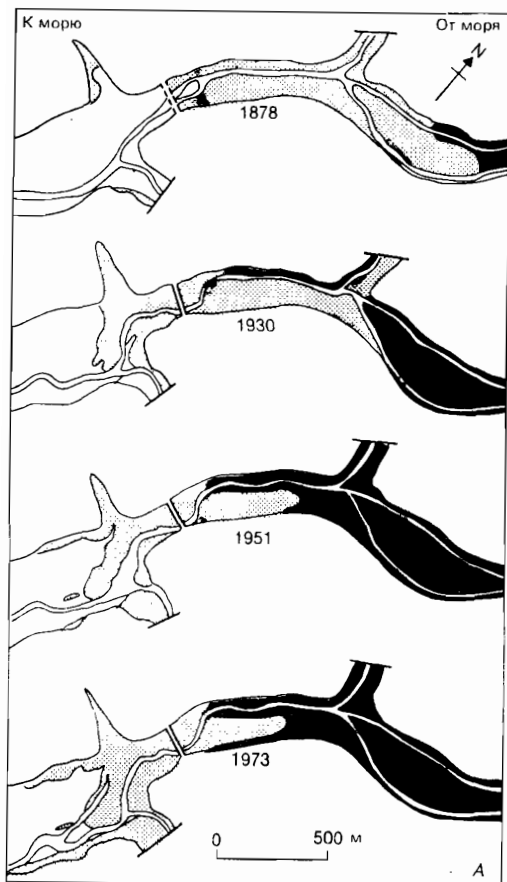
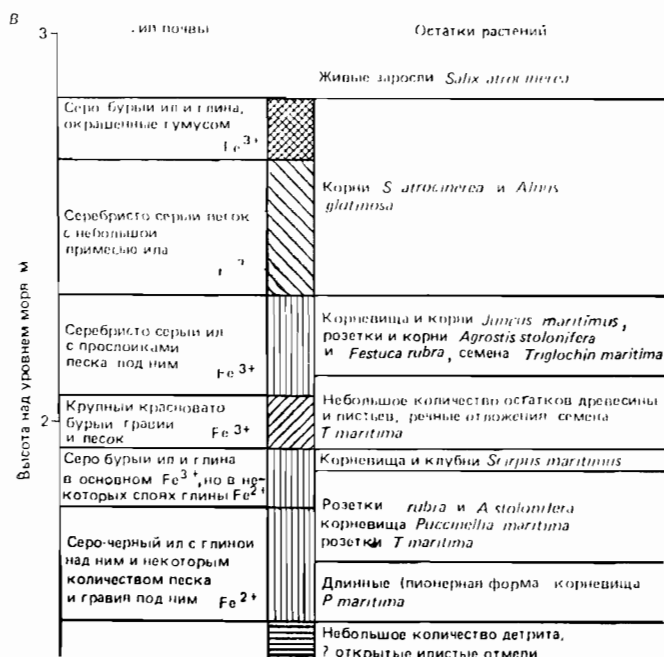
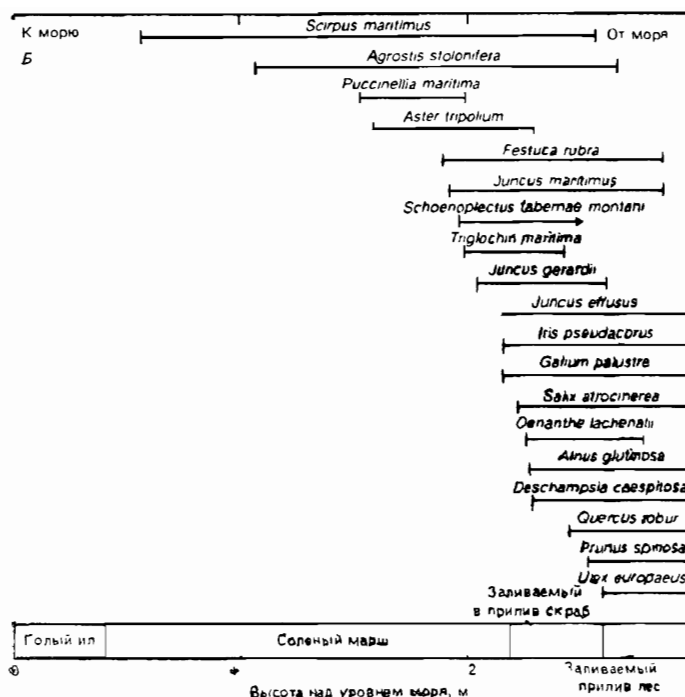


Рис. 16.14. А. Продвижение в сторону моря за последние 100 лет соленого марша (пунктир) и леса (сплошная окраска) в эстуарии реки Фал (Корнуолл). Б. Вертикальная поясность распределения ряда видов, участвующих в сукцессионном переходе марша в заливаемый приливом лес. В. Почвенный профиль для этого леса с остатками растений, демонстрирующими смену в ходе сукцессии пионерных растений марша деревьями (Rapwell, 1974)

колонизировать нарушенные местообитания или переносить конкуренцию, выедание или физические условия среды (пример водорослей на скалистом побережье).—Залежные сукцессии: облегчение не очевидно, а подавление явно присутствует.—Более поздние виды в залежной сукцессии, как правило, растут медленнее ранних, но более теневыносливы. Ранне- и позднесукцессионные деревья — одно- и многоярусные породы.

Сукцессии на заново осваиваемых территориях в отсутствие постепенного изменения абиотических факторов называются автогенными. Если заселяемый участок ранее подвергался воздействию какого-либо сообщества, говорят о первичной сукцессии (например, на недавно сформировавшихся песчаных дюнах, застывшей лаве, при отступлении ледника). Когда растительность



какой-либо местности частично или полностью уничтожена, но хорошо развитая почва, семена и споры остаются, последующая смена видового состава носит название вторичной сукцессии. К ней может привести и локальное уничтожение леса болезнями, ураганом, пожаром или вырубкой.

Сукцессии на заново осваиваемых территориях обычно идут несколько веков. Однако аналогичный процесс с участием морских макрофитов, заселяющих недавно обнажившиеся участки скалистой литорали, занимает менее десяти лет. Жизни эколога вполне достаточно, чтобы проследить за всей сукцессией этих макрофитов, однако для непосредственного наблюдения за процессом отступления ледника она слишком мала. Правда, иногда можно собрать информацию и о более продолжительных событиях. Часто стадии сукцессии представлены градиентом сообществ в пространстве (пример — переход от соленого марша к лесу). Время появления того или иного сообщества можно установить, используя исторические карты, радиоуглеродный анализ и другие методики. Ход сукцессии могут отражать ряды сообществ, существующих в настоящее время, но соответствующих разным периодам времени, прошедшим с ее начала, однако вывод о том, действительно ли эти сообщества — разные стадии сукцессии, требует осторожности. Нужно помнить, например, что в умеренных северных широтах растительность местами еще рекolonизирует пространство, освободившееся после последней ледниковой эпохи (гл. 1).

Первые виды в сукцессии могут настолько изменить условия или доступность ресурсов в местообитаниях, что становится возможным поселение новых видов. Этот процесс известен как *облегчение* (Connell, Slatyer, 1977). Он особенно важен при первичной сукцессии, когда исходные условия суровы, например на обнаженной почве после отступления ледника. Необыкновенно быстрое разледенение отмечено в районе бухты Глейшер (юго-восток Аляски). Примерно с 1750 г. ледник отступил здесь почти на 100 км, оставив морены, возраст которых может быть оценен по числу годовичных колец наиболее старых, поселившихся на них деревьев. На последней моренной гряде максимальный возраст деревьев около 200 лет, а по мере приближения к леднику снижается. За последние 80 лет информация получена в ходе прямых наблюдений.

Сукцессия на ледниковых отложениях с тонким слоем очень бедной биогенами глинистой почвы идет следующим образом. Первыми поселяются мхи и отдельные сосудистые растения с поверхностной корневой системой, в частности куропаточья трава (*Dryas*). Затем появляются ивы, сначала стелющиеся, позже — кустарниковые виды. Вскоре в сукцессию вовлекается ольха, и примерно через 50 лет возникают ее плотные заросли высотой до 10 м с отдельными тополями. Ольха вытесняется ситхинской

елью, и в конечном итоге образуется густой смешанный лес с тсугами западной и Мертенса.

Одна из основных движущих сил сукцессии — изменение почвы первыми колонистами. И курпаточья трава, и ольха имеют симбионты, фиксирующие атмосферный азот (см. гл. 13), что приводит к накоплению в почве больших его запасов (рис. 16.15). Ольха также способствует сильному подкислению почвы, снижая за 50 лет pH ее поверхности приблизительно с 8,0 до 5,0. После этого ситхинская ель, используя накопленный азот, может поселиться и замещать ольху. Постепенное запасание в почве углерода ведет к развитию ее мелкокомковатой структуры, повышению аэрации и влагоемкости субстрата.

На хуже дренированных склонах эта сукцессия не всегда заканчивается елово-тсуговым лесом. Во влажных местах, где уклона нет или он невелик, бурно развиваются сфагновые мхи, накапливающие воду и сильно подкисляющие почву, которая пропитывается влагой и испытывает дефицит кислорода; при этом большинство деревьев гибнет. Редко произрастающие сосны (*Pinus contorta*) — единственные деревья, способные выдержать плохую аэрацию субстрата возникающего болота. Следовательно, завершающая сукцессию растительность явно связана с локальными условиями.

В южной части калифорнийского побережья водоросли разных видов достаточно закономерно сменяют друг друга на валунах нижней литорали (Sousa, 1979a). Основная естественная причина освобождения здесь пространства — перевертывание камней волнами. Водоросли реколонизируют свободные поверхности либо путем вегетативного роста сохранившихся экземпляров, либо, что бывает чаще, развиваясь из спор. Типичный ход естественной сукцессии на валунах можно моделировать либо искусственно очищая их, либо устанавливая на литорали бетонные блоки. Такой подход позволил точно описать сукцессию, а также выявить участвующие в ней механизмы.

Чистый субстрат в первый же месяц зарастает пионерной зеленой водорослью ульва (*Ulva*) (рис. 16.16). В течение осени и зимы первого года поверхность заселяют некоторые многолетние красные водоросли, включая *Gelidium coulteri*, *Gigartina leptorhynchos*, *Rhodoglossum affine* и *Gigartina canaliculata*. Через 2—3 года в сообществе начинает доминировать *G. canaliculata*, покрывающая 60—90 % поверхности субстрата. В отсутствие нового нарушения эта практически «монокультура» за счет вегетативного разрастания удерживает позиции и противостоит внедрению прочих видов.

Мы уже видели, что некоторые виды-пионеры после отступления ледника до такой степени влияют на среду обитания, что в сукцессию могут вовлекаться другие виды, конкурентно вытесняющие своих предшественников. В противоположность такому

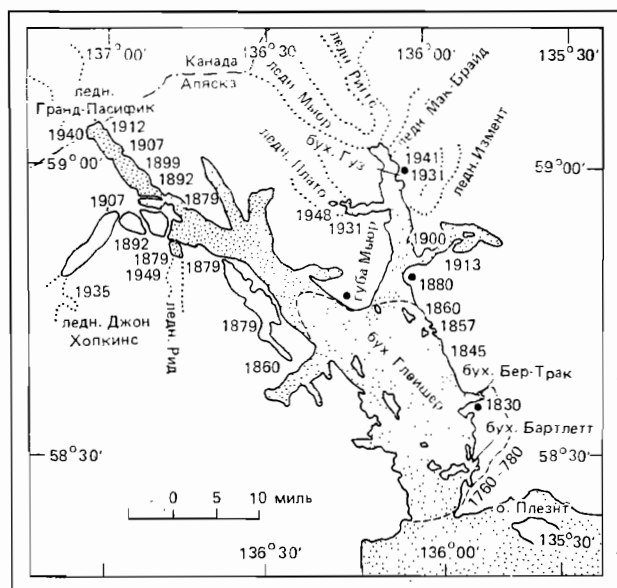
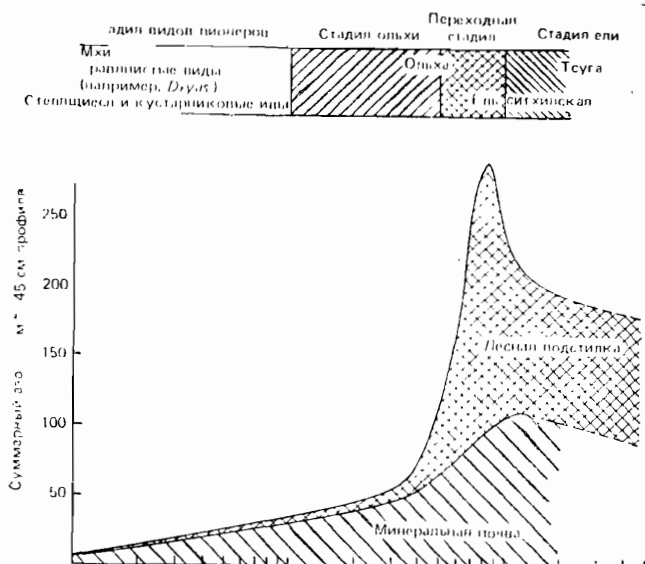


Рис. 16.15. Сукцессия растительности после отступления ледника в районе бухты Глейшер (Аляска) и изменения общего содержания азота в почвах (по Crocker, Major, 1955)

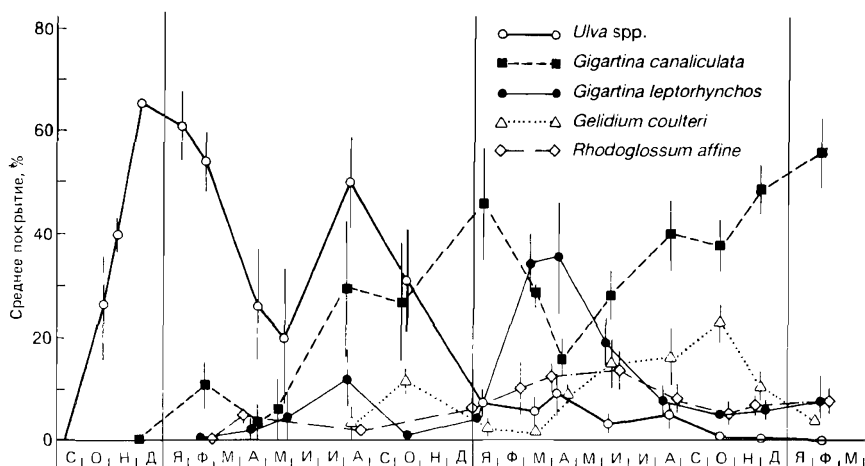


Рис. 16.16. Средний процент ($\pm$ стандартная ошибка) покрытия бетонных блоков, установленных на литорали в сентябре 1974 г., каждым из пяти видов водорослей (Sousa, 1979a)

облегчению первопоселенец скалистой литорали ульва фактически затрудняет дальнейшие изменения, что убедительно показано наблюдениями за развитием популяций обоих видов *Gigartina* на бетонных блоках, с которых ульву удаляли или не удаляли. В первом случае пополнение популяций *Gigartina* шло гораздо успешнее (рис. 16.17). Сходным образом, «среднесукцессионные» виды *Gelidium coulteri* и *G. leptorhynchos* подавляют своим присутствием появление и рост «позднесукцессионного» доминанта *G. canaliculata*. Таким образом, на начальных стадиях сукцессии решающий фактор — скорость колонизации свободного пространства. Сравнительно короткоживущая и быстро растущая ульва обычно заселяет его первой, поскольку размножается круглый год и быстро захватывает открытый субстрат. Появление многолетних красных водорослей с отчетливо сезонным пополнением и медленным ростом, пока первые колонисты остаются невидимыми, подавляется.

Для данной сукцессии характерны виды, каждый из которых препятствует собственному вытеснению следующими поселенцами, и возможна она только потому, что доминанты начальных стадий более чувствительны к неблагоприятным условиям среды обитания. Это продемонстрировали наблюдения за гибелью водорослей в течение двух месяцев, в которые отлив приходился на послеполуденные часы, т. е. на то время, когда интенсивная солнечная радиация, влияние воздуха и иссушающего ветра создавали особенно суровые условия для их существования (рис. 16.18). Кроме того, ускорению сукцессии в сторону появления жестких,

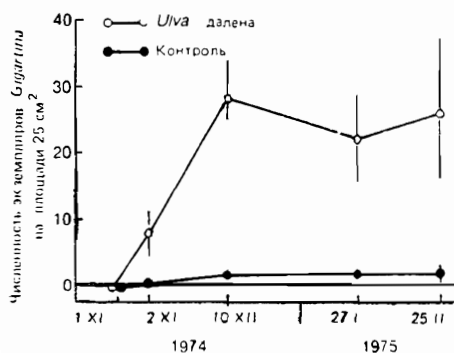


Рис. 16.17. Влияние удаления вручную раннесукцессионной водоросли ульва на пополнение популяции *Gigartina* spp. в течение четырех месяцев начиная с 15 октября 1974 г. Приведена средняя численность ($\pm$ стандартная ошибка) молодых спорофитов *G. leptorhynchos* и *G. canaliculata* на четырех участках (по 25 см² каждый) бетонных блоков (Sousa, 1979a)

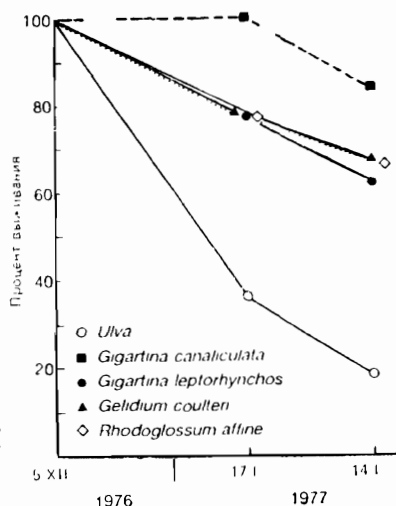


Рис. 16.18. Кривые выживания для пяти видов водорослей в течение двух месяцев начиная с 5 декабря 1976 г., когда послеполюденные отливывы создавали суровые условия существования. Изначально было помечено по тридцать экземпляров каждого вида (Sousa, 1979a)

дольше живущих красных водорослей способствует избирательное выедание ульвы крабом *Pachygrapsus crassipes*. Позднесукцессионные виды заселяют небольшие свободные пятки на камнях, достигают зрелости параллельно с гибелью ульвы, постепенно захватывая пространство и начиная доминировать, пока под действием волн не обнажится еще один крупный участок.

Сукцессии на залежах изучали в основном в восточной части США, где многие фермы оказались заброшенными, когда их хозяева подались на запад в XIX в. Коренные хвойно-лиственные леса здесь были в основном сведены, но возобновление их шло быстро. Во многих местах удалось исследовать группы участков, заброшенных в разное (известное) время. Типичная смена доминантов растительности следующая:

однолетние сорняки → многолетние травы → кустарники → раннесукцессионные деревья → позднесукцессионные деревья

Первопроходцы американского Запада оставляли поля, которые заселялись пионерными видами крайне различного характера. (Пионерными называются формы, способные быстро прижиться

в недавно нарушенной среде.) Возможно, наиболее обычным залежным однолетником здесь явилась амброзия (*Ambrosia artemisiifolia*). Ее прорастание тесно связано с нарушением среды, гарантирующим доступность ресурсов в условиях отсутствия конкуренции с другими видами, появляющимися позже. Семена амброзии могут сохранять в почве всхожесть многие годы и лучше всего прорастают на ее поверхности, где испытывают воздействие солнца, пониженной концентрации CO_2 и колебаний температуры, т. е. условий, индуцирующих прорастание многих однолетников.

Озимые однолетники (главным образом другие сложноцветные) часто быстро вытесняют незимующие виды, в том числе и амброзию. У озимых трав мелкие семена, почти или вообще не имеющие стадии покоя, но расселяющиеся на большие расстояния. Прорастая вскоре после падения на землю (обычно в конце лета — осенью), они развиваются в зимующие розетки. Следующей весной они начинают вегетировать раньше незимующих однолетников, перехватывая у них таким образом ресурсы в виде света, воды, пространства и биогенных элементов. В противоположность пионерным однолетникам у растений более поздних стадий сукцессии, особенно в климаксовом лесу, семена не требуют света для прорастания, и если у первых под пологом деревьев семенное возобновление маловероятно, то у последних оно вполне возможно.

Жизненный цикл раннесукцессионных растений короток. Их непрерывное существование зависит от переноса в другие нарушенные места. Геспособные выдержать конкуренцию с появляющимися позднее видами, они вынуждены быстро расти (основное их свойство), эффективно используя доступные ресурсы. В связи с этим скорость фотосинтеза на единицу площади листа (табл. 16.2) и относительная скорость роста (возможно, из-за накопления в растениях очень большого количества старой опорной ткани) с течением сукцессии в целом снижаются.

Один из факторов успеха позднесукцессионных видов — их теневыносливость. На рис. 16.19 показаны теоретические кривые светового насыщения ранне-, средне- и позднесукцессионных растений. Последние способны расти при низкой освещенности, хотя и достаточно медленно, но все-таки быстрее видов, которых они сменили. Организмы, появляющиеся первыми, способны истощить ресурсы и заставить голодать появляющихся позднее (Bazzaz, 1979). Однако «проигравшие» конкуренты становятся «победителями», если особенности их физиологии и жизненного цикла позволяют им расти в период прекращения активности соперников. Это особенно важно, когда растения достигают размеров, позволяющих им затенять своих предшественников, создавая в лесу условия, не пригодные для прорастания семян более ранних поселенцев.

Таблица 16.2. Некоторые характерные скорости фотосинтеза ($\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$) у растений одной сукцессионной последовательности. Древесные породы поздних стадий сукцессии перечислены в порядке их появления (Bazzaz, 1979)

Растение	Скорость	Растение	Скорость
Незимующие однолетники		Раннесукцессионные деревья	
<i>Abutilon theophrasti</i>	24	<i>Diospyros virginiana</i>	17
<i>Amaranthus retroflexus</i>	26	<i>Juniperus virginiana</i>	10
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	35	<i>Populus deltoides</i>	26
<i>Ambrosia trifida</i>	28	<i>Sassafras albidum</i>	11
<i>Chenopodium album</i>	18	<i>Ulmus alata</i>	15
<i>Polygonum pennsylvanicum</i>		Позднесукцессионные деревья	
<i>Setaria faberii</i>	38	<i>Liriodendron tulipifera</i>	18
Озимые однолетники		<i>Quercus velutina</i>	12
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	22	<i>Fraxinus americana</i>	9
<i>Erigeron annuus</i>	22	<i>Quercus alba</i>	4
<i>Erigeron canadensis</i>	20	<i>Quercus rubra</i>	7
<i>Lactuca scariola</i>	20	<i>Aesculus glabra</i>	8
Травянистые многолетники		<i>Fagus grandifolia</i>	7
<i>Aster pilosus</i>	20	<i>Acer saccharum</i>	6

Деревья последних стадий залежной сукцессии сами могут быть разделены на ранне- и позднесукцессионные (см. табл. 16.2). Для многих деревьев первого класса характерна многоярусность кроны, причем в глубине ее освещенность все еще превышает компенсационную точку фотосинтеза. Виды, подобные можжевельнику виргинскому (*Juniperus virginiana*), способны таким образом использовать обилие света на ранних стадиях сукцессии древесных пород. Клен сахарный (*Acer saccharum*) и бук крупнолистный (*Fagus grandifolia*) можно считать одноярусными породами. У этих деревьев листья кроны расположены в один слой, окружающий ствол наподобие шлема. Они успешнее существуют в густом пологе на поздних стадиях сукцессии (Horn, 1975). Если один и тот же открытый участок одновременно заселяют многоярусные и одноярусные деревья, первые обычно растут быстрее

и доминируют до тех пор, пока их не затенят соседи, т. е. пока медленнее растущие одноярусные деревья не перерастут многоярусные.

У раннесукцессионных деревьев расселение семян обычно происходит более эффективно, что повышает вероятность быстрого занятия ими свободного пространства. Они, как правило, скороспелы, т. е. быстро начинают давать потомство для занятия новых мест. У позднесукцессионных деревьев семена обычно крупнее и менее эффективно расселяются; кроме того, созревают эти растения позднее. Эти жизненные стратегии соответствуют принципам: «быстро пришел — быстро ушел» и «что имею, то храню».



Рис. 16.19. Теоретические кривые светового насыщения фотосинтеза для растений ранних, средних и заключительных стадий сукцессии (Bazzaz, 1979)

16.4.4. Механизмы автогенных сукцессий

Лесная сукцессия может быть представлена как индивидуальное замещение одних деревьев другими (модель Хорна). — Классификация механизмов, предложенная Коннеллом и Слейтиером: облегчение, толерантность, ингибирование. — «Жизненные свойства» вида строго определяют его роль в сукцессии. — r- и K-виды и сукцессия. — Некромасса играет важнейшую роль в позднесукцессионном доминировании деревьев. — Животные часто испытывают влияние сукцессии растительности и сами влияют на нее.

Модель сукцессии Хорна (Horn, 1975, 1981) проливает некий свет на механизм смены видов. Этот автор признавал, что в гипотетическом лесном сообществе можно было бы предсказать изменения в составе древесных пород, зная две вещи: во-первых, для каждой породы — вероятность, с которой один экземпляр сменяется за определенное время экземпляром того же или иного вида; во-вторых, исходный видовой состав.

Хорн полагал, что соотношение видов в лесном подросте отражает вероятность смены каждым из них взрослого дерева, и оценил ее для срока 50 лет (табл. 16.3). Например, вероятность сохранения за березой желтой занимаемого ею на данный момент места — равна 5%, а смены ее ниссой лесной — 36%, кленом красным — 50%, буком — 9%.

Изучив распределение половых видов 25-летнего насаждения шт. Нью-Джерси, Хорн предсказал на основе своей модели изменения его состава на несколько сот лет вперед. Этот процесс в упрощенном виде представлен в табл. 16.4 для четырех пород.

Таблица 16.3. Матрица вероятностей смены через 50 лет одной древесной породы другой (Ногп, 1981)

Сейчас	Через 50 лет			
	Береза желтая	Нисса лесная	Клен красный	Бук
Береза желтая	0,05	0,36	0,50	0,09
Нисса лесная	0,01	0,57	0,25	0,17
Клен красный	0,0	0,14	0,55	0,31
Бук	0,0	0,01	0,03	0,96

Таблица 16.4. Прогнозируемый процентный состав лесного сообщества, сначала на 100 % образованного березой желтой (Ногп, 1981)

Возраст леса, лет	0	50	100	150	200	∞	Данные для реального старого леса
Береза желтая	100	5	1	0	0	0	0
Нисса лесная	0	36	29	23	18	5	3
Клен красный	0	50	39	30	24	9	4
Бук	0	9	31	47	58	86	93

Ход этой гипотетической сукцессии позволяет выдвинуть ряд предположений. Так, клен красный должен быстро стать доминантом, а береза желтая обречена на исчезновение. Численность бука станет возрастать медленно, и он начнет доминировать позднее на фоне низкого обилия ниссы лесной и клена красного. Все эти предположения подтверждаются реальной картиной сукцессии.

Наиболее интересный вывод из матричной модели Хорна — то, что по прошествии достаточного времени сообщество приобретает определенный стабильный состав, независимый от исходного. Конечный результат одинаков (он зависит исключительно от вероятностей замен), если начинать со 100 % березы или бука (пока соседние районы обеспечивают приток семян исходно отсутствовавших видов), 50 % ниссы и 50 % клена или с любого другого сочетания.

Так как эта модель, по-видимому, дает достаточно точные прогнозы, она может оказаться полезной для планирования лесохозяйственных мероприятий. Она уже применялась с этой целью в отношении секвойевых лесов Калифорнии (Namkoong, Roberds, 1974). Однако идеальная теория сукцессии должна не только предсказывать, но и объяснять. Для этого необходимо рассмот-

реть биологическую основу различных вероятностей смены, учитываемую альтернативными моделями.

Примеры сукцессий в предыдущих разделах иллюстрируют различные, связанные с ними механизмы, включая облегчение и подавление (ингибирование), обзор которых дан в работе Коннелла и Слейтиера (Connell, Slatyer, 1977). Они предложили три модели, первая из которых (облегчения) — классическая, наиболее часто использовавшаяся в прошлом, в то время как две другие (толерантности и ингибирования), возможно, не менее важные, часто упускались из виду. На рис. 16.20 представлены основные черты всех трех.

Отличительная особенность первой модели по сравнению с двумя другими — то, что развивающееся сообщество вызывает изменения абиотической среды, т. е. появление и рост определенных видов зависят от предыдущих, готовящих им условия. Наиболее яркие примеры связаны с первичными сукцессиями, например при отступлении ледника.

Модель толерантности предполагает, что предсказуемая смена видов основана на их различных стратегиях потребления ресурсов. Виды более поздних стадий нуждаются в меньшем их количестве и способны достигать зрелости в присутствии более ранних видов, вытесняя их в конкурентной борьбе (пример — сукцессия на залежах).

Модель ингибирования применяется при устойчивости всех видов к вторжению конкурентов, как показано выше для сукцессии макрофитов на валунах. Более поздние виды постепенно увеличивают свою численность, захватывая места, освобождающиеся при отмирании предшественников.

Важное различие между моделями — причина гибели первых поселенцев. В случае облегчения и толерантности — это конкурентная борьба за ресурсы, в частности — за свет и биогенные элементы. Однако при ингибировании они исчезают вследствие локальных нарушений, вызванных экстремальными физическими условиями или влиянием хищников.

Нобл и Слейтиер (Noble, Slatyer, 1979, 1981) попытались оценить роль различных признаков, названных ими *жизненными свойствами*, определяющих место видов в сукцессии. Наиболее важные из них касаются: (1) способов возобновления после нарушения, которых выделено четыре: вегетативное размножение (*V*); массовое прорастание из почвенного запаса семян (*S*); массовое прорастание из семян, в изобилии заносимых с соседних территорий (*D*); неспецифический умеренный занос семян из небольшого по объему их источника (*N*); (2) способности отдельных растений размножаться в условиях конкуренции, определяемой в терминах толерантности (*T*) на одном полюсе и нетерпимости (*I*) — на другом. Так, например, вид можно обозначить *SI*, если нарушение вызывает массовое прорастание его покоящихся

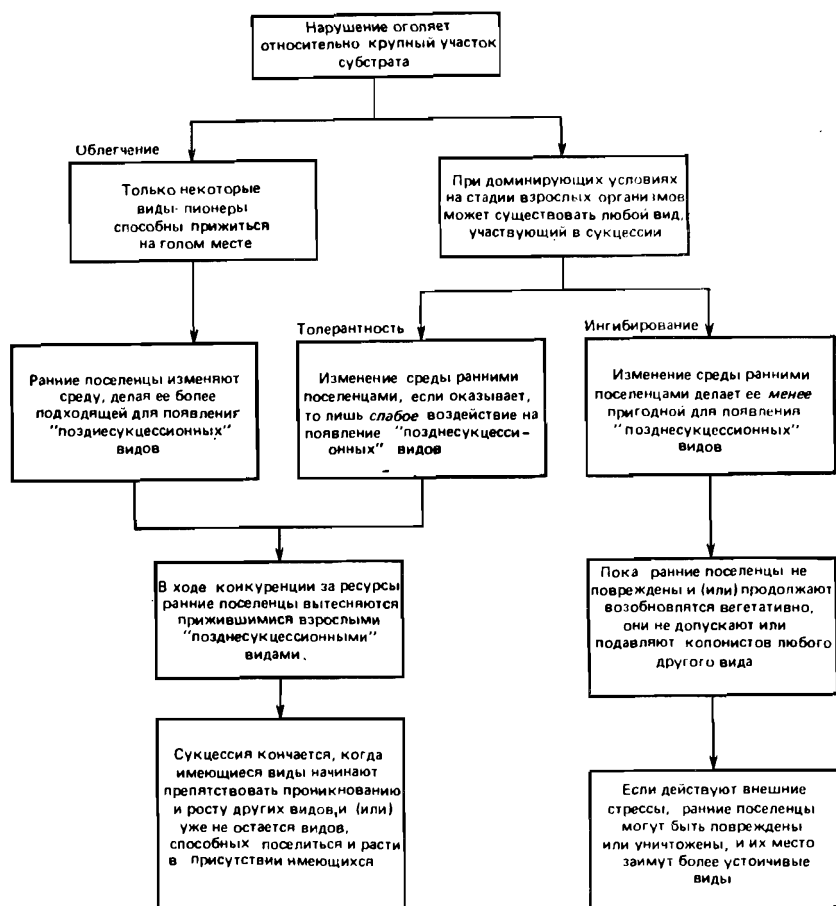


Рис. 16.20. Три модели механизмов сукцессий (по Connell, Slatyer, 1977, с изменениями)

семян и растения не выносят конкуренции (не способны развиваться при конкуренции с ранее поселившимися или более крупными экземплярами своего или чужого вида). Всходы такого вида приживаются только непосредственно после нарушения, когда конкуренты редки. Несомненно, S-стратегия хорошо согласуется с образом жизни этих видов-пионеров, например однолетних амброзии, уже упоминавшегося в связи с сукцессией на залежах.

И напротив, бук крупнолистный можно отнести к группе VT (способен возобновляться отпрысками от пня и может размножаться и расти в условиях конкуренции с более старыми или бо-

лее крупными представителями своего или другого вида) или *NT*, если не остается пней и возможно медленное возобновление из заносимых семян. В любом случае, он, в конце концов, вытесняет другие виды, представляя собой «климаксовую» породу. Нобл и Слейтиер утверждали, что все виды какой-либо области можно классифицировать по двум этим жизненным свойствам, к которым можно добавить сравнительную долговечность. Такая информация позволяет достаточно четко прогнозировать ход сукцессии.

Анализ жизненных свойств с эволюционной точки зрения свидетельствует о не просто случайном сочетании некоторых из них. Можно выделить две альтернативы, повышающие приспособленность видов в условиях сукцессии (Harper, 1977): (1) либо в ходе конкурентного отбора развиваются черты, способствующие более продолжительному сохранению в сукцессионном ряду, т. е. признаки *K*-стратегии, (2) либо возникают более эффективные механизмы избегания сукцессионного пресса, поиска и заселения других мест, где сукцессия только начинается, т. е. признаки *r*-стратегии. Таким образом, не исключено, что виды, эффективно колонизирующие свободные участки, в целом слабо конкурентоспособны, и наоборот. Это видно из табл. 16.5, в которой представлены некоторые физиологические признаки, часто сочетающиеся у ранне- и позднесукцессионных растений.

Изучение структуры сообществ и сукцессий обычно считают в основном областью ботаники, и это неслучайно. С растениями, как правило, связана большая часть биомассы и главные черты физической структуры биоценоза. Кроме того, их нетрудно перечислить и подсчитать, определив обилие видов и изменения в нем. Большой вклад растений в формирование сообщества связан не только с их ролью первичных продуцентов, но и с тем, что они довольно медленно разлагаются. Растения образуют не только биомассу, но и основную часть *некромассы*, т. е. *мертвого органического вещества*. Несмотря на высокую активность бактерий и детритофагов, растительные остатки накапливаются в виде листового опада или торфа. Кроме того, доминирование деревьев в огромном числе сообществ объясняется именно их способностью накапливать в составе организма мертвое вещество, из которого состоит большая часть ствола и ветвей. Тенденция кустарников и деревьев в умеренно влажных местообитаниях вытеснять травяную растительность в значительной степени вытекает из развития у них кроны (и корневой системы) на протяженном и сложно разветвленном «скелете», состоящем в основном из мертвой опорной ткани (древесины).

Тела животных разлагаются гораздо быстрее, однако иногда их остатки, как и у растений, определяют структуру сообщества и ход сукцессии в нем. Это происходит, например, при накоплении обывзвествленных скелетов в процессе роста кораллов. Ко-

Таблица 16.5. Физиологические характеристики ранне- и позднесукцессионных растений (Bazzaz, 1979)

Свойство	Раннесукцессионные виды	Позднесукцессионные виды
Регулярность распространения семян во времени	Хорошая	Слабая
Прорастание семян усиливается: светом	Да	Нет
колебанием температур	Да	Нет
высокой концентрацией NO_3^-	Да	Нет
подавляется: дальним красным светом	Да	Нет
высокой концентрацией CO_2	Да	Нет?
Уровень светового насыщения фотосинтеза	Высокий	Низкий
Компенсационная точка фотосинтеза	Высокая	Низкая
Эффективность фотосинтеза при слабой освещенности	Низкая	Высокая
Скорость фотосинтеза	Высокая	Низкая
Интенсивность дыхания	Высокая	Низкая
Интенсивность транспирации	Высокая	Низкая
Сопротивление устьиц и мезофилла	Низкое	Высокое
Сопротивление транспорту воды	Низкое	Высокое
Возвращение к норме после снятия ограничения в ресурсе	Быстрое	Медленное
Потребление ресурсов	Быстрое	Медленное?

ралловый риф, подобно лесу или торфяному болоту, приобретает структуру и направляет сукцессию, так сказать, накапливая свое мертвое прошлое. Рифообразующие кораллы, как и деревья, достигают доминирования в сообществах, поднимая свои ассимилирующие части все выше и выше над в основном мертвым основанием. В обоих случаях результатом будет сильнейшее воздействие на абиотическую среду, «контролирующее» существование в ней других организмов. Сообщество кораллового рифа (с доминированием животных, образующих симбиоз с водорослями) так же сложно структурировано, разнообразно и динамично, как и дождевой тропический лес.

То, что растения в большинстве случаев формируют структуру сообщества и ход сукцессии, вовсе не означает, что они всегда строго определяют видовой состав входящих в него животных. Хотя часто это как раз так, поскольку растения являются основой всех пищевых цепей и в значительной степени ответственны за физические параметры среды обитания животных, иногда именно животные определяют характер фитоценоза. Уже говорилось, что причина постепенной замены улывы на валунах более жесткими

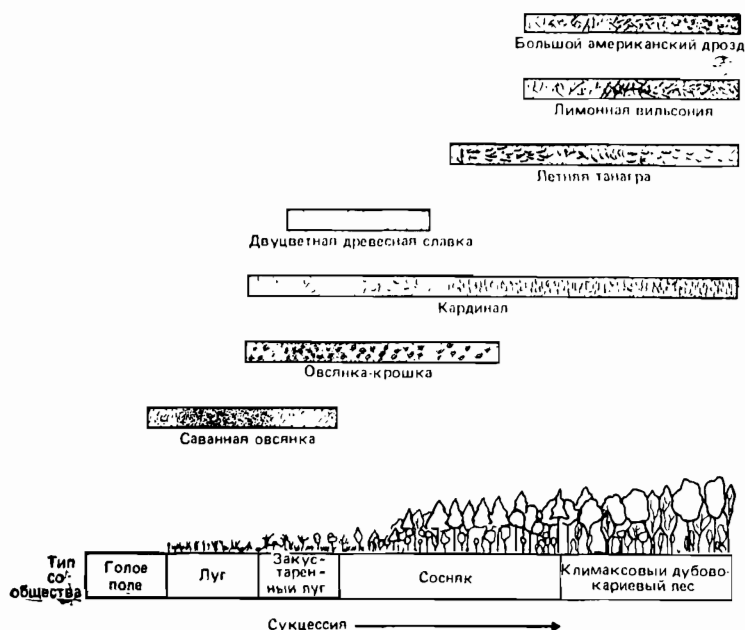


Рис. 16.21. Распределение видов птиц по градиенту сукцессии растительности в зоне Пидмонта (шт. Джорджия). Разная густота точек соответствует относительному обилию птиц (Gathreaux, 1978, по данным Johnston, Odum, 1956)

видами красных водорослей отчасти заключается в выедании ее крабами. Другой пример — наземный биотоп в северной части шт. Висконсин. Локально плотная популяция белохвостого оленя (*Odocoileus virginianus*) питается всходами как клена сахарного, так и тсуги канадской (*Tsuga canadensis*), причем последний вид страдает от этого гораздо сильнее. На трех участках, недоступных для оленей, прослежен обратный ход сукцессии — вытеснение подроста клена возобновляющейся тсугой (Packham, Harding, 1982). Наконец, яркое представление о роли фитофагов даст сокращение популяции кроликов в Англии из-за миксоматоза. При этом на многих лугах быстро изменился видовой состав растительности. Особенно характерным было резкое повышение обилия кустарников и деревьев, которые раньше выедались кроликами (Thomas, 1963).

Однако чаще животные «пассивно» реагируют на происходящую сукцессию растительности. Хорошим примером служат воробьиные в сукцессии залежей (рис. 16.21). Не исключено, конечно, что семеноядные птицы все же как-то влияют на смену растительности.

16.4.5. Концепция климакса

Иногда климаксовое состояние достигается быстро, а иногда так медленно, что говорить о нем следует с осторожностью.

Конечны ли сукцессии? Ясно, что, если место гибнущих организмов будут занимать молодые экземпляры того же вида, установится устойчивое равновесие. Уже говорилось, что модель Хорна (разд. 16.4.4) свидетельствует о теоретическом существовании стационарного видового состава, если только вероятности замены (экземплярами того же или любого другого вида) длительное время остаются постоянными.

У концепции климакса долгая история. Один из первых исследователей сукцессий Фредерик Клементс (Clements, 1916) утверждал, что в любой климатической зоне существует только один истинный климакс. К его возникновению ведут все сукцессии независимо от того, начались ли они с песчаной дюны, залежи или даже зарастающего пруда, постепенно превращающегося в наземное сообщество. Такую крайнюю теорию моноклимакса многие экологи, среди которых и такой выдающийся как Тенсли (Tansley, 1939), в конце концов отвергли. Школа *поликлимакса* признавала, что климакс в данном участке может определяться одним или несколькими факторами: климатом, почвенными условиями, топографией, пожарами и т. д., поэтому в одной климатической зоне вполне может существовать целый ряд специфических типов климакса. Еще позднее Уиттекер (Whittaker, 1953) предложил свою гипотезу климаксовой структуры пространства. По его мнению в природе существует континуум типов климакса, постепенно меняющихся по средовым градиентам и совсем не обязательно разделенных четкими границами (это является экстраполяцией его подхода к градиентному анализу, рассмотренного в разд. 16.3.1).

Действительно, в полевых условиях очень трудно выделить устойчивое климаксовое сообщество. Обычно удается лишь заметить, что скорость сукцессии падает до определенного уровня, после которого мы уже не видим никаких изменений. В этом смысле сукцессия морских водорослей на валунах (разд. 16.4.3) необычна тем, что конвергенция к климаксу занимает всего лишь несколько лет. На залежах достижение «климаксовой» стадии потребовало бы 100—300 лет, однако вероятность возникновения пожара или урагана за этот период настолько высока (в Новой Англии ураганы случаются примерно раз в 70 лет), что сукцессия может никогда не завершиться. Если не забывать, что лесные сообщества северной умеренной зоны, а возможно, и тропиков все еще восстанавливаются после последнего ледникового периода (гл. 1), то встает вопрос, не является ли климаксовая растительность лишь мечтой теоретика.

Наконец, вновь возвратимся к проблеме масштаба, затрагиваемой почти в каждой главе этой книги. Структура лесного или пастбищного сообщества, кажущаяся устойчивой на уровне нескольких гектаров, всегда представляет собой мозаику минисукцессий. Каждое падение дерева или отмирание дерновины освобождает пространство, на котором начинается новая сукцессия. Одна из наиболее интересных работ, опубликованных в истории экологии, была озаглавлена «Структура и процесс» («Pattern and process», Watt, 1947). Часть структуры сообщества обусловлена динамическими процессами гибели, замещения и микросукцессий, которые могут остаться незамеченными при крупномасштабном рассмотрении. К некоторым из этих вопросов мы вернемся в гл. 19.

Поток энергии и вещества в сообществах

17.1. Введение

Урожай на корню.— Биомасса и некромасса.— Первичная и вторичная продукция.— Международная биологическая программа.

Все организмы нуждаются для построения своих тел в веществе, а для поддержания своей жизнедеятельности — в энергии. Это справедливо в отношении как отдельных особей, так и слагаемых ими сообществ. В данной главе обсуждаемой единицей служит сообщество, поэтому вместо рассмотрения путей получения и расходования энергии и вещества отдельным организмом обсуждается их движение по сообществу. На практике это равнозначно изучению «активности» единиц площади суши или воды.

Тела живых организмов на единице площади суши или воды образуют так называемый *урожай на корню*. Под *биомассой* мы понимаем массу этих организмов, обычно выражаемую в единицах энергии (например, джоулях на 1 м²) или сухого органического вещества (например, тоннах на гектар). В сообществах основная доля биомассы почти всегда приходится на зеленые растения (первичных продуцентов) из-за их почти уникальной способности фиксировать углерод в процессе фотосинтеза («почти», поскольку новая биомасса может создаваться в процессе фото- и хемосинтеза у бактерий, однако ее доля обычно незначительна). К биомассе относятся тела организмов целиком, даже если некоторые их части мертвые. Это необходимо учитывать особенно при рассмотрении лесных сообществ, где основная доля биомассы приходится на мертвые клетки древесины и коры. Часто бывает необходимо отделить эту мертвую часть (*некромассу*) от живой, активной биомассы. Последняя способна расти, некромасса неспособна. Может оказаться, что жизненно важные ресурсы связаны в некромассе и для роста недоступны. Фактически — это своего рода мертвый капитал, не имеющий практической ценности. И все-таки к биомассе обычно относят все живые или мертвые части организма без исключения. Они прекращают быть биомассой, когда отчленяются от него, становясь лесной подстилкой, гумусом или торфом.

Первичная продукция сообщества — скорость образования биомассы первичными продуцентами (растениями) в пересчете

на единицу площади. Ее можно выразить в единицах энергии (например, в джоулях на 1 м^2 за 1 сут) или сухого органического вещества (например, в килограммах на 1 га за 1 год). Суммарную фиксированную в процессе фотосинтеза энергию называют *валовой первичной продукцией* (ВПП). Часть ее расходуется на дыхание самих растений и теряется для сообщества в виде потерь на дыхание (Д). Разность между ВПП и Д называют *чистой первичной продукцией* (ЧПП). Она представляет собой фактическую скорость наращивания биомассы, доступной для потребления гетеротрофными организмами (бактериями, грибами и животными). Скорость образования биомассы гетеротрофами называют *вторичной продукцией*.

В 1964—1974 гг. во всем мире проводился согласованный сбор информации о продуктивности экосистем и влияющих на нее факторах. Он проходил в рамках Международной биологической программы (МБП), выработанной в ходе пятилетнего обсуждения, в котором ведущую роль играли сэр Рудольф Петерс (президент Международного совета научных союзов в 1958—1961 гг.), Г. Монталенти и К. Уоддингтон (последующие президенты Международного совета научных союзов). МБП должна была стать «биологической основой продуктивности и человеческого благосостояния». В связи с проблемой быстрого роста народонаселения было решено, что для рационального управления ресурсами требуются обоснованные научные сведения. Изучались продуктивность суши, пресных и соленых вод, а также процессов фотосинтеза и фиксации азота (Worthington, 1975).

Первоначальный упор МБП делала на продукцию (первичную и вторичную), однако вскоре важной целью программы стало изучение взаимосвязи этих продукций. В то время большинство экологов увлекались идеей экосистемы; ее рассматривали как функциональную единицу, в пределах которой продуктивность любого, отдельно взятого компонента зависит от продуктивности других компонентов и влияет на них сама. Значительная доля усилий была направлена на получение количественных данных по потоку энергии и вещества через сообщества. По мере развития программы нацеленность на полевые исследования (темпы роста растений и популяционная динамика животных) сменилась попытками увязать поведение организмов в природе с их поведением в контролируемых (обычно лабораторных) условиях.

МБП — первый случай совместного проведения биологами всего мира исследований с единой целью. Работа была огромной. В пик исследований ежегодные расходы оценивались в 40 млн. долларов (вместе со средствами, поступавшими от национальных академий, университетов, научно-исследовательских советов), в выполнении программы участвовали несколько тысяч биологов. Для обобщения результатов предполагалось написать

более 30 книг. К счастью, большая часть их уже издана, и настоящая глава во многом опирается на результаты, полученные при выполнении МБП.

17.2. Распределение первичной продукции

Подземная продукция почти наверняка недооценивается.— Продукция лесов, степей, посевов и озер закономерно изменяется с широтой, часто с локальными отклонениями от правила.

По наиболее точной современной оценке за год чистая первичная продукция всей суши составляет 110—120 млрд. т сухого вещества, а моря — 50—60 млрд. т (Leith, 1975; Whittaker, 1975; Rodin et al., 1975). Таким образом, хотя океан занимает примерно $\frac{2}{3}$ поверхности земного шара, он дает только $\frac{1}{3}$ всей его продукции. Неравномерность распределения продукции на планете иллюстрируется табл. 17.1, где указаны чистая первичная продукция за год и урожай на корню растений основных биомов суши, пресноводных озер, рек и различных морских систем.

Результаты сравнения наземных и водных сообществ могут оказаться искаженными из-за огромных технических трудностей определения биомассы подземных частей. Еще большая проблема — оценка продуктивности почвенных сообществ. Говорят, что попытка добраться до корней деревьев (для оценки их биомассы) в одном из лесов шт. Калифорния с помощью динамита закончилась тем, что большая часть корней очутилась на территории шт. Невада. Хотя эта история может быть и вымыслом, она служит хорошей иллюстрацией проблемы. В большинстве оценок первичной продукции сухопутных систем учитывается лишь надземная биомасса. Однако на деле первичная продукция, скрытая под землей, может быть не меньше или даже больше.

На значительной части земного шара продукция составляет менее 400 г/м² за год. Это относится к более 30% поверхности суши (рис. 17.1, А) и 90% океана (рис. 17.1, Б). Открытый океан фактически является водной пустыней. С другой стороны, наиболее продуктивные системы соответствуют болотам, маршам, эстуариям, зарослям водорослей, рифам, а также обрабатываемым землям.

В лесных биомах планеты в целом наблюдается отчетливая тенденция к увеличению продукции при продвижении от бореальных областей через умеренные к тропикам. Такая же закономерность свойственна продукции тундровых и степных сообществ (рис. 17.2, А), а также возделываемых площадей (рис. 17.2, Б). Среди водных экосистем эта тенденция прослеживается в озерах (рис. 17.2, В), но в океане отсутствует (рис. 17.1, Б). Такая широтная изменчивость свидетельствует о возможном лимитировании продукции сообществ освещенностью и температурой, одна-

ко другие факторы могут влиять на нее еще сильнее. В море она чаще всего, по-видимому, ограничена концентрацией биогенных элементов. Здесь очень высокая продукция характерна для зон апвеллинга, т. е. подъема богатых питательными веществами вод, даже в высоких широтах при низких температурах. В наземных системах общая тенденция повышения продуктивности с уменьшением широты нарушается в засушливых районах, например во внутренних частях Австралии.

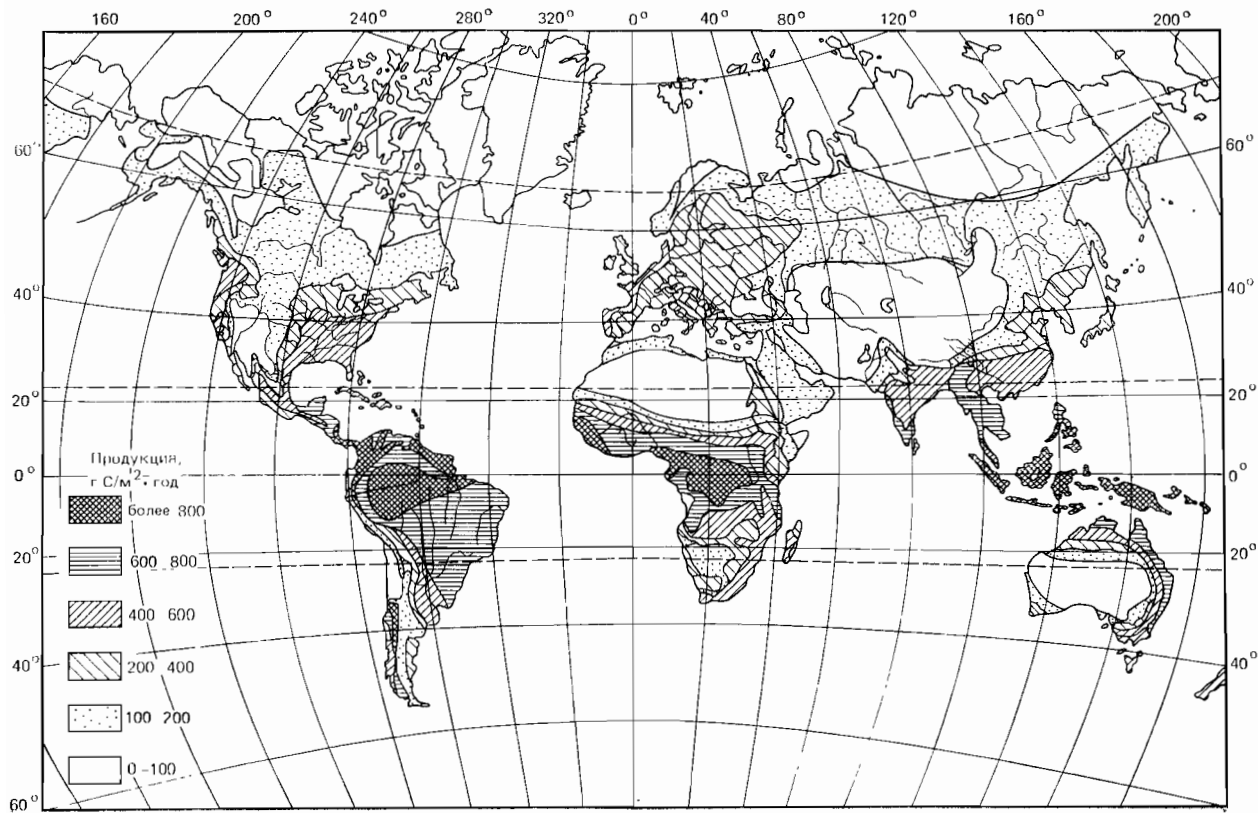
Небольшие изменения в топографии могут привести к значительным различиям в продукции сообществ. В тундровой зоне, например, расстояние в несколько метров между береговым валом и лугом с затрудненным дренажем иногда меняет первичную продукцию с величины менее 10 г/м^2 до 100 г/м^2 в год (о. Девон, Канада). В благоприятных условиях на Гренландии и о. Южная Георгия (Антарктика) продукция тундровых сообществ может достигать 2000 г/м^2 в год. Это больше, чем во многих сообществах умеренных широт. Таким образом, хотя в целом и прослеживается общая тенденция, на одной широте наблюдается широкий диапазон отклонений от правила, связанных с различиями микроклиматов.

17.2.1. Водные сообщества: автохтонное и аллохтонное вещество

Изменение вдоль «речного континуума».— Параллельная изменчивость для озер.— Океаны, эстуарии и континентальные шельфы.

Функционирование всех биологических сообществ требует притока энергии. В большинстве экосистем суши она «местного» происхождения — ее дает фотосинтез зеленых растений. Органическое вещество (и запасенная в нем энергия), производимое самим сообществом, называется *автохтонным*. В водных сообществах оно возникает в ходе фотосинтеза макрофитов на мелководье, а также микроскопического фитопланктона. Однако значительная часть органического вещества (энергетического ресурса) часто поступает в эти экосистемы извне и приносится течением или ветром в форме мертвых остатков. Его называют *аллохтонным*. Относительное значение двух источников автохтонного и одного источника аллохтонного органического вещества в водной системе зависит от размеров водоема и типа наземного сообщества, поставляющего в него органические осадки.

Обитатели небольшого лесного ручья получают почти всю свою энергию из опада окружающей его растительности (рис. 17.3). Создаваемое деревьями затенение почти полностью подавляет рост фитопланктона и водных макрофитов. По мере расширения русла (ниже по течению) тень затрагивает только



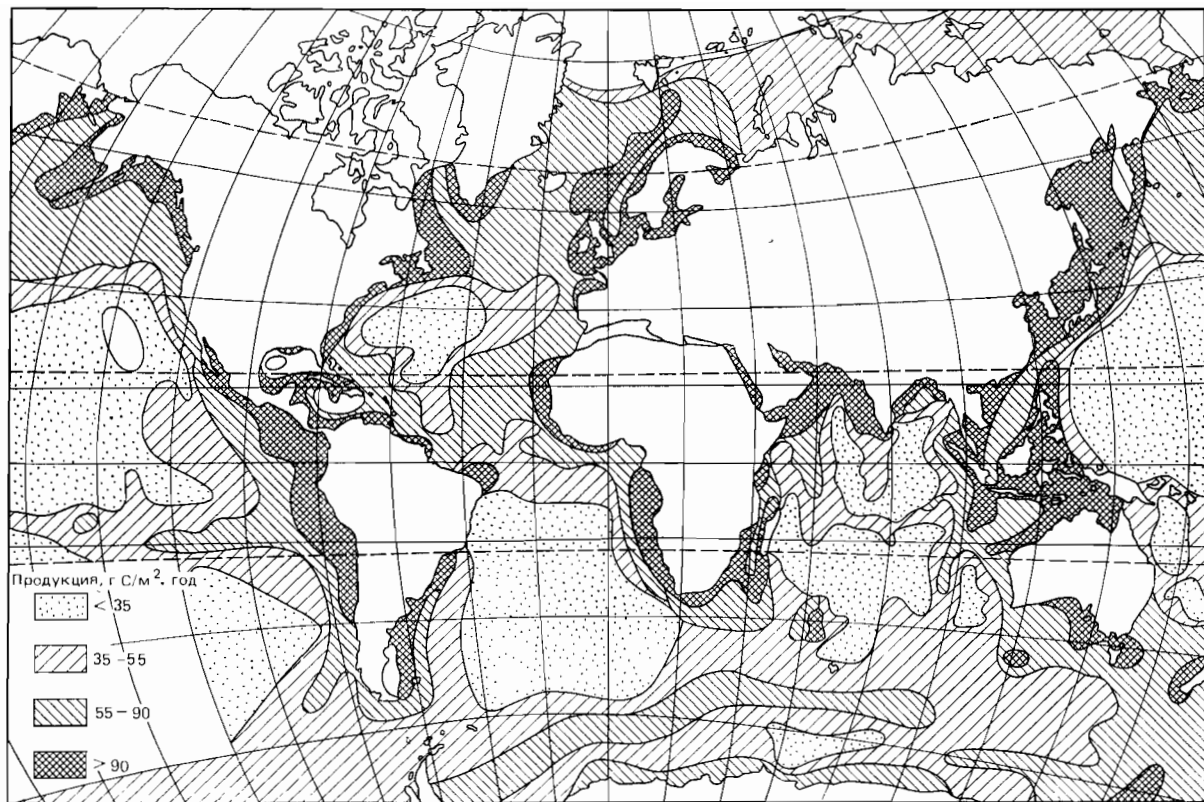


Рис. 17.1. Вверху: пространственное распределение чистой первичной продукции суши (по Reiche, 1970). Внизу: распределение чистой первичной продукции в Мировом океане (Koblentz-Mishke et al., 1970)

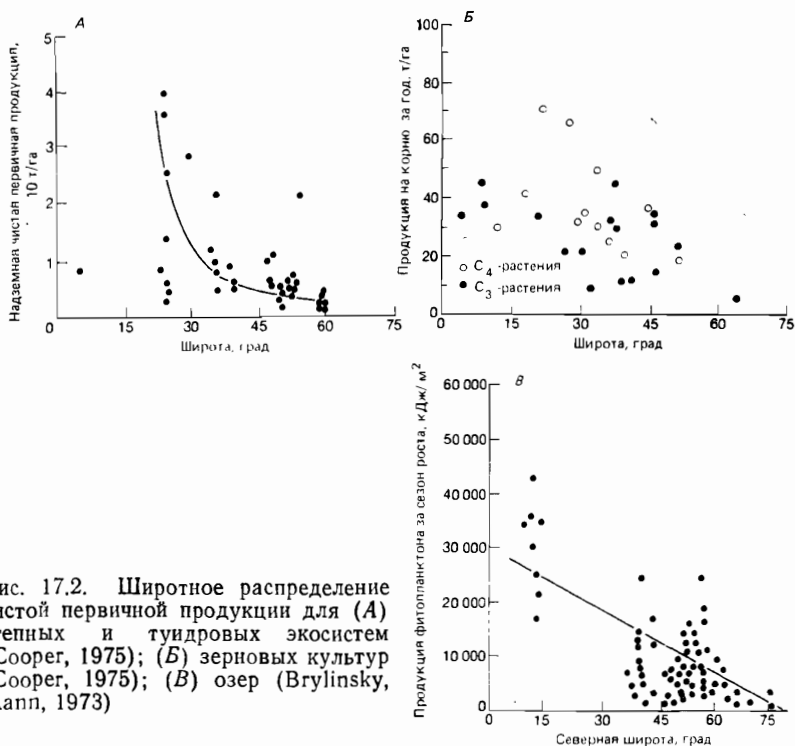


Рис. 17.2. Широтное распределение чистой первичной продукции для (А) степных и тундровых экосистем (Соовер, 1975); (Б) зерновых культур (Соовер, 1975); (Б') озер (Brylinsky, Манн, 1973)

прибрежную зону, и автохтонная первичная продукция растет. Еще ниже по течению заглубление русла значительно снижает относительный вклад в нее прикрепленных макрофитов, а роль микроскопического фитопланктона повышается.

При переходе от небольших мелководных озер к крупным глубоким прослеживается ряд черт, присущих обсуждаемому речному континууму (рис. 17.4). Сообщество небольшого озера, вероятно, черпает значительную часть энергии из наземных источников, поскольку площадь его периферии, куда поступает опад наземных растений, относительно велика. Такие водоемы обычно мелководны, так что у прибрежных макрофитов здесь продукция выше, чем у фитопланктона. В противоположность этому в крупном глубоком озере лишь небольшая часть всего органического вещества поступает со стороны (незначительная площадь периферии по сравнению с общей площадью водоема), причем относительный вклад приуроченных к мелководным окраинам макрофитов также бывает низок. В этом случае почти все поступление органического вещества в сообщество может обеспечиваться фотосинтезом фитопланктона.

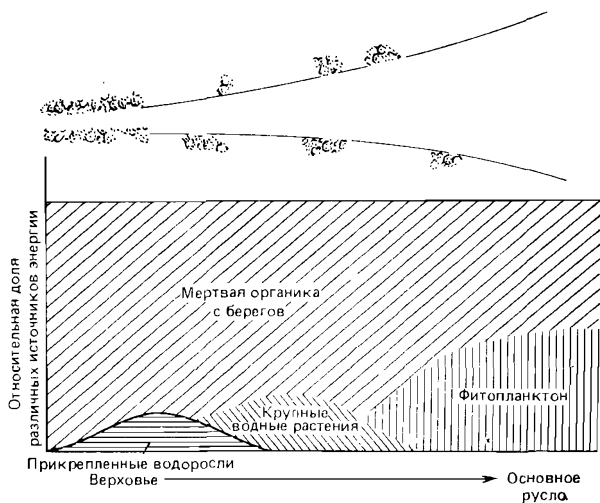


Рис. 17.3. Изменение энергетической базы сообществ по течению реки

В известном смысле открытый океан можно считать самым крупным и самым глубоководным «озером». Занос сюда вещества из наземных сообществ пренебрежимо мал, а большая глубина препятствует фотосинтезу на неосвещенном дне. В этом случае источником органического вещества практически будет только фитопланктон.

Эстуарии часто являются высокопродуктивными системами. Однако основные пути поступления в них энергии различны. В крупных эстуариях с ограниченным водообменом с открытым океаном и небольшими по площади в сравнении с поверхностью воды периферическими маршами преобладает продукция фитопланктона. И наоборот, в некоторых широко открытых в океан эстуариях на первый план выходят макрофиты.

Наконец, сообщества континентального шельфа часть своей энергии черпают из наземных источников (в частности, через эстуарии). Приуроченность этих экосистем к небольшим глубинам часто обеспечивает значительную продукцию литоральных макрофитов. В самом деле, наибольшая продукция на планете характерна для некоторых зарослей шельфовых макрофитов и рифов (табл. 17.1).

17.2.2. Различия в отношении продукция/биомасса

Отношение продукция/биомасса очень низко в лесах и очень высоко в водных сообществах.— Это отношение имеет тенденцию снижаться в ходе сукцессии.— Связаны ли изменения этого отношения со способом определения биомассы?

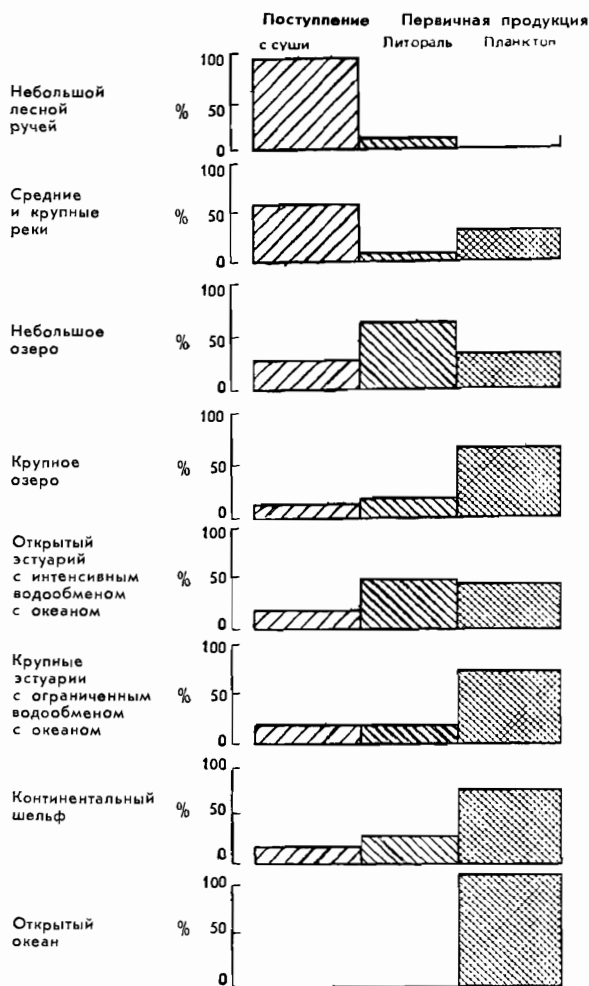


Рис. 17.4. Изменение доли поступления органического вещества с суши, а также доли первичной продукции литорали и планктона в различных водных сообществах

Производство в сообществе можно считать производимой биомассы (прибылью на капитал). С другой стороны, сама биомасса сохраняется благодаря продукции (капитал, возобновляемый за счет прибыли). На рис. 17.5 представлены графики, построенные для разных типов сообществ по средним значениям их продукции (P) и биомассы (B) из табл. 17.1 Отчетливо видно, что в водных экосистемах ЧПП на единицу биомассы выше, чем в нелесных наземных, а в тех в свою очередь — выше, чем в лес-

Таблица 17.1. Годовая чистая первичная продукция и биомасса для различных сообществ земного шара (по Whittaker, 1975)

Тип экосистемы	Площадь, млн. км ²	Чистая первичная продукция на единицу площади, г/м ² , или т/км ²		Чистая первичная продукция на всем земном шаре, млрд. т	Биомасса на единицу площади, кг/м ²		Биомасса на всем земном шаре, млрд. т
		Нормальный диапазон	Среднее		Нормальный диапазон	Среднее	
Дождевой тропический лес	17,0	1000—3500	2200	37,4	6—80	45	765
Сезонный тропический лес	7,5	1000—2500	1600	12,0	6—60	35	260
Вечнозеленый умеренный лес	5,0	600—2500	1300	6,5	6—20 ⁰	35	175
Листопадный умеренный лес	7,0	600—2500	1200	8,4	6—60	30	210
Тайга	12,0	400—2000	800	9,6	6—40	20	240
Редколесье и скраб	8,5	250—1200	700	6,0	2—20	6	50
Саванна	15,0	200—2000	900	13,5	0,2—15	4	60
Степь	9,0	200—1500	600	5,4	0,2—5	1,6	14
Тундра и альпийские ковры	8,0	10—400	140	1,1	0,1—3	0,6	5
Пустынный и полупустынный кустарник	18,0	10—250	90	1,6	0,1—4	0,7	13
Бесплодные скалистые, песчаные и ледяные пустыни	24,0	0—10	3	0,07	0—0,2	0,02	0,5
Возделываемые земли	14,0	100—3500	650	9,1	0,4—12	1	14
Болота	2,0	800—3500	2000	4,0	3—50	15	30
Озера и реки	2,0	100—1500	250	0,5	0—0,1	0,02	0,05
Суммарно для суши	149		773	115		12,3	1837
Открытый океан	332,0	2—400	125	41,5	0—0,005	0,003	1,0
Зоны апвеллинга	0,4	400—1000	500	0,2	0,005—0,1	0,02	0,008
Континентальный шельф	26,6	200—600	360	9,6	0,001—0,04	0,01	0,27
Заросли водорослей и рифы	0,6	500—4000	2500	1,6	0,04—4	2	1,2
Эстуарии	1,4	200—3500	1500	2,1	0,01—6	1	1,4
Суммарно для морской среды	361		152	55,0		0,01	3,9
Суммарно для всего земного шара	510		333	170		3,6	1841

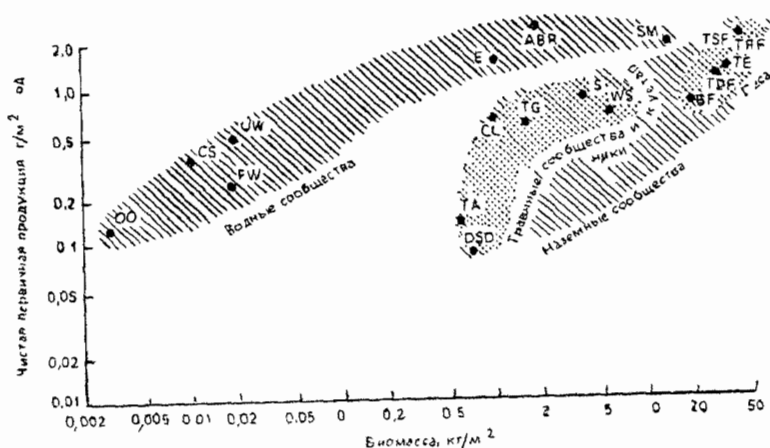


Рис. 17.5. Зависимость между средней чистой первичной продукцией и средней биомассой для типов сообществ из табл. 17.1: OO — открытый океан; CS — континентальный шельф; UW — зона апвеллинга; ABR — заросли водорослей и рифы; E — эстуарии; FW — пресноводные озера и реки; SM — болота; TRF — дождевой тропический лес; TSF — сезонный тропический лес; TEF — вечнозеленый умеренный лес; TDF — листопадный умеренный лес; BF — тайга; WS — редколесье и скраб; S — саванна; TG — степь; TA — тундра и альпийские ковры; DSD — пустыни и полупустыни; CL — возделываемые земли

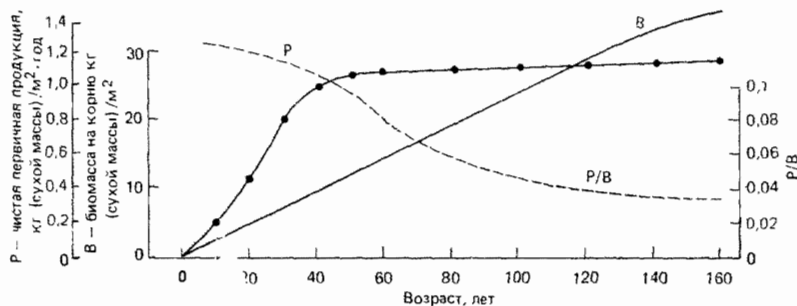


Рис. 17.6. Годовая надземная чистая первичная продукция (P); биомасса (B) и отношение P/B в ходе восстановления леса после пожара на о. Лонг-Айленд, шт. Нью-Йорк. Продукция быстро возрастала по мере смены травяных и кустарниковых ценозов до стабильной величины, составляющей примерно $1,05 \text{ кг/м}^2 \cdot \text{год}$ у лесного сообщества, появившегося через 40—50 лет после начала сукцессии. Биомасса еще продолжала расти, и можно было бы ожидать, что в спелой дубраве примерно через 200 лет после нарушения она достигнет примерно 40 кг/м^2 . Отношение P/B падает с более 0,1 через 10—20 лет после пожара до 0,03 через 160 лет (данные Whittaker, Woodwell, 1968, 1969)

ных. Так, отношения P/B (т. е. количество килограммов, продуцируемое за год на 1 кг биомассы) для лесов составляет в среднем 0,042; для других наземных сообществ — 0,29, а для водных — 17. Основная причина такой разницы почти наверняка в том, что значительная доля лесной биомассы мертва (и была таковой на протяжении длительного времени), а существенная часть живой ткани растений в фотосинтезе не участвует. В степях и зарослях кустарников доля живой фотосинтезирующей биомассы выше. В водных сообществах, в частности там, где основной продуцент фитопланктон, не имеющий опорной ткани, мертвые клетки не накапливаются (обычно они выедаются живыми), и выход фотосинтеза из расчета на килограмм биомассы в самом деле очень велик. Другой фактор, способствующий высокому отношению P/B в фитопланктонных сообществах, — быстрое обновление биомассы. Годовая ЧПП, представленная на рисунке, фактически создается сменяющимися друг друга перекрывающимися генерациями фитопланктона, в то время как его биомасса оценивает лишь средний «урожай на корню» клеток, присутствующих в отдельный момент времени.

Основная особенность автогенных сукцессий (разд. 16.4.3) в том, что пионерными видами являются быстро растущие травы с относительно небольшим количеством опорной ткани. Таким образом, на ранних стадиях сукцессии отношение P/B высокое. Однако позднее доминирующими становятся, как правило, виды с медленным ростом, но в конце концов достигающие крупного размера и монополизующие свет и пространство. У них много как мертвой, так и живой нефотосинтезирующей ткани, т. е. отношение P/B становится низким. Эта закономерность отражена на рис. 17.6.

На связь между продукцией и биомассой можно взглянуть и по-иному. Следует сказать, что последняя, как мы ее определяем, — абсолютно нереалистическая мера оценки биологической активности. Можно ли, например, рассматривать мертвую древесину и кору так, словно они непосредственно определяют скорость создания деревом нового сухого вещества (или накопления энергии)? Почти все различия в продуктивности сообществ разных типов вытекают именно из этой некорректности. Может быть, было бы гораздо точнее определять биомассу как массу только живой ткани (если бы удалось найти метод оценить последнюю). Несомненно, значительная часть различий в отношении P/B для разных сообществ тогда исчезла бы, а оставшиеся могли бы оказаться гораздо более информативными. К сожалению, подобных оценок не проводилось.

17.3. Факторы, лимитирующие первичную продукцию

17.3.1. Наземные сообщества

Наземные сообщества неэффективно используют солнечную радиацию.— Продуктивность иногда лимитируется недостатком ФАР.— Решающую роль часто играет недостаток воды.— Температура бывает слишком низкой для быстрого образования сухого вещества.— Взаимодействие температуры и осадков.— Продуктивность и структура полога.— ЧПП возрастает с увеличением вегетационного периода.— ЧПП бывает низкой из-за недостатка необходимого минерального ресурса.

Солнечный свет, двуокись углерода, вода и минеральные соли — ресурсы, требующиеся для создания первичной продукции на суше. В то же время на скорость фотосинтеза большое влияние оказывает температура. Обычно в атмосфере содержится около 0,03% CO_2 . Хотя вблизи растений эта концентрация меняется, она обычно не играет заметной роли в лимитировании продуктивности на суше. С другой стороны, качество и количество света, наличие воды и биогенных элементов, а также температура — сильно изменчивые факторы, способные лимитировать первичную продукцию. Рассмотрим каждый из них подробнее.

В зависимости от местности на каждый квадратный метр земной поверхности ежеминутно падает от 0 до 5 Дж солнечной энергии. Если бы вся она фотосинтетически превращалась в биомассу (т. е. если бы к. п. д. фотосинтеза составлял 100%), растительного материала создавалось бы на порядок или два выше, чем в настоящее время. Однако значительная доля этой солнечной энергии растениям недоступна. В частности, по спектральному составу только около 44% падающего коротковолнового света пригодно для фотосинтеза. Однако даже с учетом этого продукция будет гораздо ниже возможного максимума (см. также гл. 3). На рис. 17.7 в логарифмической шкале представлена чистая эффективность фотосинтеза (процент перехода падающей фотосинтетически активной радиации, ФАР, в чистую первичную продукцию надземных частей растений). Эти данные получены в рамках МБП в США для семи хвойных, семи листопадных лесов и восьми сообществ пустыни. Наиболее высокая эффективность отмечена в хвойных лесах, но и там она составила только 1—3%. Листопадные леса способны превращать в биомассу 0,5—1% ФАР, а пустыни, несмотря на более высокую освещенность, — лишь 0,01—0,02%. Максимальная эффективность фотосинтеза зерновых культур при идеальных условиях — 3—10% (табл. 17.2).

Однако такой низкий к. п. д. еще не означает, что свет не лимитирует продукции сообщества. Встает вопрос, возрастает ли она с увеличением интенсивности радиации? Информация, пред-

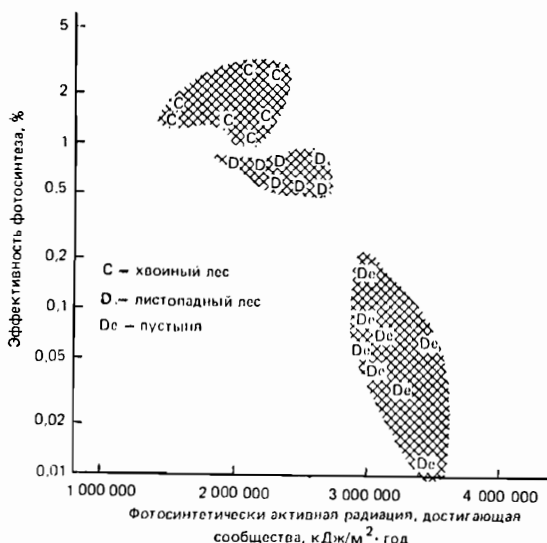


Рис. 17.7. Эффективность фотосинтеза (процент превращения поступающей фотосинтетически активной радиации в надземную чистую первичную продукцию) для трех групп наземных сообществ в США (данные из Webb et al., 1983)

ставленная в гл. 3, показывает, что на протяжении части светового дня освещенность в пологе ниже оптимальной для фотосинтеза. Более того, даже при максимальной освещенности нижние листья большинства крон все же относительно затенены и почти наверняка способны фотосинтезировать более интенсивно. Для C_4 -растений (см. рис. 3.3) точка светового насыщения, видимо, никогда не достигается, следовательно, не исключено, что даже при самом ярком естественном освещении продукция действительно лимитирована недостатком фотосинтетически активной радиации. Однако, несомненно, доступный свет будет использоваться эффективнее при хорошей обеспеченности и другими ресурсами. Свидетельство этому — гораздо более высокая продукция сельскохозяйственных культур по сравнению с природными сообществами.

На рис. 17.8, А показана общая зависимость между надземной чистой первичной продукцией лесов планеты и количеством выпадающих осадков. Вода — незаменимый ресурс и как составная часть клетки, и как участник фотосинтеза. Значительное ее количество расходуется при транспирации, особенно из-за необходимости значительное время держать устья открытыми для получения CO_2 . Неудивительно, что продуктивность региона очень тесно связана с количеством выпадающих осадков. В за-

Таблица 17.2. Максимальные кратковременные скорости роста и эффективности фотосинтеза у различных культур на земном шаре, выраженные на единицу площади суши (Соорег, 1975; в этой работе приведены источники данных)

		Скорость роста, г/м ² ·день	Суммарная радиация, Дж/см ² ·день	Преобразова- ние световой энергии (ФАР), %
1. Умеренные широты				
<i>С₃-виды</i>				
Овсяница тростниковид- ная (<i>Festuca arundi- nacea</i>)	Англия	43	2201	7,8
Ежа сборная (<i>Dactylis glomerata</i>)	Англия	40	2201	7,3
Плевел многолетний (<i>Lo- lium perenne</i>)	Англия	28	1983	5,6
	Голландия	20	1880	4,2
Клевер луговой (<i>Trifoli- um pratense</i>)	Новая Зе- ландия	19	2130	3,5
	Новая Зе- ландия	23	2010	4,3
Картофель (<i>Solanum tu- berosa</i>)	Голландия	23	1670	5,4
Свекла сахарная (<i>Beta vulgaris</i>)	Англия	31	1230	9,5
	Голландия	21	1460	5,6
Капуста листовая (<i>Bras- sica oleracea</i>)	Англия	21	1598	4,9
	Новая Зе- ландия	16	2130	2,9
Ячмень обыкновенный (<i>Hordeum vulgare</i>)	Англия	23	2025	4,0
	Голландия	18	1880	3,7
Пшеница мягкая (<i>Triti- cum vulgare</i>)	Голландия	18	1880	3,7
Рис (<i>Oryza sativa</i>)	Япония	36	—	7,1
Соя (<i>Glycine max</i>)	Япония	27	—	9,8
Горох огородный (<i>Pisum sativum</i>)	Голландия	20	1880	4,2
<i>С₄-виды</i>				
Кукуруза (<i>Zea mays</i>)	Англия	24	1250	7,6
	Голландия	17	1460	4,6
	Новая Зе- ландия	29	1880	6,1
	Япония	52	—	10,2
	шт. Нью- Йорк, США	52	2090	9,8
	шт. Кентук- ки, США	40	2090	7,6
2. Субтропики				
<i>С₃-виды</i>				
Люцерна посевная (<i>Medi- cago sativa</i>)	шт. Кали- форния, США	23	2850	3,2

Продолжение

		Скорость роста, г/м ² ·день	Суммарная радиация, Дж/см ² ·день	Преобразо- вание свето- вой энергии (ФАР), %
Картофель	шт. Кали- форния, США	37	2850	5,1
Хлопок (<i>Gossypium hir- sutum</i>)	шт. Джорд- жия, США	27	2300	4,6
Рис	Южная Австралия	23	2720	3,0
<i>C₄-виды</i>				
Суданка (<i>Sorghum sp.</i>)	шт. Кали- форния, США	51	2887	6,7
Кукуруза	шт. Кали- форния, США	52	3079	6,4
	шт. Джорд- жия, США	38	2694	5,6
3. Тропики				
<i>C₃-виды</i>				
Маниок съедобный (<i>Ma- nihot esculenta</i>)	Сьерра-Лео- не	15	1590	3,7
	Танзания	17	1800	3,7
	Малайзия	18	1670	4,5
Гвинейская масличная пальма (<i>Elaeis guineen- sis</i>)	Малайзия	11	1590	3,3
Рис	Филиппины	27	1670	6,4
<i>C₄-виды</i>				
<i>Pennisetum typhoides</i>	Северные территории, Австралия	54	2134	9,5
<i>Pennisetum purpureum</i>	Сальвадор	39	1674	9,3
Сахарный тростник (<i>Sac- charinum sp.</i>)	Гавайи	37	1678	8,4
Кукуруза	Таиланд	31	2090	5,9

сушливых областях ЧПП зависит от него почти линейно. Однако в более влажном лесном климате эта кривая рано или поздно выходит на плато.

Между надземной ЧПП и среднегодовыми температурами наблюдается отчетливая, но сложная зависимость (рис. 17.8, Б). Повышение температуры увеличивает скорость валового фотосинтеза, но зависимость эта нелинейная с постепенным выходом на плато. Дыхание же усиливается с ростом температуры почти экспоненциально. В итоге чистый (наблюдаемый) фотосинтез максимален при гораздо более низкой температуре, чем валовой

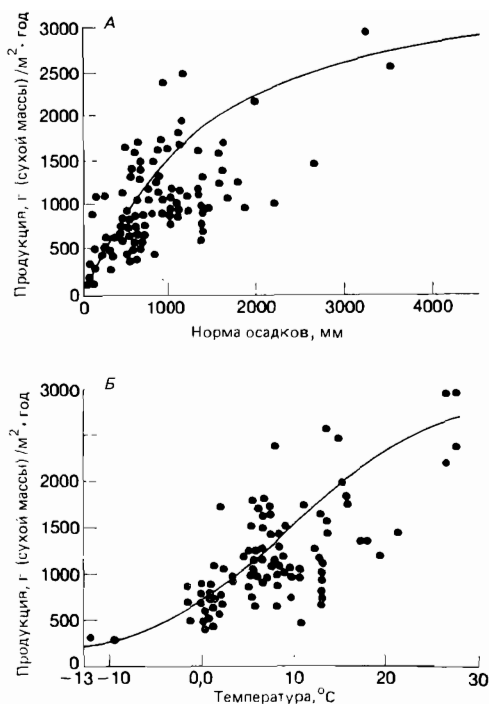


Рис. 17.8. Зависимость чистой первичной продукции в лесу от (А) годовой нормы осадков, (Б) температуры (Reichle, 1981)

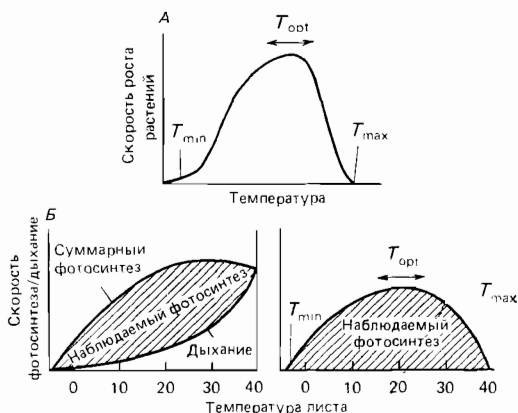


Рис. 17.9. Схемы реакций растительности на температуру. А. Обобщенный график скорости роста в зависимости от температуры с тремя критическими участками: минимальной (T_{min}) и максимальной (T_{max}) температурами и оптимальным диапазоном температур (T_{opt}). Б. Влияние температуры на суммарный фотосинтез, дыхание и наблюдаемый фотосинтез у типичного растения (Fitter, Hay, 1981, из Pisek et al., 1973)

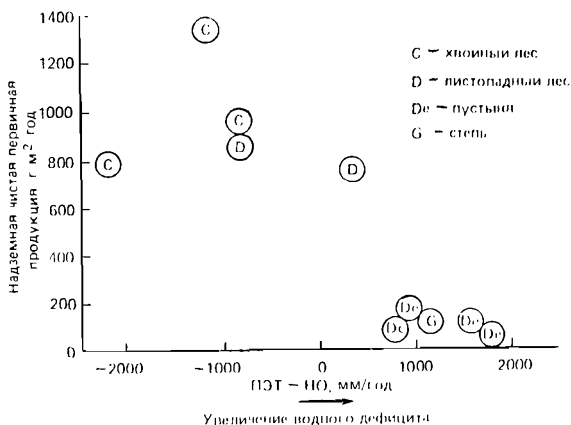


Рис. 17.10. Зависимость между надземной чистой первичной продукцией и индексом дефицита воды (потенциальная эвапотранспирация, ПЭТ, минус норма осадков, НО) для некоторых сообществ Северной Америки (данные из Webb et al., 1983)

(рис. 17.9). Повышение температуры усиливает и транспирацию, увеличивая тем самым опасность водного дефицита.

Для ряда участков с рис. 17.7, а также для участка степи имеются данные по годовому количеству выпадающих осадков. Кроме того, была рассчитана *потенциальная эвапотранспирация*, показатель теоретически максимальной скорости отдачи воды в атмосферу при господствующих условиях освещенности, средних значениях дефицита упругости пара, скорости ветра и температуры. Разница между потенциальной эвапотранспирацией и количеством осадков позволяет грубо оценить для каждого участка, насколько потери воды на транспирацию активно растущих растений могли бы превысить ее количество, доступное для их роста. На рис. 17.10 представлена зависимость между этой разностью и надземной ЧПП. Ясно, что одна из характерных черт некоторых низкопродуктивных экосистем — засушливый климат.

Недостаток воды оказывает прямое воздействие на рост растений и приводит к разреживанию их сообществ. Такая растительность улавливает меньше солнечной радиации (значительная ее часть попадает на голую землю). Именно ее потери, а не сниженная скорость фотосинтеза, видимо, основная причина низкой продуктивности фитоценозов многих аридных местообитаний. К этому выводу приводит сравнение продукции, приходящейся на единицу биомассы листьев, а не площади поверхности земли. Хвойный лес при таком расчете продуцирует ежегодно 1,64 г/г; листопадный — 2,22 г/г; степь — 1,21 г/г, а пустыня — 2,33 г/г.

Индекс листовой поверхности (ИЛП) — отношение площади поверхности листьев к площади поверхности земли, над которой

Таблица 17.3. Модельные расчеты, иллюстрирующие влияние строения кроны на первичную продукцию, г/м²·день (Dunkan et al., 1967)

Распределение наклона листьев	Распределение листовой площади		
	А	В	С
а	36,2	37,3	38,8
б	33,8	34,0	34,2
с	32,2	31,8	31,6

У рассматриваемой кроны суммарный ИЛП (4,0) распределен по 10 слоям. В случае А он равномерно меняется от 0,2 в верхнем слое до 0,6 в нижнем; в случае С — наоборот. В случае В ИЛП всех слоев одинаков. При наклоне типа а в верхнем слое листья расположены вертикально к поверхности земли, а в нижнем — горизонтально; б — все листья под углом 45°; с — верхние листья расположены горизонтально, нижние — вертикально.

они находятся. У пустынной растительности ИЛП ниже, чем для леса. В приведенном выше примере разница в продукции в значительной степени связана именно с этим. В целом по мере увеличения густоты полога можно ожидать, что повышение ИЛП будет увеличивать продукцию. Однако в конце концов из-за затенения (см. гл. 3) нижние листья перестанут получать достаточно света для того, чтобы фотосинтез смог компенсировать потери энергии на дыхание. Дальнейшее повышение ИЛП ведет к снижению продукции.

ИЛП — не единственный структурный параметр, связанный с продукцией полога. Два других важных показателя — угол наклона листьев и распределение их густоты по объему кроны (см. гл. 3). Значение этих особенностей показано в табл. 17.3 для девяти гипотетических крон разного строения. При высокой освещенности продуктивность выше у кроны с большим наклоном верхушечных листьев. При этом меньшее поглощение света не снижает скорости фотосинтеза, в то время как листьям нижних ярусов света достается больше. Высокая продуктивность связана также с концентрацией листьев в верхней части кроны (за исключением случая горизонтального расположения верхушечных листьев).

Продукция сообщества обеспечивается периодом наличия на растениях активно фотосинтезирующей листвы. Для листопадных деревьев он ограничен. Вечнозеленые растения листвы не сбрасывают, но могут в некоторые сезоны фотосинтезировать крайне слабо, или же терять на дыхание больше, чем дает фотосинтез. Широтная закономерность в продукции лесов, отмеченная ранее (рис. 17.2), в значительной степени — результат различий в количестве дней активного фотосинтеза. На рис. 17.11 представле-

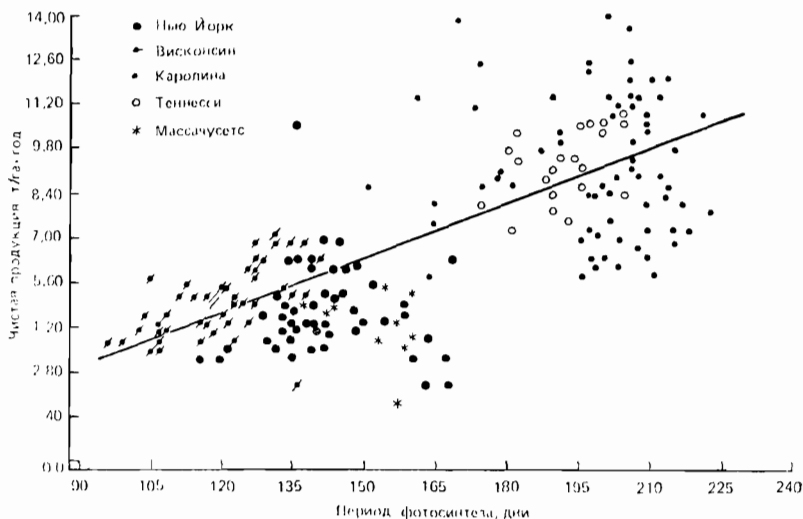


Рис. 17.11. Зависимость между чистой первичной продукцией листопадных лесов Северной Америки и длительностью вегетационного периода (Leith, 1975)

ны результаты некоторых исследований в рамках МБП. По трансекту от шт. Висконсин и Нью-Йорк на севере до шт. Теннесси и Каролина на юге прослежена зависимость продукции листопадных лесов США от продолжительности фотосинтетического периода.

Контраст между продукциями леса из бука (*Fagus sylvatica*) и ели (*Picea abies*) демонстрирует табл. 17.4. Эти леса расположены в километре один от другого в очень сходных абиотических условиях. Листья бука фотосинтезируют (в пересчете на грамм сухой массы) интенсивнее, чем годовая еловая хвоя, даже при затенении, т. е. находясь в глубине кроны. Кроме того, бук ежегодно «вкладывает» в листья гораздо больше биомассы. Однако эти преимущественно легко перевешиваются гораздо более продолжительным вегетационным периодом ели (соответственно 176 и 260 суток в году).

Если в наземном сообществе почва отсутствует или недостаточно богата необходимыми растениям минеральными солями, не имеет никакого значения, насколько ярко светит солнце, как часто идут дожди, устойчива ли температура. Продукция все равно будет низкой. Геологические условия, определяющие крутизну и экспозицию склона, также влияют на характер развития почвы, оказывая значительное, хотя и не определяющее воздействие на содержание в ней минеральных веществ. По этой причине в однородных климатических условиях возникает мозаика сообществ

Таблица 17.4. Характерные черты типичных представителей двух древесных пород, произрастающих в 1 км друг от друга на плато Золлинг в ФРГ (Schulze, 1970; Schulze et al., 1977a, 1977b)

	Бук	Ель европейская
Возраст	100 лет	89 лет
Высота	27 м	25,6 м
Форма листа	Широкая	Хвоя
Годовая продукция листьев	Выше	Ниже
Интенсивность фотосинтеза на единицу сухой массы листьев	Выше	Ниже
Продолжительность вегетационного периода	176 дней	260 дней
Первичная продукция, С/га·год	8,6	14,9

различной продуктивности. Однако из всех почвенных биогенных элементов наиболее существенно влияют на нее соединения азота. Их происхождение частично или в основном биологическое (результат фиксации азота микроорганизмами), а не геологическое. Вероятно, нет ни одной сельскохозяйственной культуры, которая не отреагировала бы на азотное удобрение повышением первичной продукции. Это, по-видимому, справедливо и для естественной растительности. Внесение азотных удобрений в почву леса почти всегда стимулирует его рост (Spurr, Barnes, 1973).

Из-за недостатка других элементов продукция сообщества также может быть гораздо ниже теоретически возможного уровня. Классический пример — дефицит фосфора и цинка в Южной Австралии, где рост эксплуатируемого леса сосны замечательной (*Pinus radiata*) стал возможным только при искусственном внесении в почву этих биогенов.

17.3.2. Выводы о факторах, лимитирующих продукцию на суше

Основной фактор, лимитирующий продукцию сообществ, — количество получаемой ими солнечной радиации. Без света фотосинтез не идет.

Во всех сообществах падающая радиация используется неэффективно. Причинами этого могут быть: (а) недостаток воды, ограничивающий скорость фотосинтеза; (б) нехватка необходимых минеральных солей, замедляющая скорость образования фотосинтезирующей ткани и снижающая эффективность фотосинтеза; (в) летальная или слишком низкая для роста температура; (г) недостаточное развитие почвы; (д) падение значительной части радиации на голую землю из-за недостаточной сомкнутости полога (это может происходить из-за сезонности появления и опадения листьев, ее объедания фитофагами или уничтожения

вредителями и болезнями); (е) низкая эффективность фотосинтеза в листьях (даже при идеальных условиях в наиболее продуктивных сельскохозяйственных системах она редко бывает выше 10% ФАР). Неодинаковая первичная продукция растений на планете зависит главным образом от факторов (а)—(д) и относительно мало от генетически заложенных межвидовых различий в эффективности фотосинтеза.

В течение года продукция сообщества, по-видимому, обычно лимитируется чередованием факторов (а)—(д). В степи, например, она может быть гораздо ниже теоретического максимума из-за слишком холодных и пасмурных зим, слишком сухих летних периодов, слишком низкой скорости мобилизации азота. К тому же травоядные животные могут временами настолько снижать биомассу, что большая часть солнечной радиации попадет на голую землю.

17.3.3. Первичная продукция водных сообществ

Эстуарии и апвеллинговые зоны снабжают морские экосистемы большим количеством биогенов.— Продукция фитопланктона зависит от глубины и времени года.

Факторы, чаще всего лимитирующие первичную продукцию в водной среде,— биогенные элементы, свет и интенсивность выедания. Среди первых важнейшую роль играют азот (обычно в форме нитрата) и фосфор (фосфат). В местах, где по той или иной причине концентрации биогенных элементов необычно высоки, существуют высокопродуктивные водные сообщества.

В озера биогенные элементы поступают при выветривании горных пород и эрозии почв в водосборных бассейнах, с дождем и в результате деятельности человека (удобрения и сточные воды). Озера очень сильно различаются по концентрации в них различных элементов. Данные, собранные в рамках МБП по всему миру, показывают, что особенно сильное лимитирующее влияние на продукцию оказывает содержание в воде фосфора (рис. 17.12). Выше уже отмечалась отрицательная корреляция между первичной продукцией озера и широтой местности (рис. 17.2, В). Частично это должно быть результатом усиления освещенности и удлинения вегетационного периода. В низких широтах из-за более высокой скорости минерализации может быть выше и концентрация в озерах биогенных элементов. Не исключено, что тропическая дождевая вода богаче соединениями фосфора (Schindler, 1978).

В океанах локальные высокие уровни первичной продукции связаны с двумя источниками поступления большого количества биогенных элементов. Во-первых, они могут непрерывно выноситься в прибрежную шельфовую зону из эстуариев (рис. 17.13).

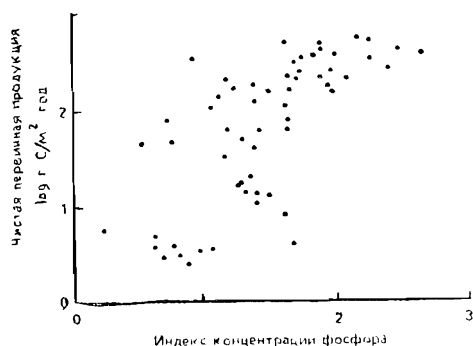


Рис. 17.12. Зависимость между чистой первичной продукцией фитопланктона в озерах всего земного шара и устойчивой концентрацией в воде фосфора (Schindler, 1978)

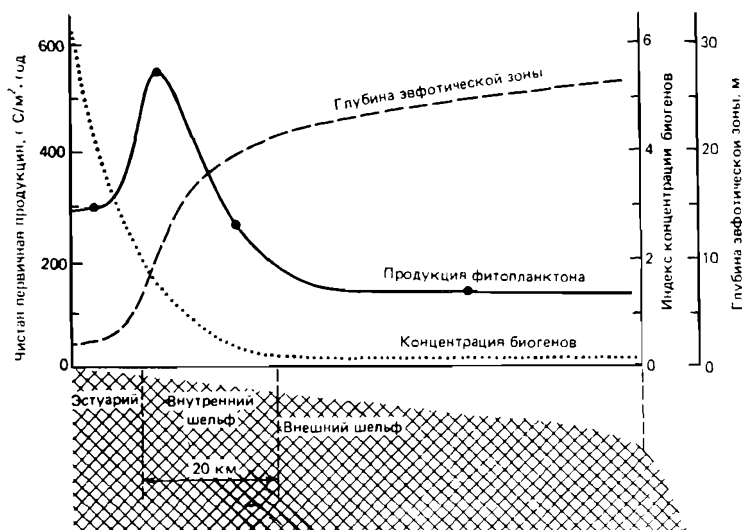


Рис. 17.13. Изменение чистой первичной продукции фитопланктона, концентрации биогенных элементов и глубины эвфотической зоны на трансекте от побережья шт. Джорджия (США) до конца континентального шельфа (Haines, 1979)

Особенно высокая продукция на внутреннем шельфе объясняется как высокой концентрацией этих элементов, так и относительно высокой прозрачностью воды, обеспечивающей значительную толщину слоя, в котором величина чистого фотосинтеза положительна (эвфотическая зона). Ближе к берегу концентрация био-

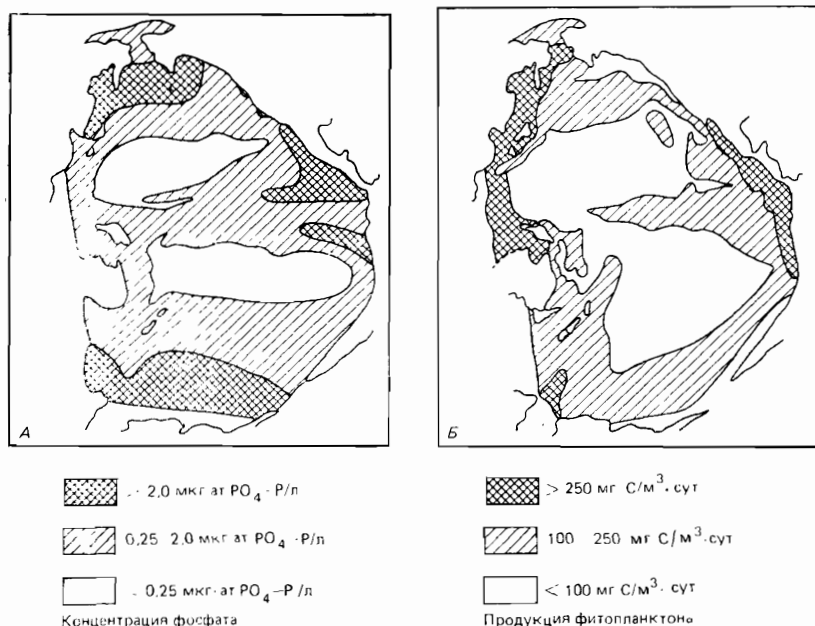


Рис. 17.14. Общая корреляция между (А) распределением биогенных элементов (в данном случае фосфатов на глубине 100 м) и (Б) продукцией фитопланктона в Тихом океане (Barnes, Huges, 1982)

генных элементов в воде растет, однако сама вода становится мутнее, и продукция падает. Наименее продуктивные зоны располагаются на внешнем шельфе (и в открытом океане). Там, несмотря на прозрачную воду и очень большую глубину эвфотической зоны, концентрации биогенов крайне низки.

Второй источник локально высоких концентраций биогенных элементов — океанические апвеллинги, наблюдающиеся в водах континентального шельфа, в тех местах, где ветры регулярно дуют параллельно берегу или под небольшим углом к нему. В результате поверхностные воды от него отгоняются, а на их место поднимаются придонные, более холодные и богатые элементами минерального питания (накопленными в ходе осаждения частиц). Мощные апвеллинги могут возникать также вблизи подводных хребтов и в районах с очень сильными течениями. В местах выхода этих богатых биогенами вод на поверхность происходит резкое увеличение продукции фитопланктона («планктонное цветение»). Гетеротрофные организмы здесь получают обильную пищу, и в этих районах сосредоточен интенсивный рыбный промысел. На рис. 17.14 показано общее соответствие между кон-

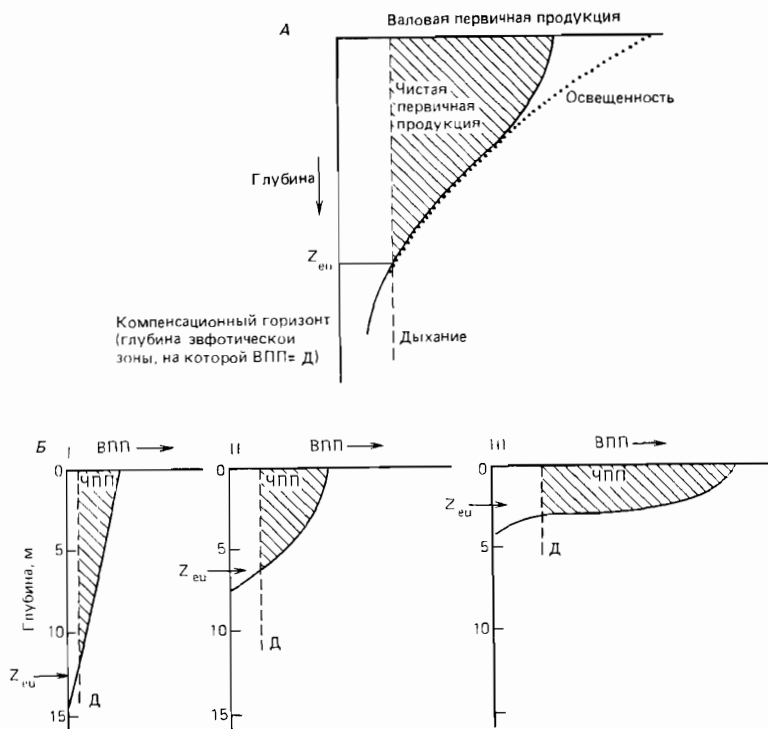


Рис. 17.15. А. Общее изменение с глубиной водоема валовой первичной продукции (ВПП), потерь на дыхание (Д) и чистой первичной продукции (ЧПП). Компенсационный горизонт (глубина эвфотической зоны) расположен на глубине (Z_{eu}), где ВПП уравнивается Д и ЧПП равна нулю. Б. Суммарная ЧПП возрастает с увеличением концентрации биогенных элементов в воде ($III > II > I$). Само повышение трофического статуса водоема приводит к увеличению биомассы фитопланктона и, следовательно, к сокращению глубины эвфотической зоны

центрацией фосфата и продукцией фитопланктона в Тихом океане.

Хотя концентрация лимитирующего биогенного элемента обычно определяет горизонтальную изменчивость продукции водных сообществ, в любом водоеме наблюдается также значительное сокращение продукции по вертикали — результат снижения освещенности. Рис. 17.15, А демонстрирует эту закономерность. Глубина, на которой ВПП фитопланктона уравнивается его тратами на дыхание (Д), называют компенсационным горизонтом. Ближе к поверхности ЧПП (ВПП—Д) положительна. Свет поглощается как молекулами воды, так и растворенным и взвешенным веществом. С глубиной освещенность падает по экспо-

ненте. Вблизи поверхности света избыток, и здесь, особенно в солнечные дни, иногда происходит фотоингибирование фотосинтеза. Это, видимо, в значительной степени обусловлено такой высокой скоростью поглощения радиации пигментами, что ее энергия не может быть использована нормальным путем, а расходуется на деструктивные фотоокислительные реакции.

Чем богаче вода биогенными элементами, тем, вероятно, менее протяженна эвфотическая зона (рис. 17.15, Б). Это не парадокс. В воде с повышенным содержанием биогенов обычно больше фитопланктона, поглощающего свет и затрудняющего его проникновение на глубину. (Это прямая аналогия с затенением, создаваемым лесным пологом, который способен поглотить 98% лучистой энергии, прежде чем та достигнет напочвенной растительности.) Даже в мелководных озерах, если их трофический статус достаточно высок из-за мощного развития фитопланктона, заросли макрофитов на дне не образуются. Рис. 17.15 отражает данные по озерам, однако в целом такие закономерности справедливы и для океанов.

На рис. 17.16 показаны типичные сезонные изменения первичной продукции фитопланктона озер и морей арктических, северных умеренных и тропических широт. В двух первых зонах на протяжении некоторой части года неблагоприятные погодные условия и перемешивание водных масс, особенно в морской среде, непрерывно вынуждают клетки фитопланктона погружаться на такую глубину, где ВПП не компенсирует трат на дыхание. ЧПП в этом случае оказывается нулевой или имеет отрицательную величину. По мере увеличения освещенности, продолжительности светового дня и температуры в течение года, а также снижения ветрового перемешивания происходит заметное повышение продукции фитопланктона. Чем выше широта, тем оно начинается позднее. Новое снижение продукции происходит сначала в арктических водах, затем в умеренных (из-за истощения запаса биогенных элементов или ухудшения погодных условий к концу года). В низких широтах продукция все время остается примерно постоянной.

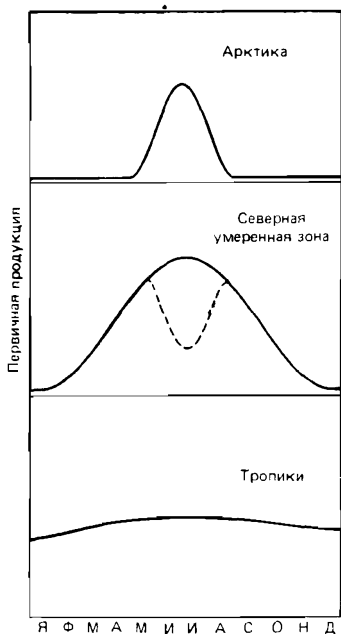


Рис. 17.16. Обобщенные графики сезонных изменений чистой первичной продукции фитопланктона на разных широтах

В ряде озер и морей умеренных широт иногда за сезон отмечаются два пика биомассы. Этому может быть два объяснения. Во-первых, не исключено, что сама первичная продукция имеет в году два максимума (рис. 17.16, пунктир). Биогенные элементы, становясь летом лимитирующим фактором, осенью при основательном перемешивании стратифицированных по температуре вод поднимаются к поверхности с глубинными водами. Это может дать второй пик продукции фитопланктона, поскольку физические условия все еще остаются благоприятными. Во-вторых, не исключено, что у фитопланктона в действительности лишь один пик активности, однако очень активное выедание его в летний период зоопланктоном резко снижает в это время биомассу фитопланктона. Осенью, когда интенсивность выедания падает, наблюдается новое повышение продукции фитопланктона. По существу это цикл «хищник—жертва», описанный в гл. 10. В пресных водах важнее, вероятно, истощение запаса биогенных элементов, в то время как для морской среды более существенным фактором в целом считается влияние зоопланктона.

17.4. Круговорот энергии в сообществах

Общая положительная корреляция между первичной и вторичной продукцией. —Большая часть первичной продукции не потребляется консументами.

Вторичная продукция определяется как скорость образования новой биомассы гетеротрофными организмами. В отличие от растений бактерии, грибы и животные не способны синтезировать необходимые им сложные, богатые энергией соединения из простых молекул. Они растут и получают энергию, потребляя растительное вещество либо прямо, либо опосредованно — поедая других гетеротрофов. Растения, первичные продуценты, составляют в сообществе первый трофический уровень. На втором находятся первичные консументы, на третьем — вторичные консументы (хищники) и т. д.

Поскольку вторичная продукция зависит от первичной, следует ожидать положительной корреляции между двумя этими переменными. Рис. 17.17 иллюстрирует эту общую тенденцию для водных и наземных систем. В выборке озер, расположенных в разных частях земного шара, продукция зоопланктона, питающегося в основном фитопланктоном, положительно коррелирует с продукцией последнего. Сходная зависимость наблюдается между продукцией крупных травоядных млекопитающих в ряде национальных парков Африки и продукцией растений в этих саваннных экосистемах.

В обоих случаях вторичная продукция фитофагов примерно на порядок ниже определяющей ее первичной продукции. Это ха-

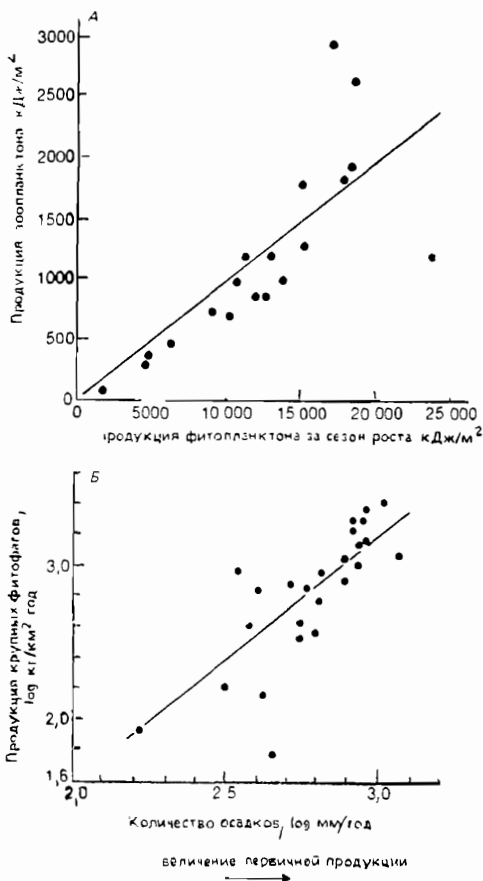


Рис. 17.17. Зависимость между первичной и вторичной производствами (А) в сообществах озерного планктона (Brylinsky, Mann, 1973), (Б) для крупных травоядных млекопитающих в национальных парках Африки, где первичная продукция прямо пропорциональна годовой норме осадков (Coe et al., 1976)

рактерная черта всех консументных систем, т. е. той части трофической структуры сообщества, которая зависит в конечном итоге от потребления биомассы *живых растений*. Результат этого — зависимость в виде пирамиды, широкое основание которой — продукция растений, — поддерживает меньшую продукцию первичных консументов, затем еще более незначительную продукцию вторичных консументов и т. д. Трофическая структура имеет форму пирамиды и в случае выражения каждого из уровней в единицах численности или биомассы. Элтон (Elton, 1927) был первым, кто отметил эту фундаментальную особенность сообществ; позднее его идеи были детально разработаны Линдеманом (Lindemann, 1942). Однако имеется много исключений. В пищевых цепях, основанных на древесной растительности, численность (но не биомасса) травоядных, несомненно, будет выше, чем у растений. В то же время в цепях, основанных на фито-

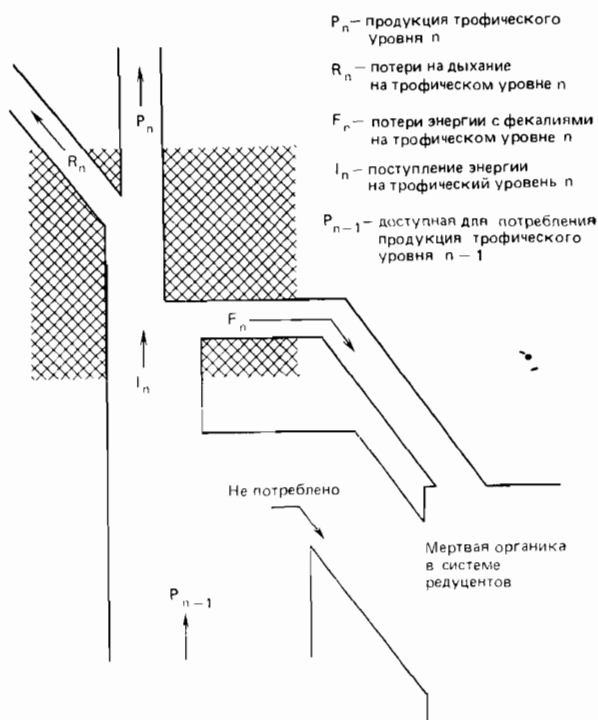


Рис. 17.18. Схема потока энергии в сообществе

планктоне, пирамида биомасс может оказаться перевернутой: высокопродуктивные, но небольшие по биомассе и короткоживущие одноклеточные водоросли будут поддерживать более высокую биомассу дольше живущего зоопланктона.

Продукция фитофагов всегда ниже, чем у растений — их корма. Куда же расходуется оставшаяся энергия? Во-первых, не вся живая растительная биомасса съедается. Значительная ее часть отмирает сама по себе, поддерживая существование редуцентов (бактерий, грибов и животных-детритофагов). Во-вторых, не вся биомасса растений, потребленная фитофагами (и не вся биомасса последних, съеденная хищниками), ассимилируется и переходит в биомассу консумента. Некоторая ее часть теряется с фекалиями и также поступает к редуцентам. В-третьих, не вся ассимилированная энергия превращается в биомассу. Часть ее теряется в виде тепла в процессе дыхания. Это объясняется тем, что ни у одного из процессов преобразования энергии из одной формы в другую к. п. д. не равен 1 (в соответствии со вторым законом термодинамики часть энергии теряется в форме непригод-

ного для использования «хаотического» тепла), а также совершаемой животными работой, которая требует затрат энергии, в результате чего опять же происходит выделение тепла.

На рис. 17.18 представлены все три энергетических пути, присущих каждому трофическому уровню.

17.4.1. Полная модель трофической структуры сообщества

Энергия может проходить через сообщество многими альтернативными путями.— Относительное значение потоков энергии определяется эффективностью потребления, ассимиляции и продуцирования.— Изменчивость эффективности потребления.— Изменчивость эффективности ассимиляции.— Изменчивость эффективности продуцирования.

На рис. 17.19 представлена полная трофическая структура сообщества. Она представляет собой пирамиду продукции консументной системы с добавлением двух дополнительных элементов. Важнейший из них — *система редуцентов*, всегда связанная в сообществах с системой консументов. Далее признается, что на каждом трофическом уровне каждой подсистемы имеются подкомпоненты, функционирующие по-разному. Так, отдельно показаны беспозвоночные и позвоночные, бактерии и эукариоты-детритофаги, занимающие один и тот же трофический уровень и потребляющие мертвое органическое вещество, а также потребители бактерий и детритофагов (хищники в системе редуцентов). На рис. 17.19 изображены возможные пути прохождения по сообществу энергии, фиксированной в чистой первичной продукции.

Эта энергия может быть потреблена и ассимилирована беспозвоночным фитофагом, использующим ее для совершения работы и теряющим с теплом в ходе дыхания. Или же ее потребит какой-нибудь фитофаг из позвоночных, а позднее ассимилирует хищник, который, погибнув, превратится в мертвое органическое вещество. Его энергия может быть ассимилирована гифой гриба, затем потреблена почвенным клещом, использована им для совершения работы и потеряна в виде тепла. На каждой из ступеней потребления энергия может оказаться неассимилированной (тогда она перейдет с фекалиями в мертвое органическое вещество), ассимилированной и израсходованной на дыхание или же использованной на рост тела (или образование потомства). Тело может погибнуть, и энергия сохранится в виде мертвого органического вещества. Живое существо может быть съедено организмом следующего трофического уровня, и перед энергией окажется очередной набор возможных разветвляющихся путей. В конце концов каждый джоуль поглощенной солнечной радиации поки-

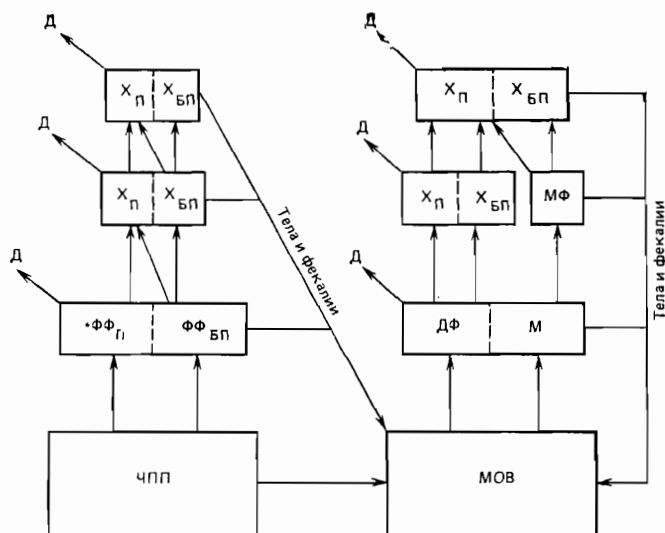


Рис. 17.19. Обобщенная модель трофической структуры и потока энергии для наземного сообщества (Neal, MacLean, 1975): ЧПП — чистая первичная продукция; МОВ — мертвое органическое вещество; ФФ — фитофаги; Х — хищники; ДФ — детритофаги; М — микроорганизмы; МФ — потребители микроорганизмов; П — позвоночные; БП — беспозвоночные; Д — потери на дыхание

дает сообщество на том или ином трофическом уровне с рассеиваемым в процессе дыхания теплом.

Возможные «маршруты» энергии в системах консументов и редуцентов одни и те же, за одним существенным исключением — фекалии и мертвые организмы в первом случае теряются (поступают в систему редуцентов), а во втором — нет (становятся мертвым веществом, лежащим в основании этой системы). Данное различие имеет фундаментальное значение. Энергия, доступная в форме мертвого органического вещества, может быть в итоге полностью использована в процессах метаболизма и рассеяна в виде тепла при дыхании, даже если для этого ей потребуется несколько раз пройти через систему редуцентов. Исключением являются ситуации, когда (1) вещество экспортируется из данного места и используется в другом, как, например, детрит, вымываемый течением; (2) локальные абиотические условия очень неблагоприятны для процесса разложения, в результате чего остаются залежи неполностью метаболизированного высокоэнергетического вещества, в частности нефти, угля, торфа.

Доля чистой первичной продукции, проходящая по каждому из возможных путей, зависит от *эффективностей переноса* энергии на данном пути ее использования и передачи с одного тро-

фического уровня на другой. Для прогнозирования характера движения энергии по сообществу надо знать три различные эффективности переноса — *эффективность потребления* (ЭК)¹, *эффективность ассимиляции* (ЭА) и *эффективность продуцирования* (ЭП).

$$\text{Эффективность потребления, ЭК} = \frac{I_n}{P_{n-1}} \times 100,$$

т. е. ЭК — процент суммарной продукции одного трофического уровня (P_{n-1}), который действительно потребляется («съедается») следующим трофическим уровнем (I_n). Для фитофагов в системе консументов ЭК — часть энергии, производимой в единицу времени в виде чистой первичной продукции, которая поступила в пищеварительный тракт растительноядных. В случае вторичных консументов — это доля продукции фитофагов, проглоченная хищниками. Остальное гибнет само по себе и поступает в цепь редуцентов.

В табл. 17.5 представлены различные эффективности потребления фитофагов. Все они удивительно низки, что, видимо, связано с непривлекательностью значительной части растительного материала из-за высокого содержания в нем структурной опорной ткани. Однако, вероятнее, это результат в целом низких плотностей популяций фитофагов (из-за пресса их естественных врагов). Консументы микроскопических продуцентов достигают более высоких плотностей и выедают больший процент первичной продукции. При рассмотрении табл. 17.5 отметим, что эффективности потребления даны для отдельных групп фитофагов и не обязательно отражают суммарное потребление соответствующего живого корма. Правдоподобные средние значения эффективности потребления составляют для лесов примерно 5%, степей — 25%, сообществ с доминированием фитопланктона — 50%.

Об эффективности потребления у хищников мы знаем гораздо меньше, и любая оценка ее будет приближенной. Хищники-позвоночные способны поглощать 50—100% продукции, если их кормом служат позвоночные, и, возможно, только 5%, если — беспозвоночные. Хищники-беспозвоночные потребляют, вероятно, 25% доступной продукции беспозвоночных. Однако эта величина очень приближительна и не слишком достоверна.

$$\text{Эффективность ассимиляции, ЭА} = \frac{A_n}{I_n} \times 100,$$

это процент энергии пищи, попавшей в пищеварительную систему консумента на некоем трофическом уровне (I_n), всасываемый через стенки этой системы и становящийся доступным для использования в ходе роста или совершения работы (A_n). Осталь-

¹ В сокращении буква «К» от слова «консумент». — *Прим. ред.*

Таблица 17.5. Эффективность потребления у разных групп фитофагов при питании характерной для них пищей (Pimentel et al., 1975, Brylinski, Mann, 1973)

Растение	Консументы	Процент потребляемой продукции
Буки	Беспозвоночные	8,0
Дубы	»	10,6
Клены и буки	»	5,9—6,6
Тюльпанное дерево	»	5,6
Злаки и разнотравье	»	<0,5—20
Люцерна	»	2,5
<i>Sericea lespedeza</i>	»	1,0
Злаки	»	9,6
Водные растения	Двусторчатые моллюски	11,0
Водные растения	Травоядные животные	18,9
Водоросли	Зоопланктон	25,0
Фитопланктон	»	40,0
Фитопланктон	Растительные животные	21,2
Спартина	Беспозвоночные	4,6—7,0
Луговые растения	»	14,0
Осока	»	8,0

ное теряется в виде фекалий и поступает на нижний уровень системы редуцентов. Этот параметр переноса энергии, строго говоря, к микроорганизмам неприменим. Значительная часть мертвого органического вещества переваривается грибами и бактериями внеклеточно, и «эффективность ассимиляции» абсорбированного переваренного вещества у них — 100% (фекалии не образуются).

Эффективность ассимиляции, как правило, низка у фитофагов, детритофагов и потребителей микроорганизмов (20—50%) и высока у хищников (примерно 80%). Животные в целом слабо приспособлены к переработке мертвого органического вещества (в основном растительного происхождения) и живых растений. Частично это объясняется широким применением растениями средств физической и химической защиты, но главным образом — высокой долей в их составе таких сложных структурных соединений, как целлюлоза и лигнин. Однако в гл. 11 уже говорилось, что у многих животных в пищеварительном тракте имеется симбиотический микробиоценоз, способный к целлюлолизу и тем са-

мым облегчающий ассимиляцию растительной органики. В известном смысле эти животные используют свою собственную систему редуцентов. На съедобность растения для фитофагов влияет и способ распределения его продукции по корням, древесине, листьям, семенам и плодам. Семена и плоды могут быть ассимилированы с эффективностью 60—70%, листья — примерно 50%, в то время как эффективность ассимиляции древесины может составлять всего лишь 15%.

Животная пища хищников (и детритофагов типа грифов, питающихся падалью) переваривается и ассимилируется легче.

$$\text{Эффективность продуцирования, } \text{ЭП} = \frac{P_n}{A_n} \times 100,$$

т. е. это процент ассимилированной энергии (A_n), включаемый в новую биомассу (P_n). Остальное целиком теряется сообществом с теплом в ходе дыхания (богатые энергией продукты секреции и экскреции, образующиеся при метаболизме, можно рассматривать как продукцию, P_n ; они, как и мертвые организмы, становятся доступными редуцентам).

ЭП меняется главным образом в зависимости от систематического положения организмов. У беспозвоночных она в целом высокая (30—40%); на дыхание теряется сравнительно мало энергии, и больше ассимилированной энергии идет на образова-

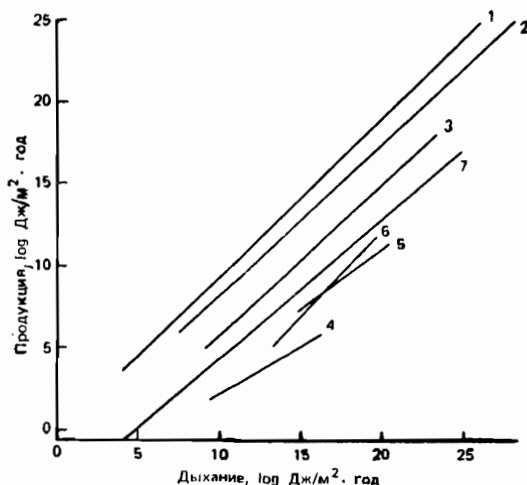


Рис. 17.20. Зависимость продукции от интенсивности дыхания для семи групп животных: 1 — необщественные насекомые; 2 — беспозвоночные, но не насекомые; 3 — общественные насекомые и рыбы (разница между ними статистически незначима); 4 — насекомоядные; 5 — птицы; 6 — мелкие млекопитающие; 7 — крупные млекопитающие (по Humphreys, 1979)

Таблица 17.6. Эффективность продуцирования ($P/A \times 100$) у разных групп животных, расположенных в порядке ее возрастания (по Hamphreys, 1979)

Группа	$P/A, \%$
1. Насекомоядные	0,86
2. Птицы	1,29
3. Сообщества мелких млекопитающих	1,51
4. Другие млекопитающие	3,14
5. Рыбы и общественные насекомые	9,77
6. Беспозвоночные, но не насекомые	25,0
7. Необщественные насекомые	40,7
<i>Беспозвоночные, но не насекомые</i>	
8. Фитофаги	20,8
9. Хищники	27,6
10. Детритофаги	36,2
<i>Необщественные насекомые</i>	
11. Фитофаги	38,8
12. Детритофаги	47,0
13. Хищники	55,6

ние продукции. Среди позвоночных эктотермным организмам (температура тела которых колеблется в зависимости от температуры среды) свойственны промежуточные величины ЭП (около 10%), в то время как у эндотермных с их высоким расходом энергии на поддержание постоянной температуры тела в продукцию переходит только 1—2% ассимилированной энергии. На рис. 17.20 представлены зависимости между продукцией и интенсивностью дыхания для семи групп консументов, а в табл. 17.6 — средние значения ЭП для различных их категорий. У небольших эндотермных животных ЭП самые низкие, например у крошечных насекомоядных (в частности, землероек).

У микроорганизмов, включая простейших, эффективность продуцирования обычно очень высокая. Для них характерен короткий срок жизни, мелкие размеры и быстрое обновление популяции. К сожалению, имеющиеся методы недостаточно чувствительны для выявления популяционных изменений в пространственно-временных масштабах, соответствующих микроорганизмам, особенно почвенным. В целом эффективность продуцирования повышается с увеличением размера у эндотермных организмов и очень заметно снижается — у эктотермных.

17.4.2. Поток энергии через модельное сообщество

Система редуцентов дает 98% вторичной продукции степного сообщества.— Модель потока энергии подкрепляется результатами МБП.

Придавая чистой первичной продукции, а также ЭК, ЭА и ЭП в разных трофических группировках модели на рис. 17.19 определенные значения, можно проследить относительную значимость разных путей движения энергии. Хил и Мак-Лин (Heal, MacLean, 1975) исследовали таким способом гипотетическое степное сообщество. На рис. 17.21 схематически показаны использованные ими эффективности ассимиляции и продуцирования. В табл. 17.7 можно видеть судьбу каждых 100 Дж ЧПП. Среди фитофагов для позвоночных эффективность потребления принята равной 25%, для беспозвоночных — 4%. Таким образом, из каждых 100 Дж ЧПП они потребляли 29. Более значительная доля ЧПП попадает в систему редуцентов. Кроме того, на каждые 100 Дж ЧПП они потребляют дополнительную энергию. Дело в том, что ее часть, не ассимилированная при первом проходе через цепь редуцентов, вновь оказывается доступной для их потребления. Редуценты потребляют 84,8% вещества, однако ассимилируют 90,8% (главным образом за счет высокой активности микроорга-

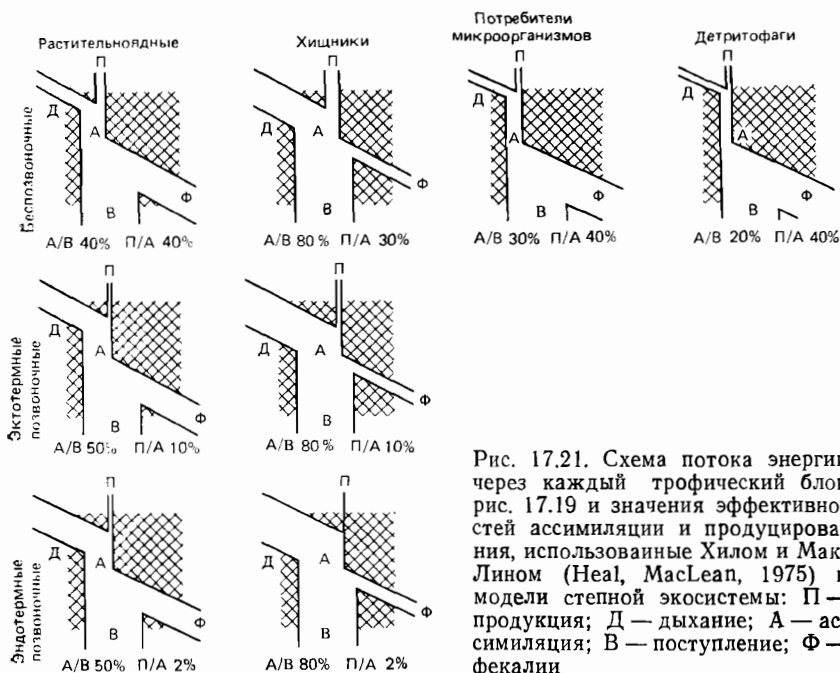


Рис. 17.21. Схема потока энергии через каждый трофический блок рис. 17.19 и значения эффективностей ассимиляции и продуцирования, использованные Хилом и Мак-Лином (Heal, MacLean, 1975) в модели степной экосистемы: П — продукция; Д — дыхание; А — ассимиляция; В — поступление; Ф — фекалии

Таблица 17.7. Рассчитанные величины потребления, ассимиляции, экскреции, продукции и дыхания у гетеротрофов на 100 Дж/м² чистой годовой первичной продукции в гипотетическом степном сообществе (по Heal, MacLean, 1975)

	Потребление	Ассимиляция	Экскреция	Продукция	Дыхание
<i>Система консументов</i>					
<i>Травоядные</i>					
позвоночные	25,00	12,50	12,50	0,25	12,25
беспозвоночные	4,00	1,60	2,40	0,64	0,96
<i>Хищники</i>					
позвоночные	0,16	0,13	0,03	0,003	0,127
беспозвоночные	0,17	0,135	0,035	0,040	0,095
<i>Система редуцентов</i>					
<i>Редуценты + детритофаги</i>					
микроорганизмы-редуценты	136,38	136,38	0	54,55	81,83
беспозвоночные-детритофаги	15,15	3,03	12,12	1,21	1,82
<i>Потребители микроорганизмов</i>					
беспозвоночные	10,91	3,27	7,64	1,31	1,96
<i>Хищники</i>					
позвоночные	0,04	0,03	0,01	0,001	0,029
беспозвоночные	0,65	0,52	0,13	0,16	0,36
<i>Суммарно</i>	192	157	35	58	99
<i>Процент, проходящий через систему консументов</i>					
систему консументов	15,2	9,2	42,9	1,6	13,5
систему редуцентов	84,8	90,8	57,1	98,4	86,5

низмов, ЭА которых предположительно достигает 100%). Вновь наблюдается большее суммарное количество ассимилированных редуцентами джоулей (157 Дж на 100 Дж ЧПП) как результат их способности «перерабатывать» органику несколько раз подряд.

Наиболее существенный результат данного исследования — вывод о чрезвычайно важном значении системы редуцентов. Даже если в системе консументов потребляется 29% ЧПП, сама она дает только 2% вторичной продукции. Из каждых 100 Дж ЧПП более 55 Дж ежегодно переходит в продукцию редуцентов и менее 1 Дж — в продукцию консументов. В целом в этом ста-

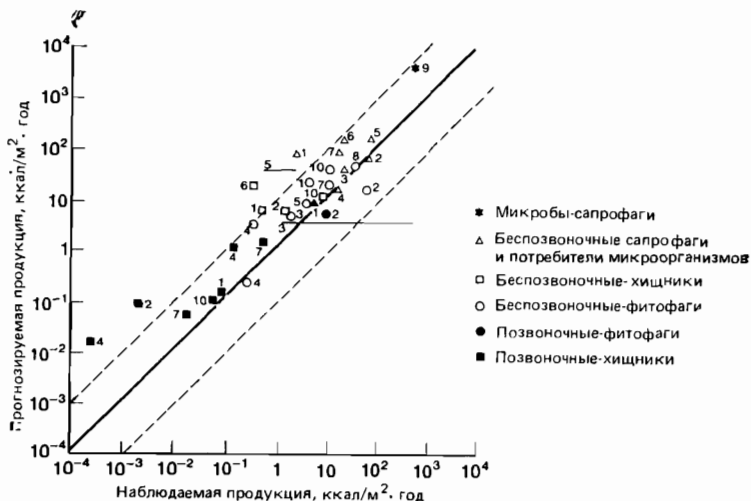


Рис. 17.22. Зависимость между прогнозируемой и наблюдаемой продукциями гетеротрофов в различных местообитаниях: тундре (3, 4); болоте умеренно-холодного климата (2, 7); степи (1); листопадном лесу умеренных широт (5, 6, 8, 9, 10) (по Heal, Maclean, 1975)

бильном сообществе потери на дыхание животных уравнивают ЧПП, так что биомасса (не показано графически) остается неизменной.

Напомним, что в табл. 17.7 представлены данные по гипотетическому сообществу со структурой, показанной на рис. 17.19, и теоретические значения эффективностей переноса. Можно ли считать модель и сделанные выводы реалистичными? Другими словами, будут ли реальные экосистемы укладываться в такую теорию? Хил и Мак-Лин (Heal, MacLean, 1975) пытались проверить правомерность своей модели, используя эмпирические данные по первичной и вторичной продукции десяти экосистем тундры, леса и степи. На основе значений ЧПП (с соответствующими эффективностями потребления у лесных фитофагов — 5%, у остальных — 25%) удалось предсказать вторичную продукцию разных трофических уровней. Эти *теоретические* результаты сравниваются на рис. 17.22 с *фактическими*, измеренными величинами. Совпадение вполне удовлетворительное (идеальное выразилось бы в попадании всех точек на биссектрису прямого угла).

Итак, данный пример в целом показывает приемлемость обсуждаемой модели. Достоинством ее является и то, что она использует большинство признанных фундаментальных характеристик структуры сообщества. Однако имеется и у нее по крайней мере один недостаток. Как видно из гл. 11, многие животные-детритофаги могут потреблять и биомассу бактерий, и мертвое

органическое вещество. К сожалению, по этому вопросу относительно мало точных данных, поэтому пока приходится оперировать структурой сообщества, представленной на рис. 17.19. Впрочем, причин для сильного беспокойства нет, поскольку величина потребления у микроорганизмов и их продукция настолько велики, что степень точности вводимых в модель зависимостей между детритофагами и потребителями микроорганизмов (часто одними и теми же животными), а также микроорганизмами и мертвым органическим веществом на общую картину распределения продукции практически не повлияет.

Подобно всем обобщениям относительно трофической структуры, наша модель также страдает от невозможности точного разбиения всех консументов на строго ограниченные группы. Некоторые фитофаги иногда питаются мертвым органическим веществом, в то время как ряд хищников поедает и травоядных, и детритофагов (а иногда и растительную пищу). В целом продукция всеядных может быть отнесена к разным трофическим категориям в соответствии с ролью в питании этих животных того или иного корма. Но опять же эта методическая трудность не окажет значительного влияния на общую картину.

17.4.3. Системы потоков энергии в резко различных сообществах

Исследований, рассматривающих все трофические группы в сообществе одновременно, очень немного. Большинство из них — ранние экологические работы, недостоверные из-за переоценки роли консументной системы и в целом неудачных попыток измерить или оценить масштабы продукции бактерий. Однако, если провести грубое сравнение разных экосистем, можно сделать ряд обобщений. Рис. 17.23 демонстрирует распределение потоков энергии в лесу, степи, планктонном сообществе (океана или крупного озера), биоценозе небольшой речки или мелкого пруда. Вероятно, большая часть вторичной продукции, а следовательно, и потерь тепла при дыхании приходится в любом из сообществ планеты на систему редуцентов. Роль системы консументов наиболее важна в планктонных биоценозах, где значительная доля ЧПП может потребляться в живом виде и ассимилироваться с достаточно высокой эффективностью. В наземных сообществах из-за низкой эффективности потребления и ассимиляции у фитофагов значение этой системы меньше. В небольших речках и прудах консументы почти отсутствуют из-за крайне низкой здесь первичной продукции. Энергетическая база этих сообществ представлена образующимся на суше мертвым органическим веществом, которое падает, смывается или сдувается в воду. Трофическая структура глубоководного бентосного сообщества очень похожа на представленную в речушках и мелких прудах. Эти

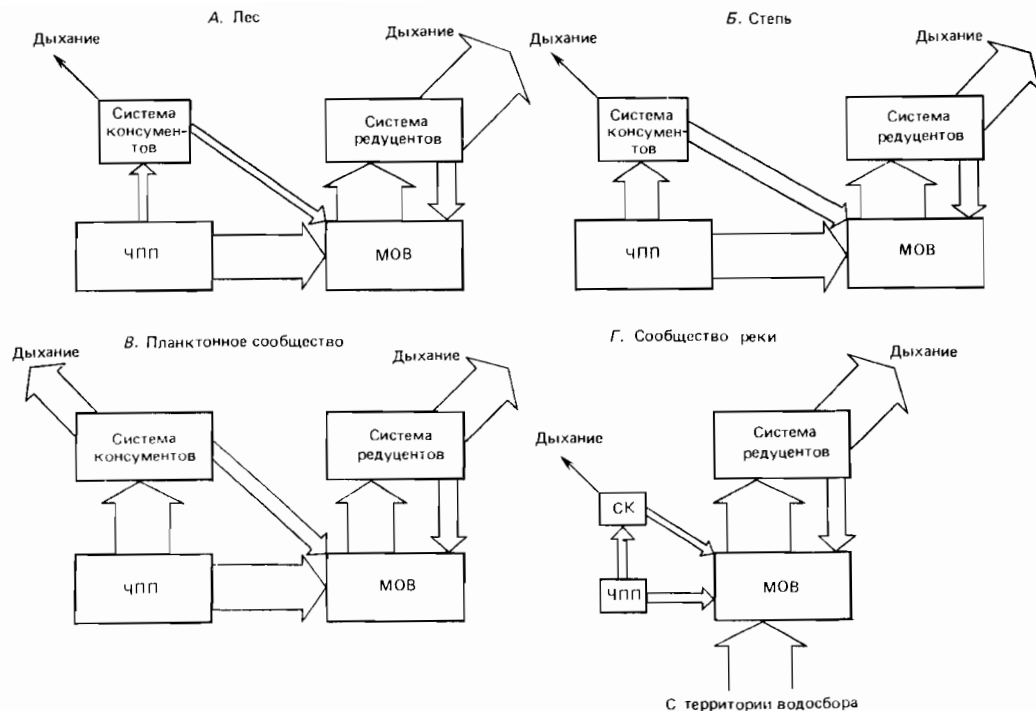


Рис. 17.23. Общие схемы потоков энергии для: А — леса; Б — степи; В — планктонного сообщества озера или моря; Г — сообщества реки или небольшого пруда. Относительные размеры прямоугольников и стрелок пропорциональны относительной величине соответствующих групп и потоков. ЧПП — чистая первичная продукция; МОВ — мертвое органическое вещество

сообщества можно назвать гетеротрофными. На большой глубине фотосинтез крайне слаб или вообще невозможен. В этом случае организмы получают энергию из мертвого фитопланктона, бактерий и животных, оседающих из автотрофного сообщества расположенной выше эвфотической зоны. Океаническое дно — аналог лесной подстилки под непроницаемым для света пологом.

17.5. Поток вещества в сообществах

Энергия не может передаваться по замкнутым циклам и использоваться повторно, а вещество может. — Вещество (и в том числе биогенные элементы) может проходить через сообщество по «петлям». — Круговорот биогенных элементов никогда не бывает безупречным. — Исследование леса Хаббард-Брук. — Поступление и вынос биогенных элементов, как правило, низки по сравнению с их количеством, участвующем в круговороте, хотя сера — важное исключение из этого правила (в основном из-за «кислотных дождей»). — Сведение леса размыкает круговорот и ведет к потере биогенов. — Наземные биомы различаются распределением биогенных элементов между мертвым органическим веществом и живыми тканями. — Течения и осадконакопление — важные факторы, влияющие на поток биогенных элементов в водных экосистемах.

На своем значительном протяжении пути вещества и энергии в сообществах совпадают, причем в обоих случаях системе редуцентов принадлежит решающая роль. Углерод, например, включается в трофическую структуру сообщества путем фиксации молекулы CO_2 в процессе фотосинтеза. Если он вошел в чистую первичную продукцию, то становится доступным для потребления в качестве компонента сахара, жира, белка или очень часто целлюлозы. Он проходит такой же путь, что и энергия, последовательно потребляясь, выделяясь с фекалиями, ассимилируясь и, возможно, входя в состав вторичной продукции одной из трофических групп. Когда молекула, включающая этот углерод, используется в конце концов для совершения работы, ее энергия теряется в виде тепла, а углерод вновь поступает в атмосферу в виде CO_2 — продукта тканевого дыхания. Здесь пути энергии и углерода (или других биогенных элементов) расходятся.

Перейдя в форму беспорядочного теплового движения, энергия уже не может использоваться живыми организмами для совершения работы или синтеза биомассы. (Единственная кратковременная польза от нее — поддержание высокой температуры тела.) Это тепло в конце концов рассеивается в атмосфере, уравновешивая поступление лучистой энергии. С другой стороны, углерод из CO_2 может быть снова фиксирован в ходе фотосинтеза. Вместе с другими биогенными элементами (например, азотом,

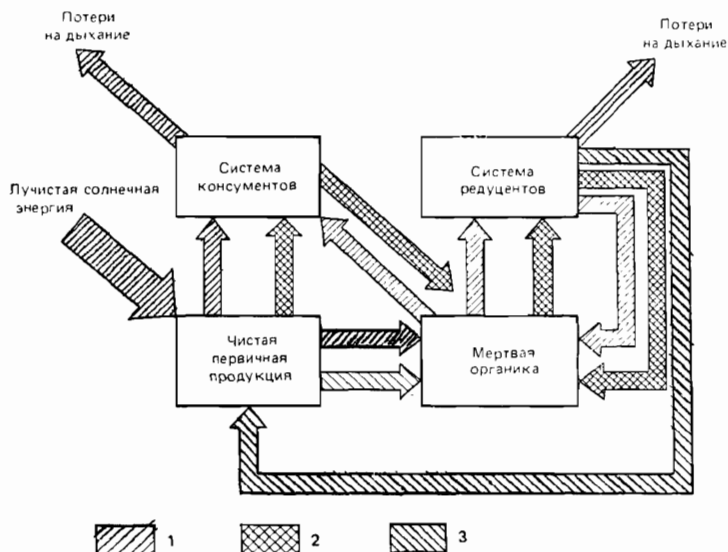


Рис. 17.24. Диаграмма зависимости между потоком энергии (1) и круговоротом биогенных элементов; 2 — поток биогенных элементов, связанных с органическим веществом; 3 — их свободная неорганическая форма

фосфором и т. д.) он доступен для растений в виде простых неорганических молекул, присутствующих в атмосфере (CO_2) и водных растворах (нитрат, фосфат и т. д.). Каждый из этих элементов может быть включен в процессе фотосинтеза в сложные органические соединения, слагающие биомассу. Однако в конечном счете они вновь оказываются доступными, когда эти химические соединения расходуются в процессе метаболизма либо в живых организмах (углерод высвобождается в форме CO_2), либо в системе редуцентов (азот и фосфор вновь высвобождаются в форме простых неорганических молекул). Рис. 17.24 показывает связь между потоком энергии и круговоротом биогенных элементов.

По самой природе своей энергия не может передаваться по замкнутому циклу. Она доступна для живых организмов в форме солнечной радиации, которая может быть связана в процессе фотосинтеза. Однако, расходуясь затем в виде химической энергии, она теряется, превращаясь в бесполезное тепло. Хотя между мертвым органическим веществом и системой редуцентов она может передаваться в обоих направлениях, назвать этот процесс круговоротом никак нельзя. Он просто отражает способность системы редуцентов «перерабатывать» органическое вещество неоднократно. Но при этом каждый джоуль энергии *используется*

только один раз. Жизнь на Земле возможна только благодаря новому ежедневному поступлению солнечной энергии.

С другой стороны, биогенные элементы как компоненты биомассы просто меняют молекулы, в состав которых входят, например, нитратный N → белковый N → нитратный N. Они могут использоваться неоднократно, и круговорот — их характерная черта. В отличие от энергии солнечной радиации запасы биогенных элементов непостоянны. Процесс связывания некоторой их части в живой биомассе снижает количество, остающееся сообществу. Если бы растения и фитофаги в конечном счете не разлагались, запас биогенов исчерпался бы и жизнь на Земле прекратилась. Активность гетеротрофных организмов — решающий фактор сохранения круговоротов биогенных элементов и образования продукции. На рис. 17.24 показано, что высвобождение этих элементов в форме простых неорганических соединений происходит только из системы редуцентов. В действительности же некоторую долю этих простых молекул (особенно CO_2) дает и система консументов, однако таким путем в круговорот возвращается весьма незначительная часть биогенных элементов. Решающая роль принадлежит здесь системе редуцентов.

Рис. 17.24 упрощен и в том отношении, что фактически не все биогенные элементы, высвобождаемые редуцентами, вновь неизбежно попадают в растения, т. е. круговорот их никогда не происходит «без потерь». Более того, сообщество получает их из дополнительных источников, не связанных непосредственно с недавно разложившимся веществом. В табл. 17.8 перечислены различные пути поступления и потерь биогенных элементов в наземных сообществах.

Каковы же количества этих элементов, циркулирующих в экосистемах? Как соотносится их доля, ежегодно находящаяся в круговороте, с поступлением извне и потерями? Наиболее тщательно этот вопрос был рассмотрен Лайкенсом с коллегами на экспериментальном участке листопадного леса Хаббард-Брук, дренированном небольшими речушками (горы Уайт-Маунтинс, шт. Нью-Гэмпшир, США). В качестве единицы исследования

Таблица 17.8. Основные пути поступления и потерь биогенных элементов в наземных сообществах

Поступление	Потери
Осадки Выпадение пыли из атмосферы Биотическая иммиграция Фиксация из атмосферы Выветривание субстрата Внесение удобрений и загрязнение	Вымывание и вынос текучими водами Сдувание пыли ветром Биотическая эмиграция Высвобождение в атмосферу Выщелачивание Сбор урожая человеком

Таблица 17.9. Годовые балансы биогенных элементов для покрытых лесом водосборных бассейнов Хаббард-Брук ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$). Рассматривается поступление биогенов в виде растворов (с осадками) и пыли. Вынос биогенных элементов — потери с текучими водами в виде растворов и частиц органического вещества (Likens et al., 1971)

	NH_4^+	NO_3^-	SO_4^{2-}	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+
Поступление	2,7	16,3	38,3	1,1	2,6	0,7	1,5
Вынос	0,4	8,7	48,6	1,7	11,8	2,9	6,9
Чистое изменение ¹⁾	+2,3	+7,6	-10,3	-0,6	-9,2	-2,2	-5,4

¹⁾ Чистое изменение положительно, когда экосистема накапливает вещество, и отрицательно, когда теряет.

(с учетом роли, которую водотоки играют в выносе биогенов) они выбрали отдельный водосборный бассейн. Было выделено 6 таких небольших по площади бассейнов и проконтролирован сток каждого из них. При помощи сети дождемеров регистрировалось количество осадков, выпадающих в виде дождя и снега. Химический анализ осадков и воды в речках позволил рассчитать количества разных биогенных элементов, поступающих в систему и покидающих ее. Все полученные результаты представлены в табл. 17.9. Межгодовых колебаний обнаруженных соотношений не отмечено. В большинстве случаев вынос биогенных элементов текучими водами превышал их поступление с дождем и снегом. Источником такой разницы являются материнские породы и почвы, выветриваемые и выщелачиваемые со скоростью примерно $70 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$.

Почти всегда поступление и вынос биогенных элементов невелики по сравнению с их содержанием в биомассе, т. е. количеством, циркулирующим внутри экосистемы. На рис. 17.25 это показано для одного из важнейших для организмов элементов — азота. Он поступает в сообщество не только с осадками ($6,5 \text{ кг/га} \cdot \text{год}$), но и в ходе фиксации из атмосферы микроорганизмами ($14 \text{ кг/га} \cdot \text{год}$). (Одновременно происходит денитрификация другими организмами, высвобождавшими азот в атмосферу, но ее масштабы не оценены.) Вынос с текучими водами всего $4 \text{ кг/га} \cdot \text{год}$ азота подчеркивает размах его удержания и вовлечения в круговорот биомассой лесного сообщества. Теряемое таким путем количество соответствует лишь $0,1\%$ суммарного запаса азота в составе живого и мертвого органического вещества изученной экосистемы.

Неожиданным оказалось то, что чистая потеря азота с текучими водами была ниже его поступления с осадками. Это отражает сложность процессов поступления и выноса, а также проч-

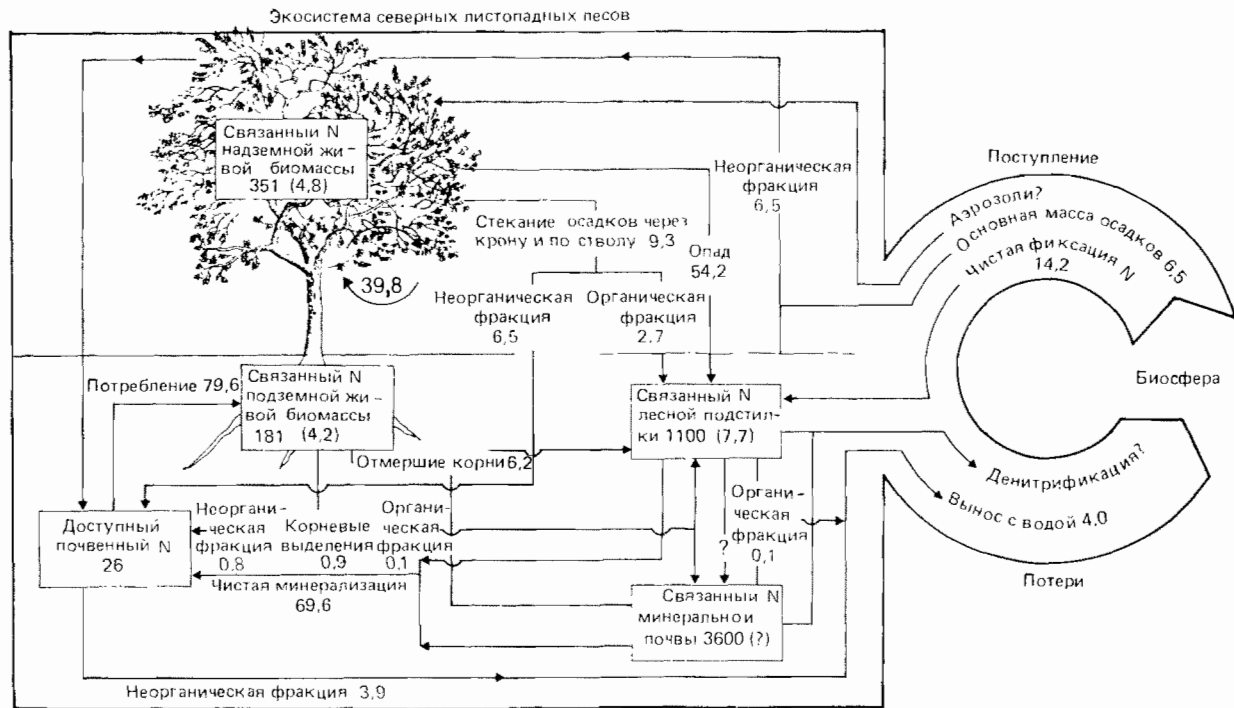


Рис. 17.25. Годовой баланс азота для ненарушенного леса Хаббард-Брук. Цифры в прямоугольниках соответствуют запасам азота (в килограммах на гектар). Скорости прироста (в скобках) и переноса даны в килограммах азота на гектар за год (Vogtman et al., 1977)

ную его вовлеченность в круговорот веществ. Однако, несмотря на чистые потери леса по другим биогенным элементам, их вынос по сравнению с содержанием в биомассе также был невелик. Другими словами, нормой является сравнительно «безотходная» циркуляция.

Основное исключение из этого правила — сера. Количество ее, ежегодно покидающее экосистему (примерно 24 кг/га), гораздо выше содержания в ежегодном опаде (5,5 кг/га). Было подсчитано, что половина годового поступления серы связано с загрязнением среды в результате сжигания ископаемого топлива, приводящего к возникновению *кислотных дождей* (в Хаббард-Брук дождь по существу является разбавленной серной кислотой с pH часто ниже 4,0). В настоящее время они считаются одной из наиболее распространенных, вызываемых загрязнением проблем, ощутимой на значительной части Северного полушария, хотя сильное беспокойство вызывают также высокие концентрации в атмосфере окислов азота и озона. По-видимому, от этих дождей уже пострадали лесные ресурсы (в ФРГ) и рыбные запасы (например, в Скандинавии и Шотландии). Значительную часть серы, ежегодно покидающей экосистему Хаббард-Брук, в противоположность всем другим макроэлементам надо считать следствием ее поступления в составе загрязненной атмосферы.

В ходе крупномасштабного эксперимента все деревья на территории одного из водосборных бассейнов в Хаббард-Брук были сведены. В результате общая скорость выноса растворенных неорганических соединений с этого участка в 13 раз превысила обычную (рис. 17.26). Причиной послужили два фактора. Во-первых, резко сократилась поверхность транспирации (листьев), что привело к поступлению сначала в почвенные воды, а затем в речку на 40% больше осадков, чем ранее. Это увеличение стока ускорило выщелачивание биогенных элементов, выветривание горных пород и эрозию почв. Во-вторых, и что более важно, сведение леса фактически прервало циркуляцию биогенных элементов внутри экосистемы, рассогласовав процессы разложения органического вещества и потребления минеральных компонентов растениями. В отсутствие такого потребления весной, когда листопадные породы должны были бы начать создавать продукцию, биогенные элементы, высвобожденные активностью редуцентов, вымываются дренирующими участок водами. Неудивительно, что широкомасштабное сведение леса, например для создания новых сельскохозяйственных угодий, может приводить к потере верхнего слоя почвы, ее обеднению и повышению уровня паводков.

Особенно сильно вырубка отразилась на нитратном азоте, что еще раз подчеркивает его прочную вовлеченность в круговорот. После нарушения вынос нитрата с водой возрос в 60 раз. Другие биологически важные ионы в результате разобщения механизмов циркуляции также стали вымываться гораздо быстрее (калий —

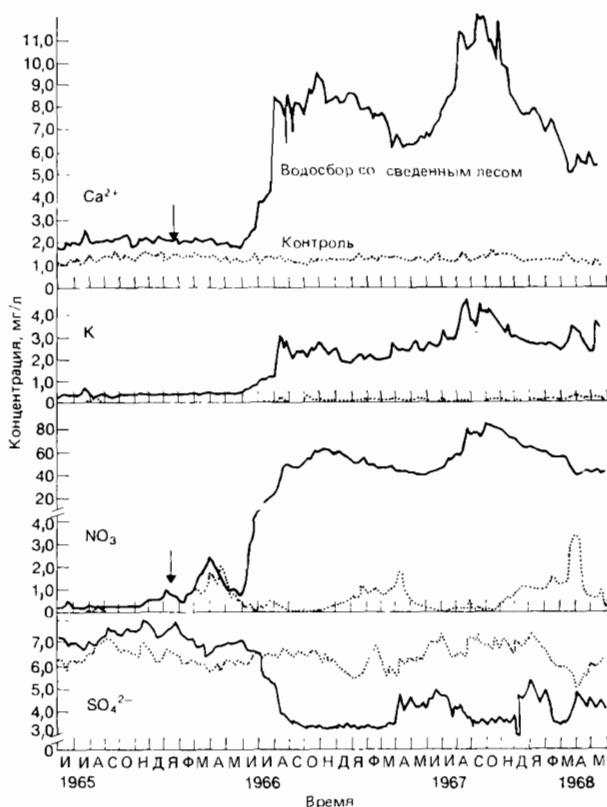


Рис. 17.26. Концентрация ионов для реки, в водосборном бассейне которой лес намеренно сведен, и для контрольного водотока (Хаббард-Брук). Момент сведения леса указан стрелкой. Отметьте наличие разрыва оси Y в случае нитрата (Likens, Borgmann, 1975)

в 14, кальций — в 7, магний — в 5 раз). Вместе с тем потери натрия, менее значимого биологически элемента, изменились после сведения леса не так заметно (в 2,5 раза выше нормы). Вероятно, он менее вовлечен в круговорот биогенных элементов лесного сообщества, так что разобшение сказалось на нем слабее. Сера вновь была исключением. После сведения леса скорость ее выноса снизилась. Никакого удовлетворительного объяснения этому не найдено.

Немногие работы по балансу вещества в сообществах так детальны, как исследования в Хаббард-Брук. Трудно сказать, в какой степени полученные данные можно распространить на другие экосистемы. Нетипичным, в частности, может оказаться резкое усиление выноса азота после сведения леса. Подробные об-

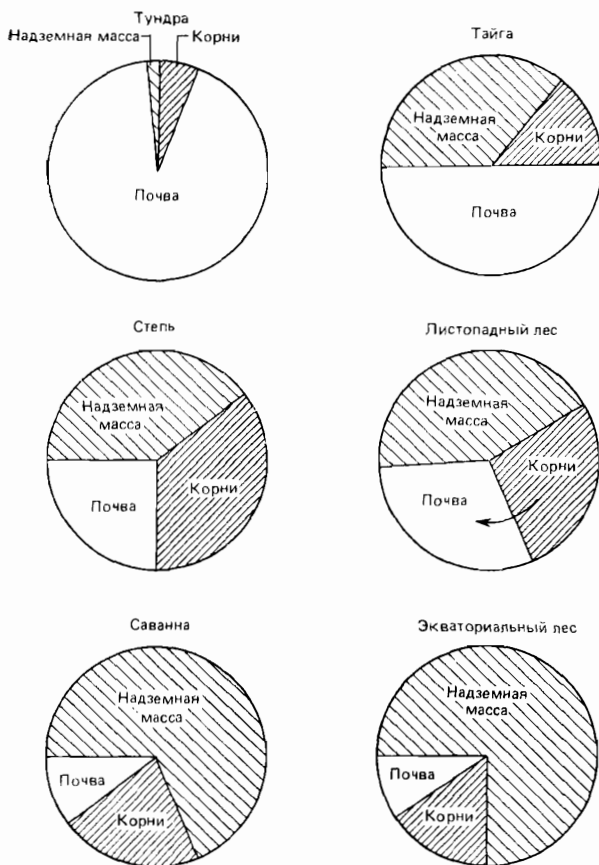


Рис. 17.27. Распределение азота по трем блокам органического вещества (надземному, корневому, почвенному) для шести типов биомов (Swift et al., 1979)

зоры, посвященные этому вопросу (Gorham et al., 1979, Vitousek, 1981), показывают, что в большинстве наземных местообитаний круговорот биогенных элементов в сообществах, вероятно, также играет более важную роль, чем их поступление извне и вынос из системы. Основное различие между биомами земного шара заключается в распределении биогенов по трем категориям органического вещества — надземной биомассе, корням и почве. На рис. 17.27 представлено относительное содержание в них азота (общая картина аналогична и для других макроэлементов).

Доля биогенных элементов в составе живой биомассы возрастает от полюсов к экватору. В холодных бореальных регионах процессы разложения идут очень медленно, и они накапливаются в мертвом органическом веществе. В противоположность этому

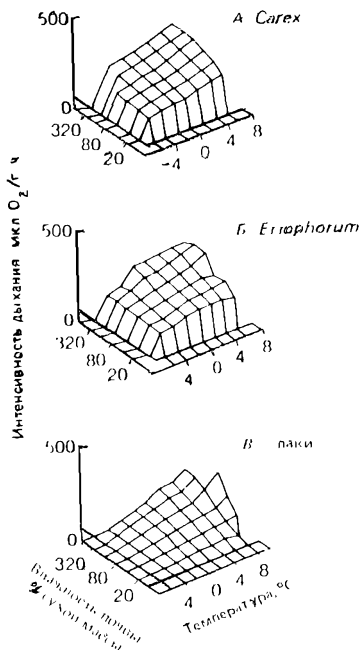


Рис. 17.28. Регрессионные поверхности, демонстрирующие зависимость скорости разложения (оценивается по интенсивности дыхания всего сообщества редуцентов) от влажности и температуры для трех типов подстилки (Bunnell et al., 1977)

климат дождевого тропического леса благоприятствует быстрой минерализации. Элементы минерального питания здесь быстро высвобождаются из отмершего вещества и теряются, выщелачиваясь из почвы. В подобных сообществах основная их часть заключена в живой биомассе. В тропиках после сведения леса может пройти много столетий, прежде чем в ходе сукцессии растительности накопится достаточно питательных ресурсов для восстановления исходной продуктивности.

Соотношения, показанные на рис. 17.27, свидетельствуют о влиянии на минерализацию климата. Первостепенное значение имеют температура и влажность подстилки. Это графически изображено на рис. 17.28, демонстрирующем зависимость скорости разложения (оцениваемой по интенсивности дыхания микроорганизмов и детритофагов) от двух этих факторов для трех категорий растений.

У водных сообществ имеется ряд крупных отличий от наземных. Во-первых, характер поступления и выноса биогенных элементов совершенно иной. В частности, они получают основное их количество с

Таблица 17.10. Основные пути поступления и потерь биогенных элементов в водных сообществах. В морских экосистемах осадки и пыль роли не играют

Поступление	Потери
Приток воды (с площади водосбора) Осадки Выпадение пыли из атмосферы Биотическая иммиграция	Отток воды Биотическая эмиграция Высвобождение в атмосферу Включение в постоянные донные осадки Изъятие человеком
Фиксация из атмосферы Высвобождение из донных осадков Загрязнение	

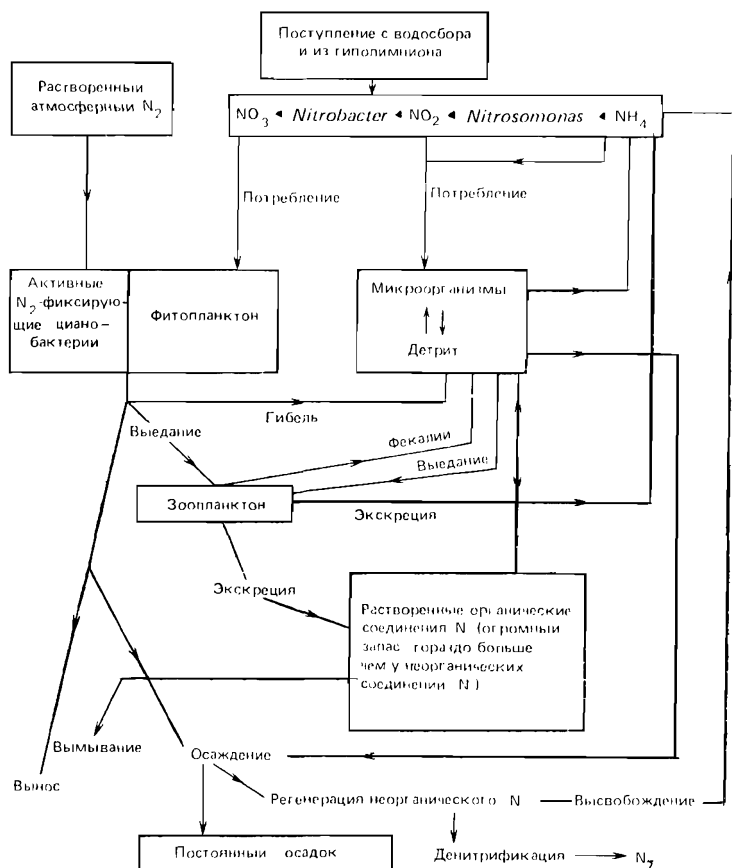


Рис. 17.29. Основные пути превращения азота в пресноводном озере (Moss, 1980)

притекающей водой (табл. 17.10). В сообществах ручьев, рек и озер со стоком основной вынос идет обычно вниз по течению. В противоположность этому в бессточных водоемах (или там, где сток невелик по сравнению с общим объемом воды), в том числе в морях и океанах, биогенные элементы могут накапливаться в постоянно формирующихся осадках.

В случае леса Хаббард-Брук мы отмечали, что круговорот биогенов в сообществе намного превышает их поступление и вынос. В реках и ручьях, напротив, в биологических взаимодействиях участвует минимальная доля доступных биогенных элементов, а несоизмеримо большее их количество сносится в растворенной форме в озера или моря. Таким образом, здесь обмен биогенами между разными экосистемами превышает их круго-

ворот внутри отдельного сообщества. В озерах последний может играть большую роль. На рис. 17.29 дана детальная схема круговорота азота, построенная на основе данных по пресноводным озерам. В общих чертах она справедлива и для морских сообществ.

17.6. Последнее замечание

В гл. 16 мы отвергаем точку зрения на сообщество как на своего рода сверхорганизм (мнение Клементса), а здесь рассматриваем его как будто бы именно с этой позиции. При изучении трофической структуры сообщество считается единым целым, и именно на этой основе анализируется его функционирование и проводится сравнение разных экосистем. Такого рода исследование можно провести в масштабах всего земного шара, одного гектара суши или литра воды из озера. Однако, чтобы ответить на вопрос, почему процессы в сообществе протекают так, а не иначе, снова необходимо будет вернуться на уровень взаимодействий отдельных организмов. Именно они — материал эволюции, и именно они, различным образом влияя друг на друга, определяют функционирование сообщества в целом. Это необходимо помнить.

Влияние конкуренции на структуру сообщества

18.1. Введение

В этой главе и в трех следующих мы рассмотрим факторы, формирующие облик и структуру сообществ. Начнем мы с роли межвидовой конкуренции. Для пар видов она уже анализировалась в гл. 7; теперь же упор будет сделан не на парах, а на целых совокупностях видов.

Межвидовая конкуренция может играть важнейшую роль в определении общего облика сообщества. В прошлом подобную точку зрения обосновывали с помощью принципа конкурентного исключения (см. 7.4.2), гласившего, что если два или более видов конкурируют за один и тот же лимитирующий ресурс, все виды, кроме одного, обречены на вымирание. Впоследствии тот же принцип выражался в более замысловатых вариантах, например в концепциях лимитирующего сходства и упаковки ниш (см. 7.5). При этом предполагается, что существуют некоторые пределы сходства конкурирующих видов, а следовательно, должно быть и предельное количество видов, способных включаться в конкретное сообщество до полного насыщения его нишевого пространства. В таких концепциях придается особое значение межвидовой конкуренции, поскольку именно она приводит к исключению из определенных сообществ тех или иных конкретных видов и именно она точно определяет, какие виды сосуществуют в других сообществах. Тем не менее напрашивается следующий принципиальный вопрос: насколько ощутимо проявляются в реальном мире эффекты, предсказанные теоретически? Никто не сомневается в том, что конкуренция иногда влияет на структуру сообщества. Точно так же никто не собирается утверждать, что влиянием конкуренции везде и всюду можно пренебрегать (в следующих главах мы обсудим и другие важные факторы, определяющие структуру сообществ). То, что нам нужно понять,— это в какой мере и при каких обстоятельствах конкуренция играет определяющую роль в организации сообществ и в чем именно выражаются результаты ее влияния.

18.2. Постоянно действующая конкуренция в естественных сообществах

Полевые эксперименты по изучению конкуренции: обзоры Шенера и Коннелла.— Конкуренция кажется широко распространенным явлением, ...но можно ли полагаться на имеющиеся данные?

Бесспорно, конкурентные силы будут оказывать ощутимое влияние на структуру сообществ там, где среда обитания однородна, а конкуренция между видами происходит ежедневно или ежеминутно. Представим, однако, что какие-то другие факторы (хищничество, низкое качество пищи, погода) поддерживают плотность популяций на таком низком уровне, что их конкурентными взаимодействиями можно пренебречь. В такой ситуации межвидовая конкуренция уже по определению *не может* быть серьезной силой. Таким образом, одним из принципиальнейших вопросов, на который должны ответить специалисты по экологии сообществ, будет следующий: в какой мере и в каких случаях межвидовая конкуренция может *практически* стать силой, определяющей облик сообщества?

Логично предположить, что непосредственно ответить на подобный вопрос могут результаты полевых экспериментов, в ходе которых какой-то вид изымается или, наоборот, добавляется в сообщество, а исследователи наблюдают за реакцией на это остальных видов (см. начало гл. 7). Некоторые авторы попытались обобщить данные подобных опытов. Шенер (Schoener, 1983) проанализировал результаты всех полевых экспериментов по межвидовой конкуренции, описания которых он смог отыскать в научной литературе (всего 164 публикации). Согласно его подсчетам, примерно одинаковое количество подобных работ посвящено наземным растениям, наземным животным и морским организмам и примерно вдвое меньшее число работ посвящено пресноводным организмам. Большинство исследований, касающихся наземных организмов, выполнено в областях с умеренным климатом и на материковых популяциях, причем работ, посвященных растительноядным насекомым, относительно мало (см. ниже). Таким образом, круг объектов, выбранных экологами, накладывает определенные ограничения на любые возможные выводы. Тем не менее Шенер выяснил, что примерно в 90% работ существование межвидовой конкуренции подтверждалось, причем для наземных, пресноводных и морских организмов эта доля составляла 89, 91 и 94% соответственно. Кроме того, когда он анализировал количество не публикаций, а видов или групп видов (их насчитывалось 390, поскольку во многих работах было изучено по нескольку групп видов), то получилось, что в 76% случаев конкуренция отмечалась по меньшей мере иногда, а в 57% — во всех изученных условиях. Здесь цифры по наземным, пресноводным и морским организмам оказались опять-таки очень близкими.

Обзор полевых опытов по межвидовой конкуренции был сделан также Коннеллом (Connell, 1983). Он включал не столь обширный список литературы, как у Шенера; автор ограничился публикациями в шести крупнейших журналах (в общей сложности 72 статьи). Однако в своем обзоре Коннелл более глубоко

проанализировал литературные данные, поставив перед собой задачу выяснить относительное значение внутри- и межвидовой конкуренции. Сообщения касались 527 различных экспериментов на 215 видах животных и растений; наличие межвидовой конкуренции доказывалось более чем для половины всех видов и приблизительно в 40% опытов. В то же время Коннелл, анализируя работы, в которых можно было сравнить интенсивность внутри- и межвидовой конкуренции, выяснил, что в одном случае из шести межвидовая конкуренция оказывается сильнее внутривидовой. В отличие от Шенера он пришел к заключению, что у морских организмов эта конкуренция играет большую роль, чем у наземных, а у крупных — большую, чем у мелких.

В целом обзоры Шенера и Коннелла, безусловно, показывают, что активная, постоянно действующая межвидовая конкуренция широко распространена в природе. Правда, процент ее встречаемости среди конкретных групп видов ниже, чем процент публикаций, где констатируется ее наличие; однако это не удивительно, так как если, например, четыре вида потребляют ресурсы вдоль одного из измерений какой-то ниши и каждый из них конкурирует с соседними, то остается всего три из шести всех возможных попарных взаимодействий (или 50%). Более того, то обстоятельство, что внутривидовая конкуренция оказывается, как правило, интенсивнее межвидовой, отнюдь не означает, что последней можно пренебречь; такой ситуации следует ожидать во всех тех случаях, когда имеет место расхождение ниш (см. 7.5).

Коннелл обнаружил также, что, когда исследователи имели дело только с одной парой видов, межвидовая конкуренция проявлялась почти во всех случаях, однако ее пропорция резко снижалась (с более 90% до менее 50%) при одновременном изучении большего числа видов. В какой-то мере это можно объяснить с помощью уже приводимых выше доводов, но не исключена и предвзятость при отборе конкретных пар исследуемых видов, при отборе автором результатов для публикации (или при отборе статей в редакциях журналов). Вполне вероятно, что многие пары видов выбираются экспериментаторами как раз потому, что они «многообещающие», т. е. между ними заранее предполагается существование конкуренции, а если ее не обнаруживают, то результаты попросту не сообщаются. Поэтому делать выводы о распространении конкуренции по данным подобных исследований — все равно что толковать о развращенности большей части духовенства, основываясь на публикациях в бульварной прессе. Эта трудность лишь отчасти избегается в работах, посвященных целым группам видов, где наряду с немногими «положительными» (в смысле наличия конкуренции) отмечается значительное количество «отрицательных» результатов. Таким образом, оценки, получаемые в обзорах, аналогичных сделанным Шенером и Коннеллом, завышают (и мы не можем сказать, *насколько!*)

реальную частоту встречаемости и значимость конкуренции в природе.

Вдобавок ко всему подобные оценки содержат отклонения еще одного рода, а именно — связанные с относительной долей в общей совокупности данных, полученных для разных групп и категорий организмов. Об этом пойдет речь в следующем разделе.

18.2.1. Растительноядные насекомые и другие возможные исключения

Аргументы против существования конкуренции среди насекомых-фитофагов.— Интенсивность конкуренции, по-видимому, неодинакова в разных сообществах.

Как отметил сам Шенер, в его обзоре были очень слабо представлены растительноядные насекомые. Это особенно досадно ввиду того, что они составляют примерно четвертую часть всех известных современных видов (Southwood, 1978b). Чтобы восполнить этот пробел, Стронг и др. (Strong et al., 1984) проанализировали публикации, в которых приводятся сведения о наличии или отсутствии межвидовой конкуренции среди именно этой группы животных. Наличие ее было доказано лишь в 17 работах из 41 (41%), причем и тут она часто отмечалась лишь для очень незначительной доли всех возможных попарных взаимодействий.

На самом деле имеются и иные основания полагать, что межвидовая конкуренция среди растительноядных насекомых встречается относительно редко (Strong et al., 1984). Доля популяций, в которых наблюдается внутривидовая конкуренция, составляет, по данным анализа, всего около 20%, а если организмы не конкурируют со своими сородичами, вряд ли они станут конкурировать с еще менее сходными организмами других видов. Известно также множество примеров «вакантных ниш» для насекомых-фитофагов, т. е. мест или способов питания на каком-либо широко распространенном растении, используемых насекомыми в одной области, но остающихся незанятыми в других районах с иной местной энтомофауной (рис. 18.1). Подобная неспособность полностью насытить имеющиеся ниши подтверждает гипотезу о незначительной роли межвидовой конкуренции в этой группе животных.

При рассмотрении данного вопроса на уровне большего обобщения было высказано предположение (Hairston et al., 1960; Slobodkin et al., 1967), что фитофаги в целом редко сталкиваются с ограниченностью запасов пищи и по этой причине скорее всего не конкурируют за общие ресурсы. Предположение это основывается на простой констатации того, что зеленых растений в природе много, что находятся они, как правило, в неповрежденном

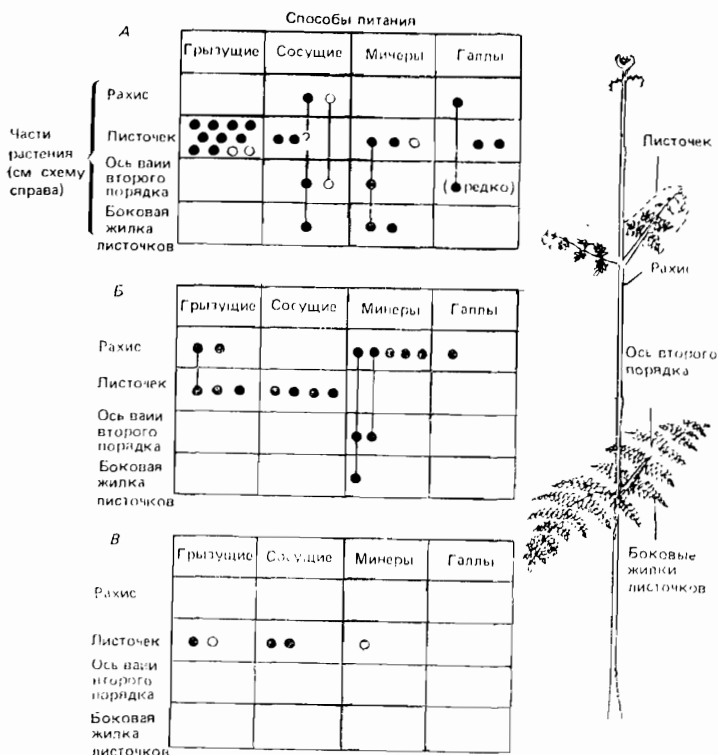


Рис. 18.1. Способы и места питания насекомых фитофагов на орляке (*Pteridium aquilinum*) для трех регионов. А. Скипуит-Коммон на севере Англии; данные собраны в лесу и на открытой местности. Б. Хомбром-Блафф, саванное редколесье в Папуа-Новой Гвинее. В. Сьерра-Бланка в горах Сакраменто, шт. Нью-Мексико и Аризона (США); как и в первом случае, данные по лесу и открытой местности. Каждый вид по-своему использует ваии орляка как источник пищи. Грызущие насекомые живут снаружи и откусывают крупные куски растения; сосущие прокалывают отдельные клетки проводящей системы; минеры обитают внутри тканей; галлообразователи вызывают появление галлов и развиваются в них. Места питания отмечены на схеме ваии орляка. Для видов, использующих более одной части ваии, они соединены линиями. Условные обозначения: ● — открытые и лесные участки; ○ — только открытые участки (по Lawton, 1984)

состоянии, что значительное выедание растений — редкость и что большинство фитофагов почти всегда имеют низкую численность. Таким образом, растительноядные насекомые оказываются как бы «меж двух огней» (Lawton, McNeill, 1979): с одной стороны, они зависят от многочисленных хищников и паразитоидов, а с другой — от растительного корма, обычно имеющего низкую питательную ценность и вдобавок надежные средства физической и химической защиты. В результате насекомые-фитофаги лишь

в редких случаях способны достичь плотности, при которой конкуренция становится важным фактором. В этой связи большой интерес вызывает одно обнаруженное Шенером обстоятельство: среди фитофагов вообще доля конкурирующих между собой видов намного ниже, чем среди растений, хищников или детритофагов.

Подводя итоги, можно сказать, что межвидовая конкуренция отмечалась многими исследованиями среди самых разнообразных организмов, причем в некоторых группах ее влияние особенно заметно — например, у прикрепленных животных и растений при густом размещении особей. В то же время для других групп организмов она, вероятно, представляет собой малозначимый или вообще не играющий никакой роли фактор. По всей видимости, она относительно слабо распространена среди фитофагов вообще и особенно редка в такой многочисленной и важной группе, как растительноядные насекомые. В следующей главе при обсуждении роли хищничества и абиотических нарушений среды станет ясно, что во многих сообществах просто не достигается высокая плотность популяций, способствующая возникновению конкуренции.

18.2.2. Интенсивность и организующая сила конкуренции не всегда между собой связаны

Модель Аткинсона и Шоррокса.— «Призрак конкурентного прошлого».— Свободное от врагов пространство.

Не следует упускать из виду возможность и таких ситуаций, когда, несмотря на потенциальную интенсивную конкуренцию, виды тем не менее сосуществуют. В частности, это было очень наглядно показано Аткинсоном и Шорроксом (Atkinson, Shorrocks, 1981) на компьютерных модельных «сообществах», в которых «виды» конкурируют за пятнисто распределенные и эфемерные ресурсы, и при этом распределение их самих носит агрегированный характер. Между такими видами существует «постоянно действующая конкуренция» (типа рассматриваемой в обзорах Шенера и Коннелла), при которой изъятие одного вида приводит к росту обилия остальных (рис. 18.2). Однако, хотя коэффициенты конкуренции достаточно велики, чтобы привести к конкурентному исключению в однородной среде, мозаичный ее характер в сочетании с тенденцией особей разных видов образовывать скопления делает возможным их сосуществование без какого-либо расхождения ниш. Шоррокс и его соавторы (Shorrocks et al., 1984) пришли к такому заключению: даже если межвидовая конкуренция реально влияет на численность популяций, из этого совершенно не следует, что она непременно будет сказываться на видовом составе сообщества.

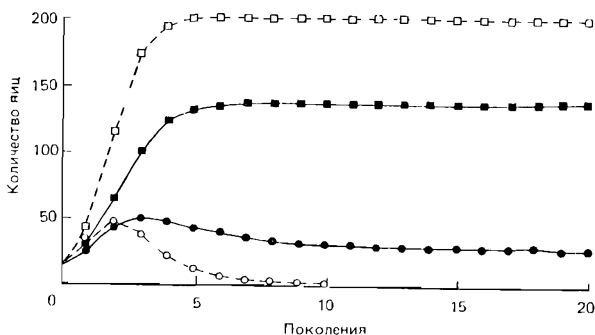


Рис. 18.2. Сосуществование конкурентов без расхождения ниш (компьютерное моделирование). Ниша вида 2 полностью входит в нишу вида 1, и в ходе конкуренции вид 2 теряет реализованную нишу. В однородной среде вид 1 (белые квадраты) полностью вытесняет вид 2 (белые кружки), однако, если среда мозаичная, а виды распределены отдельными скоплениями, они будут сосуществовать. Плотности популяций видов 1 (черные квадраты) и 2 (черные кружки) при этом ниже, чем в отсутствие межвидовой конкуренции (200 яиц у каждого). Сосуществование обусловлено не разделением ниш, а агрегированным распределением (по Atkinson, Shorrocks, 1981)

С другой стороны, даже когда такая конкуренция отсутствует или практически незаметна, это не всегда означает, что она не играет организующей роли. Ведь виды могут и не конкурировать в настоящий момент, так как в прошлом отбор способствовал избеганию конкуренции и, следовательно, расхождению ниш (Коннелл назвал это «призраком конкурентного прошлого», см. 7.8). Возможен и другой вариант: не выдержавшие конкуренции организмы уже вымерли, а виды, оставшиеся в сообществе, — это как раз формы, способные сосуществовать именно благодаря полному (или почти полному) отсутствию между ними конкуренции. Кроме того, не исключено, что конкуренция может возникать между видами лишь изредка (скажем, в периоды всплеск массового размножения), но следствием ее оказывается невозможность дальнейшего сосуществования в данной местности. Во всех перечисленных случаях межвидовую конкуренцию следует рассматривать как мощный фактор, влияющий на структуру сообщества и определяющий то, какие виды могут сосуществовать и каковы их характерные особенности. Влияние это не будет, однако, сказываться на уровне *постоянно действующей* конкуренции. Можно также утверждать, что в тех группах организмов, где в настоящее время конкуренция, как правило, проявляется слабо (например, среди растительноядных насекомых), она скорее всего была незначительной и в прошлом, и ее ролью как организующего фактора можно пренебречь. Тем не менее результаты имитационного моделирования Аткинсона и Шоррокса, а также возможность конкуренции в прошлом свидетельст-

вуют о том, что интенсивность *постоянно действующей* конкуренции в ряде случаев может быть практически не связана с той ролью, которую сыграла конкуренция в формировании структуры данного сообщества.

Еще одна сложность возникает, если мы рассматриваем так называемую «кажущуюся» конкуренцию за «пространство, свободное от врагов» (Holt, 1984; Jeffries, Lawton, 1984). Как указывалось в гл. 7, не исключено наличие пределов сходства как для сосуществующих видов, являющихся добычей одного хищника, так и для совместно обитающих видов, являющихся потребителями общего ресурса. Любые выводы относительно того, насколько подобные эффекты значимы в реальной обстановке, были бы сейчас преждевременны; вопрос этот еще нуждается в дальнейшем изучении. В данном месте важно только подчеркнуть, что такого рода «конкуренция» может (или могла в прошлом) происходить и в отсутствие какого-либо дефицита ресурсов (если, конечно, не считать ресурсом свободное от врагов пространство). Мы еще раз убеждаемся, что возможно влияние конкуренции на структуру сообщества даже тогда, когда ее постоянное действие вовсе не очевидно.

18.3. Доказательство, связанное с особенностями сообществ

Прогнозы, вытекающие из теории конкуренции.

Слабая взаимосвязь между «постоянно действующей конкуренцией» и организующей силой конкуренции позволила некоторым экологам заняться изучением влияния конкуренции на структуру сообществ, не задаваясь вопросом, существует ли вообще «постоянно действующая конкуренция». (Если говорить откровенно, подобные исследования, по-видимому, привлекли большую часть ученых именно возможностью уйти от ответа на этот коварный вопрос.) Первоначально с помощью этого подхода рассчитывали предсказать, *как бы* выглядело сообщество, если бы межвидовая конкуренция формировала его в настоящем или в прошлом, а затем изучить реальные сообщества и проверить, насколько они этим предсказаниям соответствуют.

Что касается самих предсказаний, то их нетрудно получить исходя из традиционной теории конкуренции (гл. 7). Сводятся они к следующим:

1. Потенциальные конкуренты, сосуществующие в определенном сообществе, должны демонстрировать хотя бы минимальное расхождение ниш.

2. Такое расхождение ниш в свою очередь часто проявляется в морфологической дифференциации.

3. Внутри любого сообщества потенциальные конкуренты с одинаковыми или почти одинаковыми нишами скорее всего существовать не могут. Вследствие этого их распределение в пространстве должно отрицательно коррелировать: каждый из конкурентов будет тяготеть к тем местообитаниям, где отсутствует другой.

При интерпретации данных, привлекаемых для проверки этих предсказаний, возникли весьма серьезные проблемы. Однако оценить их значение проще всего, проанализировав сами данные.

18.3.1. Расхождение ниш

Работа Пайка: наблюдения за шмелями подтверждают прогнозы теории конкуренции.— Конкуренция и гильдии.— Комплементарность ниш и диффузная конкуренция.— Работа Эммонса: у древесных белок ниши расходятся по четырем измерениям.— Сезонные и биотопные расхождения ниш боклопов, ...возможно, помогают избегать межвидового скрещивания, а не конкуренции.— Разделение ресурсов у насекомых-фитофагов, по-видимому, отсутствует.

Различные способы дифференциации, или расхождения, ниш у растений и животных были описаны в гл. 7. С одной стороны, может иметь место дифференцированное использование ресурсов. Оно может осуществляться как внутри самого местообитания, так и приводить к разделению микроместообитаний, различиям в географическом распространении или времени появления — если сами ресурсы разделены во времени или в пространстве. С другой стороны, конкурентоспособность видов неодинакова в зависимости от условий среды, что также может приводить к разделению микроместообитаний, географической или временной разобщенности — смотря по тому, каков характер изменения самих условий.

Изучая расхождение ниш и сосуществование внутри сообщества, Пайк (Pyke, 1982) исследовал несколько видов шмелей в шт. Колорадо. В течение лета (с 22 июня по 8 сентября) он через каждые восемь дней навещал 17 участков, расположенных вдоль высотного градиента от 2860 до 3697 м над уровнем моря, регистрируя каждый раз число особей каждого из семи наиболее обычных видов, посещающих цветки различных растений. По комбинации двух параметров — длине хоботка и глубине венчика предпочитаемых цветков — всех шмелей можно было разбить на четыре группы (рис. 18.3). «Длиннохоботные» шмели (*Bombus appositus* и *B. kirbyellus*) явно предпочитали растения с длинными венчиками, особенно *Delphinium barbeyi* (на долю которого приходилось 61 и 72% всех наблюдавшихся визитов этих двух видов шмелей соответственно). «Короткохоботные» шмели

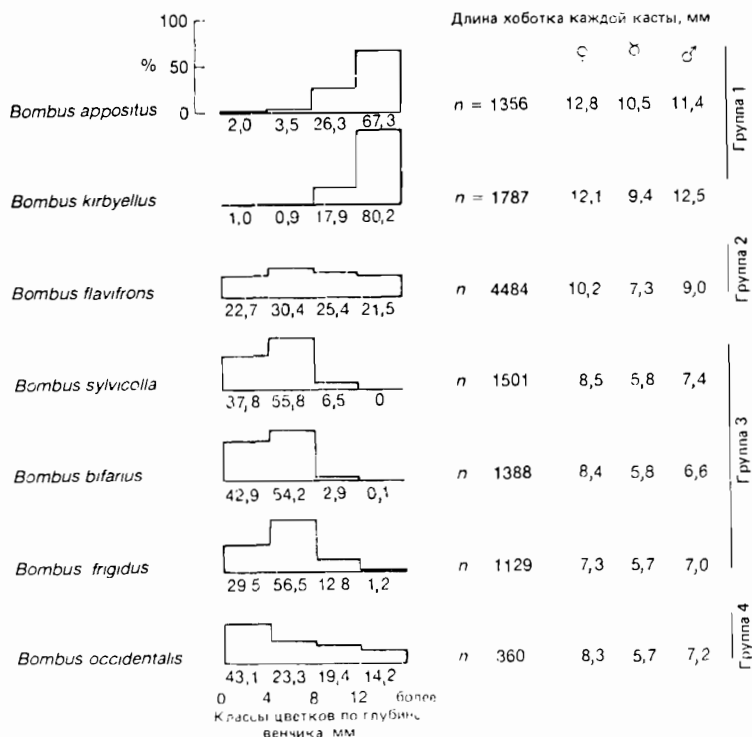


Рис. 18.3. Процент особей каждого вида шмелей от общего количества посещений ими растений с цветками четырех размерных классов. В каждом случае указано общее число наблюдений (n) и средняя длина хоботка каждой касты ♀ — матка, ♀ — стерильная рабочая самка, ♂ — самец). По длине хоботка семь видов могут быть объединены в три группы. В четвертую группу выделяется *Bombus occidentalis* с особым устройством мандибул (по Рыке, 1982, с изменениями)

(*B. sylvicola*, *B. bifarius* и *B. frigidus*) чаще всего питались на всевозможных сложноцветных и на иван-чае, у которых довольно короткие венчики. *B. flavifrons* с хоботком промежуточной длины посещал цветки с любой глубиной венчика. Наконец, еще один «короткохоботный» вид — *B. occidentalis* — питался, как и следовало ожидать, на растениях с коротким венчиком, однако при этом был способен извлекать нектар и из глубоких венчиков, прокусывая их основание с помощью крупных и мощных жвал. Из-за этой особенности его пришлось выделить в особую группу.

Соотношение численности двух «длиннохоботных» видов на различных высотах показано на графике (рис. 18.4, А). На более низких отметках преобладал *B. appositus*, а выше его почти полностью замещал *B. kirbyellus*. Аналогичная смена видов проис-

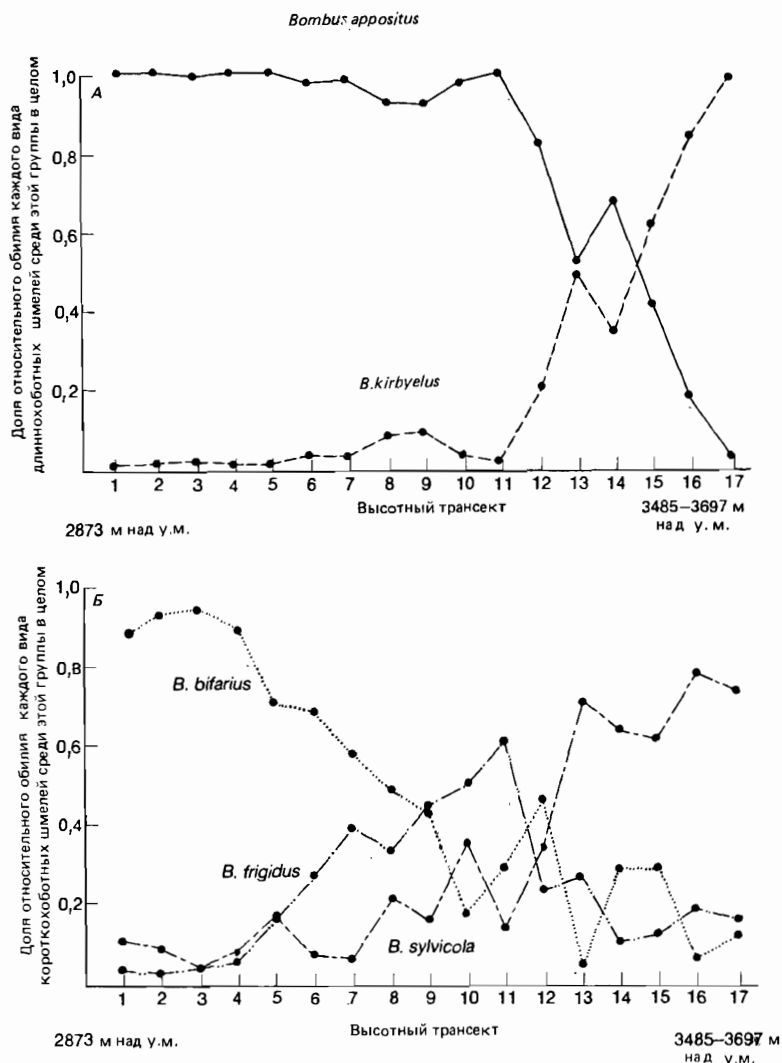


Рис. 18.4. Изменение доли разных видов шмелей вдоль вертикального трансекта для двух длиннохоботных (А) и трех короткохоботных (Б) форм (Рукс, 1982)

ходила и в группе «короткохоботных» шмелей (рис. 18.4, Б): на небольших высотах преобладал *B. bifarius*, на высокогорных участках его замещал *B. sylvicola*, а на средних высотах наиболее обильным оказался *B. frigidus*. Единственный вид шмелей с промежуточной длиной хоботка (*B. flavifrons*) встречался по

всему высотному диапазону и из всех видов был, как правило, наиболее многочисленным. Наконец, «крадущий» нектар *B. occidentalis* получал преимущество перед остальными в тех местах, где в большом количестве произрастало растение *Ipotopsis aggregata*. Остальные шмели были неспособны добраться до нектара этого вида, посещаемого колибри и бабочками.

Таким образом, в каждом отдельном пункте среди шмелей доминировал один длиннохоботный, один короткохоботный и один вид с промежуточной длиной хоботка, а *B. occidentalis* присутствовал в тех местах, где имелся доступный лишь ему источник нектара. Подобная картина хорошо согласуется с ситуацией, которую следовало бы ожидать в сообществе, сформированном конкуренцией (см. предсказания (1)–(3) в разд. 18.3). Гипотеза о важной роли конкуренции в распределении разных видов шмелей подкрепляется данными другого автора (Inouye, 1978) о двух обычно сосуществующих видах *B. appositus* и *B. flavifrons*. Когда из сообщества на время изымали один из них, оставшийся начинал гораздо интенсивнее использовать те цветы, которые ранее посещались в основном удаленным видом. Судя по всему, различия в потреблении ресурсов (по крайней мере у этих насекомых) активно поддерживаются постоянно действующей конкуренцией.

Работа Пайка затрагивает еще два важных в свете обсуждаемой темы вопроса. Во-первых, рассмотренную совокупность шмелей можно считать гильдией (см. гл. 1), т. е. группой видов, использующих сходным образом одни и те же ресурсы среды (Root, 1967). Если межвидовая конкуренция вообще происходит сейчас или происходила в прошлом, то наиболее вероятно предположение о том, что она действует (или действовала) как раз внутри гильдий. Однако предположение это еще не есть доказательство того, что члены гильдии непременно конкурируют или когда-то конкурировали между собой: проверить это как раз и должны экологи. Хотя все члены шмелиной гильдии таксономически близки друг другу, известны случаи, когда виды, находящиеся в тесном родстве, не принадлежат к одной гильдии, и наоборот, когда члены одной гильдии относятся к разным систематическим группам (см. гл. 1). Определить, относятся ли виды к одной гильдии, не всегда просто. Так, например, Браун и Дейвидсон (Brown, Davidson, 1977) показали, что конкуренция за пищу (семена растений) наблюдается между некоторыми пустынными грызунами и муравьями. Когда либо те, либо другие изымались из сообщества, наблюдалось статистически значимое увеличение численности оставшейся группы. И грызуны, и муравьи используют одни и те же ресурсы, но различными способами. Например, муравьи потребляют семена разных размеров в той пропорции, в какой они встречаются на поверхности почвы, тогда как грызуны предпочитают более крупные семена и особенно эффективно

используют их плотные подземные скопления. Принадлежат ли эти животные к одной гильдии (т. е. используют ли они одни и те же ресурсы сходным способом) — вопрос спорный.

Второй важный момент, касающийся результатов Пайка, это демонстрация *комплементарности* ниш шмелей, т. е. такого разделения ниш, при котором виды, занимающие примерно одинаковое положение по одному из измерений ниш, расходятся по другому. Так, *B. occidentalis* отличается от прочих шести видов как по кормовому растению (*Ipomopsis aggregata*), так и по способу питания («похищение» нектара). Остальные виды различаются между собой либо по длине венчика посещаемых цветков (и, следовательно, по длине хоботка), либо по высотному распределению (т. е. по предпочитаемым местообитаниям), либо по обоим этим параметрам. Когда один вид конкурирует сразу с несколькими другими видами по нескольким измерениям, такое взаимодействие называют *диффузной конкуренцией* (MacArthur, 1972).

Эммонс (Emmons, 1980), изучая биологию девяти сосуществующих видов африканских древесных белок в равнинном вечнозеленом дождевом лесу, обнаружил, что расхождение ниш происходит по четырем измерениям. Результаты его работы в обобщенном виде представлены в табл. 18.1. Каждый из двух видов рода *Funisciurus* занимал особый тип местообитаний: *F. isabella* — густой подлесок, часто связанный с бывшими вырубками, а *F. anerythrus* — сезонно или постоянно затопленные леса. Остальные семь видов, населяющие господствующую лесную формацию, можно разделить на две группы в зависимости от того, где проходит основная часть их жизнедеятельности: в пологе или же на уровне почвы. Все виды питаются главным образом плодами; исключение составляет *Myosciurus pumilio*, поедающая в большом количестве кору. Однако размеры потребляемых плодов различны. Два наиболее крупных вида — один древесный, второй наземный — способны справиться даже с самыми твердыми орехами. Наконец, количество потребляемого животного корма (всевозможные членистоногие) находится в обратной зависимости от размеров тела белки, причем по одному виду среди кроновых и наземных форм поедают такую пищу в заметных количествах.

Комплементарность в расхождении ниш по таким трем измерениям, как местообитание, вертикальное распределение и потребляемая пища, многократно отмечалась также у ящериц (Schoener, 1974) и птиц (Cody, 1968).

Сезонное разделение и дифференциация местообитаний отмечены для пяти видов бокоплавов из рода *Gammarus*, населяющих солоноватые воды Лим-Фьорда в Дании (Fenchel, Kolding, 1979; Kolding, Fenchel 1979). Географическое распространение их связано с соленостью воды (рис. 18.5). Так, *G. duebeni* встречается в наиболее опресненных участках (0—5‰), а *G. oceanicus*,

Таблица 18.1. Схема важнейших параметров разделения ресурсов у девяти видов африканских древесных белок в вечнозеленом равнинном дождевом лесу. Горизонтальными линиями обозначено практически полное экологическое разобщение по соответствующему признаку (Emmons, 1980)

Виды	Тип местообитания	Ярус активности	Типы корма, по которым различаются пищевые рационы	Размер тела
<i>Myosciurus pumilio</i>	Зрелые и нарушенные леса	Деревья	Соскребаемый слой коры	Крошечный
<i>Aethosciurus poensis</i>			Всевозможные членистоногие	Мелкий
<i>Heliosciurus rufobrachium</i>				Средний
<i>Protoxerus stangeri</i>		Напочвенный	Твердые орехи	Крупный
<i>Funisciurus lemniscatus</i>			Термиты в большом количестве Твердые орехи	Мелкий
<i>F. pyrrhopus</i>				Средний
<i>Epixerus ebii</i>				Крупный
<i>F. isabella</i>	Чащи		Листья, членистоногие	Мелкий
<i>F. anerythrus</i>	Затопляемые леса		Муравьи в большом количестве	Средний

наоборот, только в самых соленых (20—33‰). В любом конкретном месте обычно обитают лишь два доминирующих вида, а иногда в заметном количестве попадаете только один. Судя по такому характеру распределения, выбор местообитания определяется межвидовой конкуренцией, поскольку в лабораторных условиях все пять видов успешно существовали на протяжении нескольких поколений при солености, колеблющейся от 23 до 27‰. По-видимому, реализованные ниши отдельных видов существенно уже их потенциальных ниш вдоль градиента солености.

Изучая сосуществование всевозможных пар видов в различных пунктах, Колдинг и Фенхель не сумели обнаружить никакой разницы в их пищевом рационе. Все бокоплавы были всеядны и в лабораторных условиях питались и росли на самом разнообразном корме, в том числе на свежем и разлагающемся детрите животного и растительного происхождения. Однако периоды максимальной репродуктивной активности видов заметно различались (рис. 18.6). В Лим-Фьорде все изученные бокоплавы дают

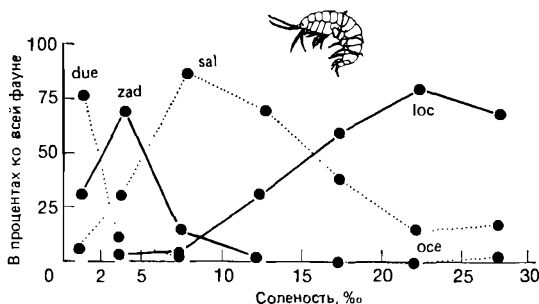


Рис. 18.5. Процент особей каждого вида бокоплавов рода *Gammarus* от общего их числа в пробах, взятых в пунктах с различной соленостью воды: due — *G. duebeni*; zad — *G. zaddachi*; sal — *G. salinus*; loc — *G. locusta*; oce — *G. oceanicus* (Fenchel, Kolding, 1979)

ежегодно одно или два поколения. Копуляция происходит в период линьки самки после того, как самец на некоторое время прикреплялся к ней (прекопуляция). На рис. 18.6 ясно видно, что в каждой паре обычно сосуществующих видов пики репродуктивной активности разделены во времени. Такая разница в хронологии размножения означает, что развитие молоди сосуществующих видов в определенной мере десинхронизировано. Это в свою очередь должно ослабить межвидовую конкуренцию за укрытия, поскольку рачки будут иметь разные размеры, а также позволит сосуществующим видам в каждый момент времени использовать неодинаковые по величине пищевые частицы. Вместе с тем разделение репродуктивных пиков во времени может играть и еще одну роль. В лабораторных условиях иногда наблюдается прекопуляция между особями разных видов, за которой следует спаривание, не приводящее к появлению потомства. Надо полагать, что против такого явления должны действовать мощные силы отбора, результатом чего может быть разделение репродуктивных периодов видов, оказавшихся соседями по градиенту солености. Подобную альтернативную гипотезу всегда следует принимать во внимание в тех случаях, когда расхождение ниш происходит по оси времени.

В литературе сообщалось о многих случаях кажущегося разделения ресурсов. Однако похоже на то, что работы, в которых обнаружить подобную дифференциацию не удавалось, как правило, просто не публиковались. Конечно возможно, что такие «неудачные» исследования были проведены неточно или неполно, в результате чего их авторам не удалось выявить наиболее существенные измерения ниш. Тем не менее часть подобных работ (например, по листовым насекомым, Rathke, 1976; Strong, 1982) выполнена вполне безупречно и убедительно свидетельст-

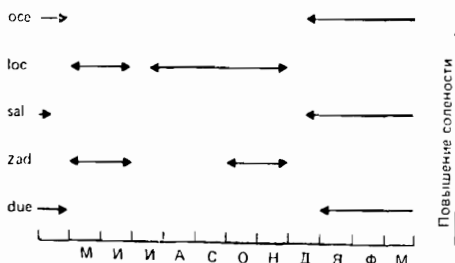


Рис. 18.6. Периоды высской прекопуляционной активности у пяти видов рода *Gammarus*. Каждый отрезок означает одно поколение (Kolding, Fenchel, 1979)

вует о том, что в ряде групп животных разделение ресурсов не является принципиальным моментом.

Стронг (Strong, 1982) исследовал группу жуков-листоедов подсемейства Hispinae, обычно совместно встречающихся в имагинальной стадии на скрученных листьях растений рода *Heliconia*. Эти долгоживущие тропические насекомые находятся между собой в близком родстве; они питаются одной и той же пищей и занимают одни и те же местообитания. Казалось бы, у них должно происходить четкое разделение ресурсов. И все же Стронг не смог обнаружить каких-либо доказательств этого, если не считать единственного вида из 13 изученных, который чуть-чуть выделялся среди остальных. Какое-либо агрессивное поведение в отношении сородичей или других видов у этих жуков отсутствует; специфичность выбора ими кормового растения не меняется в зависимости от присутствия на листьях других видов, являющихся потенциальными конкурентами; доступность пищи и местообитаний обычно не служит для этих листоедов лимитирующим фактором, хотя они сильно страдают от паразитов и хищников. Структура их сообществ, по всей видимости, не определяется разделением ресурсов, связанным с межвидовой конкуренцией. Как уже говорилось, подобная ситуация скорее всего характерна для многих сообществ растительноядных насекомых (Lawton, Strong, 1981; Strong et al., 1984).

18.3.2. Расхождение ниш в растительных сообществах

Сосуществование конкурирующих между собой растений объяснить особенно трудно.— Возможное объяснение: конкуренция за ресурсы по Тилману.— Различия ниш и локальное сосуществование трав на пастбище в Канаде.— Собранные данные позволяют предполагать конкуренцию, ...но не более того.

При изучении проблем сосуществования и структуры сообществ у животных не возникает никаких трудностей с *возмож-*

ными объяснениями наблюдаемых фактов на основе представлений о межвидовой конкуренции. Имеется, как правило, широкий спектр ресурсов и местообитаний, который может служить основой для расхождения ниш. Трудности существуют только в доказательстве подобных гипотез. Однако, когда речь идет о растениях, предложить даже возможное объяснение их разнообразию часто оказывается гораздо сложнее. В частности, Грабб (Grubb, 1977) подчеркнул, что существование «миллиона или около того видов животных легко можно объяснить наличием 300 тыс. видов растений, многие из которых имеют столь различные органы, как листья, кора, древесина, корни и т. п., и трех-четырёх уровней плотоядных организмов (Hutchinson, 1959)», однако «для автотрофных растений подобного объяснения не существует; всем им нужен свет, двуокись углерода, вода и одни и те же минеральные питательные вещества». Хатчинсон (Hutchinson, 1959) в подзаголовке своей вызвавшей большой резонанс работы о расхождении ниш и структуре сообществ спрашивал: «Почему существует так много видов животных?» Однако на вопрос «Почему существует так много видов растений?» ответить гораздо труднее.

На самом деле возможное объяснение этого факта с точки зрения межвидовой конкуренции было выдвинуто Тилманом (Tilman, 1982); подход этого автора к проблеме конкуренции за ресурсы обсуждался в гл. 3 и 7. Рис. 7.25 из гл. 7 мы воспроизводим здесь еще раз (рис. 18.7, А). На нем показан спектр возможных последствий (включая сосуществование) конкуренции между двумя видами за два типа ресурсов; можно видеть, что конечный результат зависит от изоклин нулевого прироста популяций (ИНПП) обоих видов и от положения точки снабжения каждым из двух ресурсов. На рис. 18.7, Б показана аналогичная ситуация с конкуренцией за два ресурса пяти видов. Не удивительно, что здесь возможны более разнообразные результаты, хотя для каждой точки снабжения ресурсами возможны лишь один вид, два сосуществующих или же ни одного. На рис. 18.7, Б показан также диапазон варибельности в положении точки снабжения ресурсами, которого следует ожидать (гипотетически, хотя и вполне обоснованно) в небольшом участке природной среды. Он позволяет сосуществовать всем пяти видам за счет всего двух ресурсов.

Таким путем, сочетая, с одной стороны, подход Тилмана к анализу конкуренции за ресурсы, и, с другой стороны, представления о неоднородности окружающей среды, можно объяснить сосуществование множества растений со сходными потребностями в ресурсах. Остается доказать истинность этой гипотезы и выяснить, насколько широко распространена описанная ситуация в природе (см. Tilman, 1982).

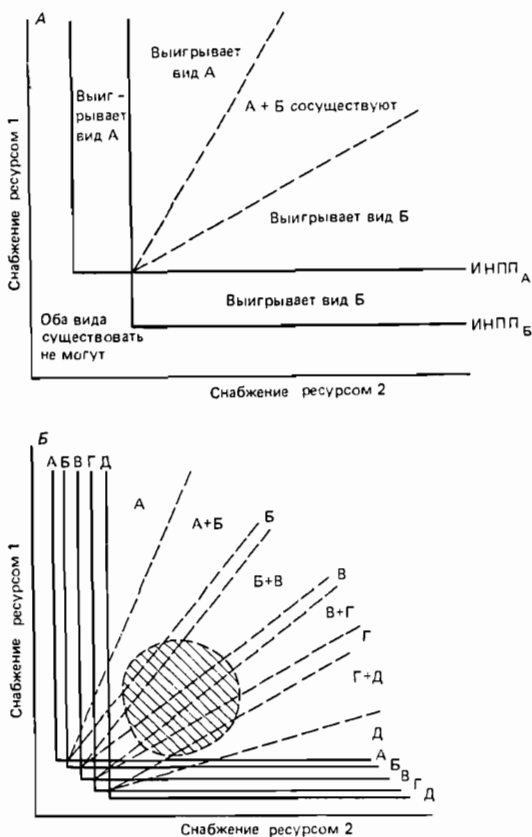


Рис. 18.7. А. Последствия конкуренции между двумя видами за два ресурса будут зависеть от изоклии нулевого прироста каждого вида и положения точки снабжения этими ресурсами (см. разд. 7.11.1). Б. Результат конкуренции между пятью видами за два ресурса также зависит от положения изоклин нулевого прироста и точек снабжения ресурсами. Каждая отдельно взятая такая точка позволяет существовать либо одному виду, либо двум вместе, либо ни одному; однако в неоднородной естественной среде, включающей различные микросреды с широким набором этих точек (заштрихованная область), могут совместно обитать все пять (или более) видов (по Tilman, 1982, с изменениями)

Кажущиеся различия ниш у ряда видов растений и особенно их совместного произрастания на отдельных небольших участках пастбищ были изучены в провинции Онтарио (Канада) (Turkington et al., 1977). Исследователи определяли частоты физического контакта для различных пар видов и сравнивали полученные данные с теоретическими частотами, рассчитанными исходя из обилия каждого вида. Основное внимание было сосре-

Таблица 18.2. Сосуществующие виды растений, населяющие почвы сходного типа на канадском пастбище, проявляют тенденцию не встречаться вместе (возможное конкурентное исключение), в то время как виды, произрастающие на разных типах почв, встречаются вместе (сосуществование при возможном разделении ниш). Отметим, что особенности почвы могут либо существовать изначально, либо возникать вследствие неодинакового поглощения питательных веществ растениями. Рассмотрены следующие виды: *Trifolium pratense* (TP), *T. repens* (TR), *Phleum pratense* (PP), *Medicago lupulina* (ML), *Bromus inermis* (BI) и *Dactylis glomerata* (DG) (по Turkington et al., 1977)

Пары видов	Совместное произрастание чаще (+) или реже (—), чем ожидается при случайном распределении	Количество статистически значимых корреляций между почвами по пяти их параметрам		Баланс корреляций
		=	—	
TR/TP	—	3	0	
TR/ML	—	2	1	+
TR/BI	+	1	1	0
TR/DG	—	0	0	
TR/PP	+	0	1	—
TP/ML	—	2	0	+
TP/BI	—	0	0	
TP/DG	+	1	0	+
TP/PP	+	1	0	+
ML/BI	+	1	1	0
ML/DG	+	0	0	
ML/PP	—	1	0	+
BI/DG	—	2	0	+
BI/PP	—	2	1	+
DG/PP	—	2	0	+

доточено на шести видах (три злака и три бобовых); результаты для них приведены в табл. 18.2. Знак (+) указывает, что два вида контактируют чаще, чем этого следовало бы ожидать при случайном распределении; знак (—) — реже, чем при случайном распределении.

Невстречаемость видов вместе могла бы означать либо их взаимоисключение в ходе конкуренции, либо сильное различие в требованиях к среде обитания, а частая совместная встречаемость — либо примерно одинаковые потребности видов (что, возможно, приводит к конкуренции между ними), либо их полное «безразличие» друг к другу (т. е. отсутствие конкуренции). Чтобы понять, какая из этих альтернатив реализуется в каждом конкретном случае, Теркингтон и его сотрудники (Turkington

et al.) проанализировали почву в непосредственной близости от корней каждого вида. Такой анализ показывает не потребности растения в определенных ресурсах, а скорее то, какими параметрами среды растение может пренебречь. В образцах почвы определяли содержание фосфора, калия, магния и кальция, а также pH. Затем для каждого фактора в отдельности установили, тяготеют ли виды конкретных пар к почвам одного или разных типов (табл. 18.2). В последнем столбце табл. 18.2 обобщены данные по общему сходству (несходству) типов почв для видов каждой пары.

В целом наблюдалась четко выраженная тенденция: растения со сходными потребностями в почвенных факторах (и расходующие питательные вещества одинаковым образом) в своем пространственном распределении демонстрировали отрицательную связь, а виды, произрастающие на почвах разных типов — положительную. В частности, виды всех пар типа «злак—злак» и «бобовое—бобовое» предпочитали почвы сходного типа, однако лишь в редких случаях тесно контактировали, что безусловно, свидетельствует об организующей роли конкуренции в этих ограниченных по площади растительных сообществах. Однако интерпретация полученных данных связана с определенными проблемами. Во-первых, некоторые пары нарушают эту общую тенденцию, а две из них (*Trifolium pratense*+*Dactylus glomerata* и *T. pratense*+*Phleum pratense*) даже демонстрируют обратную: растения живут на сходных почвах, но при этом положительно сочетаются. Во-вторых, когда результаты свидетельствуют о наличии конкуренции в парах видов, важно знать, было ли число таких пар большим, чем можно ожидать при случайном распределении. В-третьих, анализировалось лишь несколько почвенных параметров; вполне возможно, что не учтенные при этом факторы (другие измерения ниш) могли обусловить взаимоотношения, отличные от наблюдавшихся. И наконец, остается неизвестным, конкурируют ли растения за какие-либо из учтенных почвенных ресурсов в настоящее время. Таким образом, результаты позволяют лишь предполагать существование конкуренции.

18.3.3. Распределение с отрицательной сочетаемостью

В некоторых обсуждавшихся выше исследованиях описаны *можная роль диффузной конкуренции у суперкочевников.*

В некоторых обсуждавшихся выше исследованиях описаны случаи отрицательной сопряженности в распределении потенциальных конкурентов, соответствующие кажущемуся расхождению ниш. Однако известен и ряд работ, в которых характер самого распределения используется как доказательство действия межвидовой конкуренции. Прежде всего мы имеем в виду работу

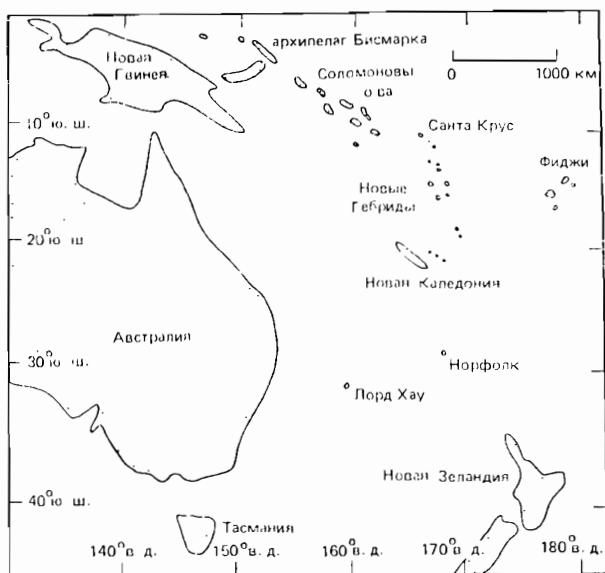


Рис. 18.8. Архипелаг Бисмарка, Соломоновы острова и Новые Гебриды, лежащие к востоку от Новой Гвинеи и Австралии

Даймонда (Diamond, 1975) по птицам островов архипелага Бисмарка у побережья Новой Гвинеи (рис. 18.8). Наиболее впечатляющим аргументом является так называемое «шахматное» распространение видов. В этом случае экологически сходные формы (члены одной гильдии) имеют взаимоисключающие, но переплетающиеся ареалы, так что на каждом острове в составе архипелага встречается только один из видов группы (или же ни одного). На рис. 18.9 распределение подобного типа показано для двух мелких экологически близких видов голубей: *Macropygia mackinlayi* и *M. nigrirostris*.

Однако «шахматные» ареалы сравнительно редки. Гораздо чаще результаты исследований Даймонда говорят о наличии диффузной конкуренции среди нескольких часто неидентифицированных видов. Для ряда из них Даймонд определил *функцию встречаемости*, т. е. зависимость между «размером» острова, S , (определяемым как вообще число встречающихся на нем видов птиц) и долей островов такого размера, I , на которых встречается рассматриваемый вид (рис. 18.10). Некоторые птицы — например мухоловка *Monarcha cinerascens* и медосос *Myzomela rammelaena* (рис. 18.10, А) — обладают, по-видимому, превосходными качествами первопоселенцев, однако с трудом сохраняются в многовидовых сообществах «крупных» островов. Таких птиц Даймонд назвал «суперкочевниками». Другие виды, в част-

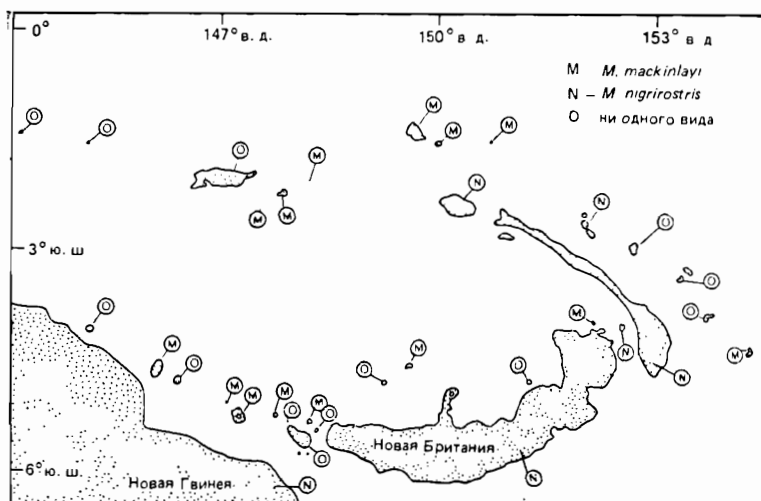


Рис. 18.9. «Шахматное» распространение двух мелких видов рода *Macropygia* в районе архипелага Бисмарка. Острова с известной фауной голубей помечены буквами М (*M. mackinlayi*), N (*M. nigrirostris*) или О (ни одного из этих видов). Можно видеть, что на большинстве островов обитает по одному из этих видов, ни на одном не встречаются оба сразу, а на некоторых нет ни одного (Diamond, 1975)

ности голубь *Chalcophaps stephani* (рис. 18.10, Б), вероятно, могут быть как полноценными первопоселенцами, так и компонентами богатых видами сообществ. Еще одна группа птиц (рис. 18.10, В), особенно отличающихся специализированным питанием или требующих строго определенных биотопов, судя по всему, обитает лишь на крупных островах. Отсутствие на таких островах «суперкочевников» (несмотря на наличие там необходимых ресурсов и условий для жизни) убедительно свидетельствует о важной роли конкуренции.

18.3.4. Выводы

Теперь можно сделать несколько выводов, касающихся рассмотренных в этом разделе свидетельств межвидовой конкуренции.

1. Ряд особенностей организации многих сообществ может быть вполне правдоподобно объяснен воздействием межвидовой конкуренции, однако доказать это часто бывает нелегко.

2. Одна из причин подобного положения, видимо, в том, что активная постоянно действующая конкуренция продемонстрирована лишь для незначительного числа сообществ. Относительно ее значения для современных экосистем в целом мы можем су-

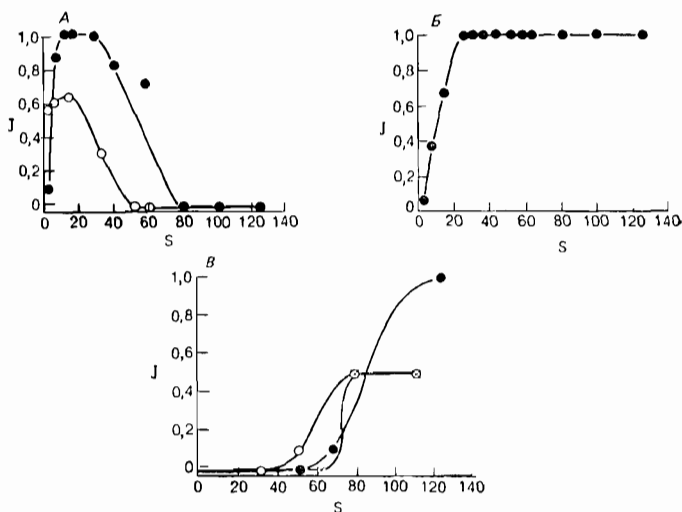


Рис. 18.10. Функции встречаемости для различных видов птиц архипелага Бисмарка. По оси ординат — доля островов, занятых данным видом, по оси абсцисс — «размер» острова (общее число живущих на нем видов птиц). А. «Суперкочевники»: мухоловка *Monarcha cinerascens* (черные кружки) и мёдосос *Myzomela pammeleana* (белые кружки). Б. Голубь *Chalcophaps stephani*, способный быть и первопоселенцем, и, по-видимому, мощным конкурентом. В. Виды, встречающиеся только на «крупных» островах: осоед *Henicopernis longicauda* (черные кружки), пастушок *Rallina tricolor* (белые кружки) и цапля *Butorides striatus* (косые крестики) (Diamond, 1975)

дить лишь очень приблизительно исходя из данных и соображений, обсуждавшихся в разделе 18.2.

3. Вместо постоянно действующей конкуренции для объяснения ситуаций, сложившихся в настоящее время, всегда можно привлечь «призрак конкурентного прошлого». Таким аргументом легко воспользоваться главным образом потому, что прошедшую конкуренцию невозможно наблюдать и, следовательно, трудно отрицать.

4. Изученные сообщества, возможно, не являются типичными. Наблюдавшие за ними экологи, как правило, специально интересовались конкуренцией и потому могли подобрать себе особые, «интересные» с их точки зрения экосистемы. Работы, в которых не удалось показать дифференциацию ниш, часто считаются «неудачными» и, судя по всему, результаты их в массе своей просто не публикуются.

5. Даже в тех случаях, когда особенности организации сообществ на первый взгляд подтверждают гипотезу о наличии конкуренции, нередко можно дать и иные объяснения. Разобшенность видов может быть, в частности, связана с преимуществами, которые дает избегание межвидового скрещивания и образова-

ния малоприспособленных гибридов (как у видов рода *Gammarus*). Кроме того, виды, как будто избегающие друг друга, могли возникнуть относительно недавно аллопатрично (т. е. в разных местностях), и области их расселения еще могут перекреститься в будущем. Во всех ситуациях, допускающих несколько альтернативных объяснений, аргументы в пользу конкурентной гипотезы подкрепляются существованием в настоящий момент конкуренции между рассматриваемыми видами (например, у шмелей, но не у листоедов подсемейства Hispinae) или заметно меньшими размерами реализованных видовых ниш по сравнению с потенциальными (как у бокоплавов рода *Gammarus*).

6. Регулярно встречаются случаи, когда организацию сообщества можно объяснить не конкуренцией, а просто случайностью. Разделение ниш может произойти из-за того, что виды специализировались независимо друг от друга и их ниши оказались различными. Даже ниши, случайным образом расположенные вдоль какого-либо измерения ресурсов, должны несколько отличаться друг от друга. Аналогичным образом ареалы видов могут не совпадать только из-за того, что каждый из них независимо от других сумел проникнуть и закрепиться лишь в незначительной доле всех пригодных для него местообитаний. Если десять красных и десять синих шаров случайным образом бросить в сто коробок, их распределение почти наверняка окажется разным. Поэтому сами по себе «различия» — еще не основание для того, чтобы предполагать действие конкуренции. Каковы же в таком случае различия, оправдывающие ее привлечение для интерпретации наблюдаемых фактов? Этой проблеме и посвящается следующий раздел главы.

18.4. Нейтральные модели и нуль-гипотезы

Не является ли структура сообщества чистой случайностью? — Нуль-гипотезы как статистический метод повышенной строгости.

Ряд исследователей, особенно Симберлофф (Simberloff) и Стронг (Strong) со своими коллегами из Университета шт. Флорида, подвергли критике то, что они назвали тенденцией объяснять «просто различия» действием межвидовой конкуренции. С другой стороны, теория конкуренции идет сейчас гораздо дальше этой тенденции, предсказывая, что сходство конкурирующих между собой видов должно иметь предел, а, следовательно, ниши их должны располагаться в пространстве ниш *скорее регулярно, чем случайно* (т. е. все ниши как бы раздвинуты — так называемая «сверхдисперсия» ниш). Теория предсказывает также, что виды с очень близкими нишами должны взаимоисключаться, а, следовательно, они должны в пространстве расходиться *сильнее, чем можно было бы ожидать на основании чистой случайности*.

Таким образом, при более строгом исследовании роли межвидовой конкуренции приходится искать ответа на следующий вопрос: значительно ли отличается наблюдаемое распределение, даже если оно представляется сложившимся при участии конкуренции, от того, которое возникло бы в сообществе в отсутствие каких бы то ни было взаимодействий между видами?

Вопросы подобного типа стимулировали ряд работ, посвященных сравнению реальных сообществ с так называемыми «нейтральными моделями». Последние представляют собой модели реальных сообществ, отражающие некоторые характеристики своих природных прототипов, но объединяющие компоненты случайным образом (см. ниже) с сознательным исключением последствий биологических взаимодействий. Фактически анализ нейтральных моделей представляет собой попытку следовать гораздо более общему подходу к научным исследованиям, заключающемуся в построении и проверке *нуль-гипотез*. Идея (вероятно, хорошо знакомая большинству читателей из сферы статистики) состоит в том, что имеющиеся данные перегруппировываются в такой форме (она и называется нейтральной моделью), которая показывает, *как бы* они выглядели в отсутствие исследуемого явления (в данном случае — межвидовых взаимодействий, в частности межвидовой конкуренции). Затем, если реальные данные демонстрируют статистически значимые отличия от нуль-гипотезы, она отвергается и делается вывод о высокой вероятности исследуемого явления. Общеизвестно, что гораздо надежнее отвергнуть (или опровергнуть) отсутствие какого-либо эффекта, чем подтвердить его наличие, поскольку существуют хорошо разработанные статистические методы, позволяющие определить, имеются ли между объектами достоверные различия, а вот методов для определения «значимого сходства» их, к сожалению, нет.

К концу данного раздела нам станет ясно, что применение нуль-гипотезы при изучении структуры сообществ — трудная задача. Разобраться в возникающих трудностях удобнее всего опять-таки на нескольких конкретных примерах использования нейтральных моделей.

18.4.1. Нейтральные модели и разделение ресурсов

Нейтральная модель использования ресурсов в сообществах ящериц, включающая четыре алгоритма перегруппировки. — Ящерицы, похоже, «выдержали экзамен». — Сходная модель для сообществ саранчовых: результат иной.

Ряд наименее спорных случаев применения этого подхода связан с изучением различий в использовании ресурсов. Так, Лолор (Lawlor, 1980) проанализировал десять сообществ ящериц

в Северной Америке, включавших от четырех до девяти видов, исходя из количества каждой из 20 категорий пищи, потребляемого каждым видом в каждом сообществе (Pianka, 1973). Был построен ряд нейтральных моделей этих сообществ (см. ниже), которые затем сравнивались с реальными прототипами с точки зрения перекрывания используемых ресурсов. Если конкуренция является или была в прошлом важным фактором, определяющим структуру реальных сообществ, то ниши входящих в них видов должны заметно различаться, а перекрывание в использовании ресурсов должно быть меньшим, чем предсказывают нейтральные модели.

Анализ моделей основывался на величинах «избирательности» видов-консументов (для некоторого вида в отношении данного ресурса она равнялась доле этого ресурса в его пищевом рационе: таким образом, численное значение ее могло колебаться от нуля до единицы). В свою очередь по этим показателям рассчитывали индекс перекрывания используемых ресурсов для каждой пары видов, который также колебался в пределах от 0 (отсутствие перекрывания) до 1 (полное перекрывание). В итоге каждое сообщество было охарактеризовано одной-единственной величиной: средним перекрыванием в использовании ресурса для всех имеющихся пар видов.

Нейтральные модели были четырех типов, поскольку строились с помощью четырех «алгоритмов перегруппировки» (АП1—АП4). В каждом варианте сохранялась какая-либо одна черта структуры исходного сообщества, в то время как остальные особенности использования ресурсов были рандомизированы.

При алгоритме АП1 первоначальную структуру сообщества изменяли в наибольшей степени. Учитывали только исходное число видов и число категорий корма. Наблюдаемые значения избирательности (в том числе нулевые) заменяли в каждом случае случайными величинами в пределах от 0 до 1. При этом нулей оказывалось гораздо меньше, чем в исходном сообществе, т. е. ширина ниши каждого вида увеличивалась.

При алгоритме АП2 случайными значениями заменяли все показатели избирательности, *кроме нулевых*. За счет этого сохранялся качественный уровень специализации каждого вида-консумента, т. е. число категорий ресурсов, в той или иной степени потребляемых каждым видом, соответствовало действительности.

Алгоритм АП3 учитывал не только исходный качественный уровень специализации, но и исходную ширину видовых ниш. Никаких случайных значений избирательности не вводилось. Однако первоначальные наборы величин были перегруппированы; иными словами, все значения избирательности (как нулевые, так и отличные от нуля) для каждого вида были случайным образом перераспределены по различным типам ресурсов.

В случае алгоритма АП4 перегруппировывались только ненулевые избирательности. Этот случай наиболее полно отражал исходную структуру сообщества.

Каждый из четырех алгоритмов применяли к каждому из десяти сообществ. В каждом из 40 случаев было получено 100 «нейтральных модельных сообществ» и вычислено 100 соответствующих им средних величин перекрывания ресурсов. Если бы конкуренция играла важную роль в сообществах, эти средние, рассчитанные по нейтральным моделям показатели перекрывания оказались бы больше наблюдаемых для реальных сообществ. Считалось, что среднее перекрывание в нейтральной модели *значимо* превышает отмечаемое в природе ($P < 0,05$), если не более 5 из 100 вариантов моделирования дадут средние величины перекрывания, меньшие, чем величина, характеризующая реальное сообщество.

Результаты представлены на рис. 18.11. Расширение ниш всех консументов (вариант АП1) приводит к максимальным средним перекрываниям (значимо

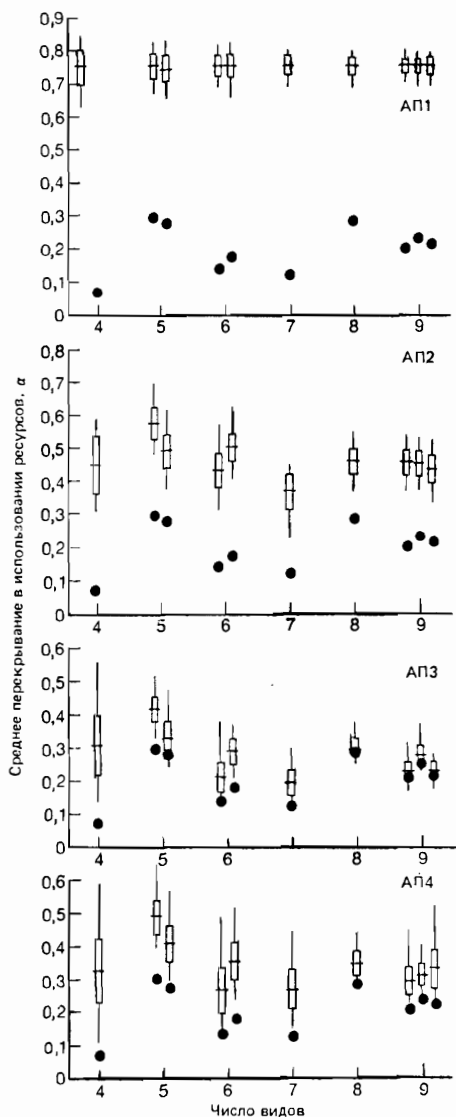


Рис. 18.11. Средние показатели перекрывания используемых ресурсов для каждого из десяти изученных сообществ североамериканских ящериц (Pianka, 1973) показаны черными кружками. Они сравниваются в каждом случае со средним значением (горизонтальная черта), стандартным отклонением (вертикальный прямоугольник) и всем диапазоном (вертикальная черта) средних значений перекрывания для соответствующего множества из ста рандомизированно составленных сообществ. Анализ проводился с помощью четырех различных алгоритмов перегруппировки (АП), описанных в тексте (Lawlor, 1980)

большим, чем в реальных сообществах). Перегруппировка наблюдаемых ненулевых избирательностей (алгоритмы АП2 и АП4) также во всех случаях давала средние перекрытия, значимо превышающие истинные. Зато в варианте АП3, где перегруппировке подвергались все значения избирательности, разница с реальными величинами не всегда была значимой, хотя для всех сообществ средние показатели, полученные с помощью моделей, оказались выше наблюдаемых. Таким образом, низкие показатели перекрытия используемых ресурсов в рассмотренных сообществах ящериц предполагают разделение ниш и значительную роль межвидовой конкуренции в формировании структуры сообщества.

Аналогичный анализ был проведен для пяти сообществ саранчовых в аридных степях (Joern, Lawlor, 1980), причем учитывалось перекрытие не только кормовых ресурсов, но и микро-местообитаний. Для обоих рассмотренных параметров результаты оказались сходными: только при полной рандомизации уровней использования всех типов ресурсов (алгоритм АП1) среднее перекрытие превысило наблюдаемое в природе. Хотя не исключено, что это указывает на некоторое разделение ресурсов в реальных сообществах, полученный результат считать убедительным нельзя. Возможно, изученные саранчовые — еще один пример сообщества растительноядных насекомых, в котором конкуренция не играет заметной роли.

18.4.2. Нейтральные модели и морфологические различия

Правило Хатчинсона для соотношений размеров.— Нейтральные модели для размеров тела и сосуществование пустынных грызунов.— Данные в пользу конкуренции среди семеноядных животных, ...но не между представителями разных гильдий.— Нейтральные модели для размеров тела и сосуществование позвоночных на островах: противоречивые оценки.

Разделение ниш часто проявляется в морфологической дифференциации. Следовательно, логично ожидать, что их обособлению будет соответствовать вполне оределенный уровень морфологических различий между представителями одной гильдии. Если говорить конкретно о гильдиях животных, организованных таким образом, что отдельные виды их четко расходятся вдоль оси, соответствующей одному ресурсу, то в пределах таких гильдий должно проявляться одно общее свойство, заключающееся в тенденции соседних по этому градиенту видов закономерно различаться размерами тела или размерами структур, связанных с питанием. Хатчинсон (Hutchinson, 1959) собрал множество относящихся к позвоночным и беспозвоночным примеров, когда в последовательности потенциальных конкурентов соседние виды различаются по массе приблизительно в 2,0, а по длине в 1,3

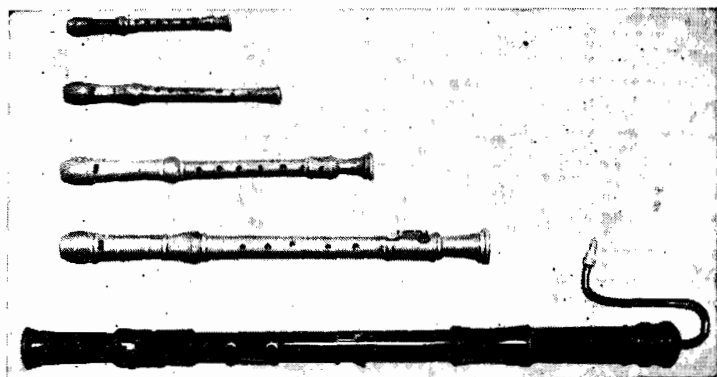


Рис. 18.12. Традиционный ансамбль музыкальных инструментов, размеры которых подчиняются правилу Хатчинсона (Ногп, Мау, 1977) (инструменты любезно предоставил Russell Acott, Оксфорд; фото B. Roberts)

(кубический корень из двух) раза. Примерно то же наблюдается и в некоторых гильдиях животных, рассмотренных нами выше. У совместно обитающих голубей рода *Macropygia* на архипелаге Бисмарка отношение средних масс тела соседних видов составляет около 1,9 (Diamond, 1975); отношение средних длин хоботков у сосуществующих в одной местности шмелей равно 1,32 (Рукс, 1982; индекс рассчитан для рабочих особей); среднее отношение длин черепа в группах африканских древесных белок, питающихся на поверхности почвы и в пологе, соответственно равно 1,45 и 1,27 (Emmons, 1980). Интересно отметить, что такое же «правило» применимо к длинам составляющих традиционный ансамбль флейт и рожков (рис. 18.12), а также к размерам колес двух- и трехколесных велосипедов для разного детского возраста (Ногп, Мау, 1977).

Применение нейтральных моделей для анализа этой кажущейся закономерности в морфологических различиях было связано в основном с одним частным аспектом проблемы, а именно с тем фактом, что совместно обитающие потенциальные конкуренты иногда сильнее различаются по морфологии, чем ожидалось бы при действии одних лишь случайных факторов. Были исследованы, например (Bowers, Brown, 1982), отношение размеров тела и сосуществование у питающихся семенами пустынных грызунов в двух масштабах: в пределах небольших (не более нескольких гектаров) участков местности и в пределах обширных географических областей. Авторы использовали данные по 95 пунктам (площадью менее 5 га в каждом случае) в трех крупнейших североамериканских пустынях: Большом Бассейне (33 пункта), Мохаве (24 пункта) и Соноре (38 пунктов). Анализировали только часто встречающиеся виды (т. е. представляющие более

Таблица 18.3. Проверка нуль-гипотезы о независимости локального сосуществования и перекрывания ареалов семеноядных грызунов в пустынях Северной Америки от размеров тела. Сочетаемость считалась положительной (+) или отрицательной (—) в зависимости от того, была ли наблюдавшаяся частота совместного обитания больше или меньше случайной. Значение p отражает вероятность случайной сочетаемости. Все значения статистически значимы, кроме данных по пустыне Мохаве (по Bowers, 1982)

Местность	Соотношение масс тела	Сочетаемость	
		—	+
Большой Бассейн	<1,5	6	0
	>1,5	15	15
$p < 0,005$			
Мохаве	<1,5	3	1
	>1,5	11	5
$p > 0,5$			
Сонора	<1,5	7	0
	>1,5	23	15
$p < 0,05$			
Локальное сосуществование (суммарные данные по всем пустыням)	<1,5	27	0
	>1,5	65	28
$p < 0,01$			
Географическое перекрывание	<1,5	44	13
	>1,5	72	60
$p = 0,01$			

5% всех особей в данной местности), за исключением лишь очень крупных (массой свыше 80 г), которые учитывались во всех случаях. Такие критерии были введены, чтобы не рассматривать редко попадающихся представителей мелких форм, на время заходящих в изучаемый пункт из других биотопов, одновременно компенсируя заниженную представленность в выборках крупных грызунов, связанную с несовершенством отлова. Используемая в данной работе методика анализа была самой простой. Определялась доля пунктов, в которых встречался каждый вид, для каждой из трех пустынь порознь и для всех трех вместе. После этого подсчитывалась ожидаемая частота совместной встречаемости в отдельном пункте для каждой возможной пары видов при допущении, что распределение каждого из них независимо от распределения остальных. Полученные значения сравнивали с реальной частотой совместной встречаемости в данных парах. Для каждой пары видов, кроме того, отмечали, составляет ли отношение масс тела больше или меньше 1,5 (использовалось

несколько заниженное отношение масс по Хатчинсону). Согласно гипотезе о конкуренции, виды со сходными размерами должны встречаться вместе реже, чем ожидается при случайном распределении, тогда как для четко различающихся по этому признаку видов такой закономерности наблюдаться не должно.

Результаты представлены в табл. 18.3. И в Большом Бассейне, и в Соноре пары видов, различающихся размерами тела менее, чем в полтора раза, сосуществуют реже, чем предсказывает случайное распределение. В пустыне Мохаве нуль-гипотезу отвергнуть не удалось (может быть, из-за недостаточно большой выборки). Однако при анализе самой крупной и наиболее полной совокупности данных — по всем пустыням сразу — нуль-гипотеза была убедительно опровергнута. Типичное распределение размеров в различных сообществах каждой из пустынь показано на рис. 18.13.

Перекрытие ареалов также, по-видимому, связано с размерами тела. Виды в парах с отношением размеров, меньшим 1,5, имеют тенденцию не встречаться вместе, в результате чего нуль-гипотеза категорически отвергается. Особенно яркие примеры разделения ареалов обнаружены у грызунов с крайними значениями размеров тела. Рис. 18.14 иллюстрирует подобный случай для трех видов крошечных перогнатов (масса менее 11 г) и двух видов крупных кенгуровых крыс (масса свыше 100 г).

Возможно, такое же значение имеет работа этих же авторов по целому комплексу гильдий пустынных грызунов (семеноядные,

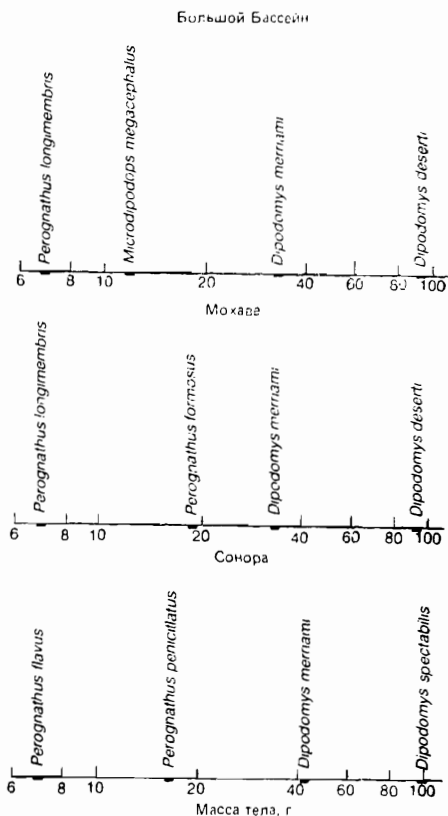


Рис. 18.13. Распределение размеров тела грызунов (использована логарифмическая шкала, так что равное расстояние между точками соответствует одинаковому отношению) в произвольно выбранных сообществах трех североамериканских пустынь. Заметно большое сходство распределения, хотя виды не всегда совпадают (Bowers, Brown, 1982)

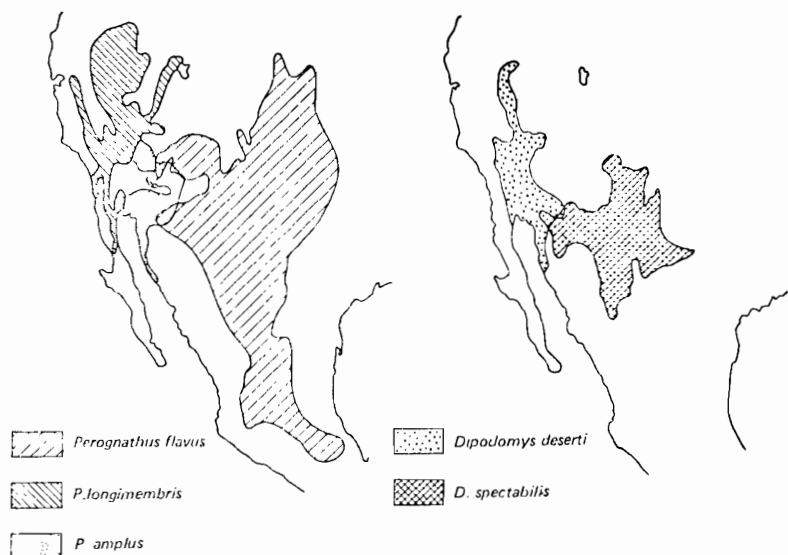


Рис. 18.14. Ареалы мелких перогнатов (*Perognathus* spp., масса тела менее 11 г) и крупных кенгуровых крыс (*Dipodomys* spp., масса тела свыше 100 г). Заметно крайне незначительное их перекрывание у видов со сходными размерами (Bowers, Brown, 1982)

листоядные, насекомоядные и всеядные виды). При общем анализе всех этих форм нуль-гипотезу не удалось опровергнуть; это говорит о том, что при исследовании слишком сильно различающихся консументов, конкуренция между которыми предполагается относительно редкой, многие важные особенности сообществ упускаются из виду.

Аналогичные задачи решали в своих исследованиях Стронг и др. (Strong et al., 1979). Они изучили три группы данных: по птицам островов Лас-Трес-Мариас у западного побережья Мексики, птицам островов Калифорнийского залива и галапагосским вьюркам. Во всех случаях на каждом отдельном острове встречалась лишь небольшая доля общего числа видов «исходной совокупности» (под которой понимались все виды, живущие на соседней материковой территории, а в последнем случае и орнитофауна островов Галапагос в целом). Эти реальные сообщества сравнивались со 100 случайно составленными «нулевыми» сообществами, в которых сохранялось число видов каждого семейства на каждом острове, но виды подбирались из исходной совокупности случайно.

При этом сравнивались отношения различных линейных промеров в парах «соседних видов» внутри семейств (под соседними понимали виды, стоящие рядом при ранжировании их по размерам тела). Наличие межвидовой конкуренции признавалось толь-

ко тогда, когда в реальных сообществах отношения длин были в целом значимо больше, чем в «нулевых». Оказалось, что такой разницы не наблюдается, поэтому отбросить нуль-гипотезу и доказать наличие межвидовой конкуренции не удалось. Однако этот вывод вызвал серьезные возражения (ср., например, Grant, Abbott, 1980; Hendrickson, 1981; Strong, Simberloff, 1981; Simberloff, Boeklen, 1981; Simberloff, 1984; Schöener, 1984); среди выдвинутых критических аргументов особого внимания заслуживают четыре:

1. В использованной методике были допущены статистические неточности: все сходилось на том, что построение и проверка нуль-гипотез для столь сложных объектов, как биологические сообщества, представляют собой крайне сложную в техническом отношении задачу.

2. Виды сравнивались по семействам. Однако конкуренция ожидается внутри *гильдий*, совсем не обязательно совпадающих с таксономическими единицами.

3. Выводы делались по орнитофаунам в целом (все виды птиц). Скорее всего при этом произошла маскировка структуры, *действительно* обусловленной межвидовой конкуренцией, другими, не связанными с ней чертами организации сообществ (ср. с результатами исследования североамериканских пустынных грызунов).

4. Исходные совокупности сами представляют собой сообщества, в которых возможно влияние межвидовой конкуренции. Поэтому не исключено, что и «нулевые» сообщества отражают ее последствия, т. е. отсутствие различий между ними и реальными сообществами может ничего не говорить о роли данного фактора.

С учетом сказанного выше оппоненты Стронга и его соавторов обнаружили больше свидетельств межвидовой конкуренции, чем показал анализ этих исследователей, хотя и не смогли доказать ее действия в каждом отдельном случае. Кроме того, было особо подчеркнуто, что невозможность опровержения нейтральной модели еще не говорит об отсутствии взаимодействий. В лучшем случае такие модели могут указать на возможность конкуренции *или же* на нежелательность ее привлечения для объяснения наблюдаемых фактов. Вероятно, самый важный вывод из этой дискуссии — то, что критики расходились в деталях анализа и в способах построения нейтральных моделей, однако в их пользе не сомневался никто. Вскоре мы еще вернемся к этому моменту.

18.4.3. Нейтральные модели и различия ареалов

Применение нейтральных моделей к данным Даймонда по распределению птиц. — Критика первого подхода. — Модифицированный способ анализа тех же данных с помощью нейтральных

моделей.— Конкуренция играет важную роль при распределении видов по островам... наряду с многими другими факторами.

Отсутствие сосуществования морфологически сходных видов на самом деле представляет собой лишь частный случай невозможности совместного обитания потенциальных конкурентов в целом. На ее основе Даймонд (Diamond, 1975), например, предложил действие конкуренции среди птиц архипелага Бисмарка. Однако Коннор и Симберлофф (Connor, Simberloff, 1979), используя нейтральные модели, оспорили выводы, сделанные Даймондом и другими авторами на основе данных о распределении видов по островам. В построенных моделях сохранились всего три параметра реальной структуры сообществ: число видов на каждом острове (что отражало различия в размерах островов), число островов, заселенных каждым видом (это отражало различия в способностях видов к расселению и колонизации) и общий вид функции встречаемости каждого вида (см. разд. 18.3.3). В рамках этих ограничений Коннор и Симберлофф случайным способом составили сообщества из исходной совокупности видов (ее роль играла орнитофауна архипелага в целом). Они проанализировали данные по птицам островов Новые Гебриды (см. рис. 18.8), а также по птицам и летучим мышам Вест-Индии, во всех случаях придя к заключению, что реальные сообщества не имеют значимых отклонений от случайно подобранных.

Как и результаты Стронга с соавторами, о которых шла речь выше, эти выводы подверглись критике (Alatalo, 1982; Diamond, Gilpin, 1982; Gilpin, Diamond, 1982, 1984). На первое место был вновь поставлен вопрос о том, до какой степени нейтральные модели действительно свободны от влияния межвидовой конкуренции. Ведь использованные при построении таких моделей совокупности видов, способности их заселять острова и функции встречаемости могли в свое время сформироваться именно под воздействием конкуренции. Следует также заметить, что в анализе Коннора и Симберлоффа были допущены серьезные статистические ошибки (Gilpin, Diamond, 1984).

Кроме того, на этих авторов произвел, например, большое впечатление тот факт, что ожидаемое число пар взаимоисключающих видов в случайно подобранных сообществах птиц Вест-Индии (т. е. видов, никогда не встречающихся вместе на одном острове) составляет 12 448, а реально наблюдаемое количество таких пар — 12 757. Однако это сходство обманчиво. Если бы каждый из рассмотренных 211 видов полностью исключался только одним другим видом, получилось бы не более 106 таких пар. Если же существование всех 309 таких пар (12 757—12 448) можно было бы приписать влиянию конкуренции, каждый вид исключался бы конкуренцией в среднем с тремя другими видами (Alatalo, 1982). Следовательно, подобного типа отклоне-

ния в сообществах птиц и летучих мышей Вест-Индии, несмотря на кажущуюся количественную незначительность, на самом деле свидетельствуют о воздействии какого-то неслучайного фактора. Что касается ситуации на Новых Гебридах (63 наблюдаемые пары взаимоисключающих видов при 63 ожидаемых), она, по-видимому, вполне объясняется случайностью. В этой связи интересно отметить, что авторы первой работы по распределению видов этой группы не настаивали при интерпретации своих данных на действии межвидовой конкуренции (Diamond, Marshall, 1977).

Даймонд и Гилпин (Diamond, Gilpin, 1982; Gilpin, Diamond, 1982) особенно резко критиковали один из аспектов методики Коннора и Симберлоффа: «Если рассматривать всю совокупность видов вместо отдельной экологически обособленной гильдии, особенности распределения, обусловленные конкуренцией, потонут среди гигантского количества посторонних данных («эффект разведения»), — писали они. Это замечание четко перекликается с пунктами (2) и (3), приведенными в конце предыдущего раздела. Выход, предложенный Даймондом и Гилпином, состоял в построении более совершенной с их точки зрения нейтральной модели. Следуя Коннору и Симберлоффу, они рассчитали для каждой пары видов стандартные индексы сходства:

Наблюдаемое число общих островов	—	Ожидаемое число общих островов
----------------------------------	---	--------------------------------

Стандартное отклонение ожидаемого числа

Если виды распределены так, как предсказывает случайная модель, индексы сходства будут распределены нормально со средним значением, равным нулю, и стандартным отклонением, равным единице. Однако для пар конкурирующих видов эти индексы будут заметно отрицательными (реальное число общих островов будет меньше ожидаемого).

На рис. 18.15 показаны реальное и полученное с помощью нейтральной модели распределения индексов сходства для сообществ птиц архипелага Бисмарка. Различия между наблюдаемой и предсказанной картинами высоко значимы ($P < 10^{-8}$), но в целом отмечен заметный избыток *положительных* сочетаний в парах (средний индекс сходства равен $+0,69$ стандартного отклонения). Кроме того, имелся и длинный шлейф избыточных отрицательных сочетаний (лучше заметен на рис. 18.15, Б). На этом примере можно убедиться, что обобщенное сравнение на одном графике реальных и нейтральных модельных сообществ дает весьма скудную информацию о важнейших различиях между ними. С одной стороны, в огромном количестве пар совы сравниваются с колибри, утки со славками и т. д. (подавляющее большинство пар вблизи центра распределения), что не несет никакой информации о рассматриваемой проблеме — влиянии конкуренции. С другой стороны, обнаруживается значительное число рез-

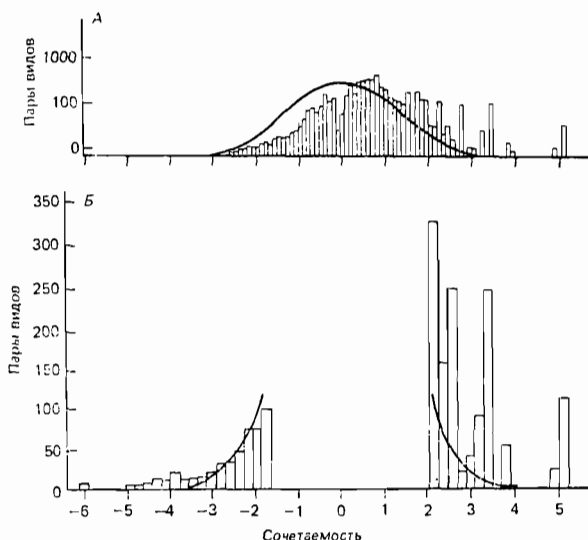


Рис. 18.15. Сравнение наблюдаемых (гистограммы) и полученных с помощью нейтральной модели (кривые) индексов сходства для попарного распределения видов птиц на архипелаге Бисмарка (Gilpin, Diamond, 1982). А. Все 11 325 пар видов при логарифмической шкале по оси ординат. Б. Шлейфы распределения при арифметической шкале по той же оси

ко уклоняющихся пар (их превосходно выявляет анализ нейтральной модели), для существования которых конкуренция является всего лишь одним из нескольких возможных объяснений.

Гилпин и Даймонд стремились как-то интерпретировать наличие всех пар с сочетаемостью видов, выходящей за пределы $+3$ или -3 стандартных отклонений (рис. 18.15, Б). Большинство случаев сильно выраженной отрицательной сочетаемости было связано с разницей в экологии (конкуренция маловероятна), но при этом резко различались и функции встречаемости. Так, плодоядный скворец *Aplonis metallica* встречается на 28 крупных и средних островах, а мелкий «суперкочевник» — медросос *Myzomela rammelaena* — на 23 мелких и средних. Лишь на пяти островах оба вида встречаются вместе. За особыми вариантами распространения может скрываться еще одна причина — различное географическое происхождение. Известно, что одни виды заселили архипелаг Бисмарка с запада, с Новой Гвинеи, а другие — с Соломоновых островов на востоке. При этом часть птиц достигла лишь окраин архипелага, поэтому их распределение на нем поневоле оказывается «необычным».

Третий фактор, обуславливающий отрицательную сочетаемость видов, — конкуренция между ними. Гилпин и Даймонд называют четыре пары с индексами сходства менее -3 стандарт-

ных отклонений. Их виды, безусловно, были представителями одной и той же гильдии. В каждой из этих пар наблюдались «шахматные» ареалы видов (Diamond, 1975).

Положительная сочетаемость определялась такими факторами, как одинаковая функция встречаемости, общее географическое происхождение, эндемизм (распространение ряда видов ограничивалось всего одним из крупных островов архипелага), сходство местообитаний.

В целом же, учитывая все сказанное выше, можно считать, что уточненный подход Гилпина и Даймонда к нейтральным моделям раскрыл роль межвидовой конкуренции в организации сообществ птиц на архипелаге Бисмарка, хотя и в варианте этих авторов еще сохранялись многие недостатки первоначального анализа. Роль конкуренции была четко установлена лишь в немногих случаях, но предполагалась в гораздо большем их числе (там, где важное значение имеют функции встречаемости и возможна диффузная конкуренция). Столь же существенно по-видимому, следующее заключение Гилпина и Даймонда: даже если роль межвидовой конкуренции значительна, она все же остается лишь одним из нескольких основных факторов организации сообщества.

18.4.4. Оценка эффективности метода нейтральных моделей

Нейтральная модель для проверки нейтральных моделей?

Итак, какой же «приговор» следует вынести методу нейтральных моделей? Самое главное, наверное, то, что общая ориентация его, безусловно, заслуживает одобрения. Конечно, надо бороться с искушением видеть конкуренцию в сообществе лишь только потому, что мы ее там ищем; даже те, кто критиковал первые нейтральные модели, старались предложить взамен улучшенные их версии. С другой стороны, этот подход ограничен в своем применении группами (как правило, гильдиями), внутри которых конкуренция априорно возможна.

Во-вторых, описанный метод правомерен только при исключении из самой нейтральной модели всех возможных эффектов конкуренции. Это положение очень четко подтверждено компьютерными исследованиями Колуэлла и Уинклера (Colwell, Winkler, 1984). Используя программу GOD (bor), они построили модель биоты, филогенетические связи которой подчиняются определенным законам. Полученные таким путем отдельные комплексы «материковой биоты» заселяют архипелаги согласно программе WALLACE (Уоллес) с учетом или без учета конкуренции как организующего сообщества фактора. В отличие от натуралистов-полевиков Колуэлл и Уинклер заранее *знали*, участвует ли она в формировании структуры биоценозов. Интересным и несколько обескураживающим результатом было то, что некото-

рые из описанных выше нейтральных моделей не позволяли обнаружить каких-либо последствий конкуренции, даже если она задавалась программой. Причин, затрудняющих выявление «призрака конкурентного прошлого», несколько. Главная из них в том, что наиболее уязвимые для конкурентного исключения виды, по всей видимости, уже давно исчезли из биоты всего архипелага. Важной задачей будущих исследований является поиск более адекватных нейтральных моделей.

Применение нейтральных моделей полезно тем, что требует вдумчивого анализа данных и может уберечь от чересчур поспешных выводов. И все же этот подход никогда не заменит детального изучения экологии вида в природе или полевых экспериментов, направленных на выявление конкуренции путем повышения или сокращения обилия видов. Нейтральные модели могут быть лишь одним из средств, используемых синэкологами.

18.5. Роль конкуренции: некоторые выводы

1. Роль межвидовой конкуренции в организации сообществ легко себе представить, но обычно трудно продемонстрировать. Многие особенности их структуры, которые можно было бы приписать ее действию, допускают и иное объяснение. Кроме того, считается, что основное свое влияние такая конкуренция уже проявила в прошлом, и сейчас встречается редко. Эти трудности требуют от исследователя особой осторожности и научной строгости.

2. Совершенно ясно, что значение межвидовой конкуренции неодинаково в разных сообществах, и результаты ее могут быть различными. Так, она, по-видимому, часто сильна в сообществах позвоночных, в особенности в стабильных и богатых видами экосистемах, а также в сообществах с доминированием прикрепленных организмов, в частности растений и кораллов. В то же время в сообществах растительноядных насекомых, например, ее организующая роль проявляется гораздо реже.

3. Даже когда межвидовая конкуренция оказывает существенное влияние, на ее долю часто приходится лишь небольшая часть межвидовых взаимодействий внутри сообщества. В большинстве случаев она заметна только между членами одной гильдии, причем даже внутри гильдии более или менее значительно конкурируют, по-видимому, только виды с наиболее сходными нишами. Поэтому последствия конкуренции легко проглядеть (и сделать из этого неверные выводы), привлекая для анализа крупные и неоднородные комплексы видов.

Значение конкуренции еще будет обсуждаться в гл. 22 после рассмотрения других организующих (и дезорганизующих) сил, действующих в сообществах.

Влияние хищничества и нарушений на структуру сообществ

19.1. Введение

Нарушение — важнейший элемент экологической действительности.

Пытаясь разобраться в том, как функционирует сложнейший мир природных сообществ, мы поневоле прибегаем к упрощениям. Это допустимо в экспериментальных исследованиях, когда опыт проходит в контролируемых условиях простых, идеализированных «микрокосмов» (всего с одним видом или с парой конкурентов), а также при имитации какого-либо небольшого фрагмента реального мира с помощью математической модели. Мы также вынужденно упрощаем ситуацию, изучая и описывая природу идеализированным образом — например, рассматривая среду обитания как однородную, представляя сукцессию в виде строго определенной последовательности сообществ во времени или считая зональность результатом непрерывной смены условий в пространстве. Реальный мир не таков, но всякая попытка описать его во всей сложности неизбежно натолкнется на неоткрытые до сих пор принципы и законы природы.

Часто приходится слышать, что биологи «завидуют» физикам, поскольку вынуждены работать с системами, на первый взгляд не подчиняющимися фундаментальным законам, подобным началам термодинамики, или стройному порядку, свойственному периодической системе химических элементов. Одна из причин того, почему в экологии трудно сформулировать простые законы — постоянная изменчивость изучаемых объектов; организмы приобретают новые наследственные признаки и эволюционируют, а следовательно, меняются по крайней мере некоторые законы их поведения и взаимодействия. Работа химика или физика стала бы совершенно иной, имея они дело с постоянно меняющейся периодической таблицей или случайно варьирующей гравитационной постоянной.

Желание видеть живые системы столь же простыми, как и физические явления, может увести нас от понимания самой сути экологии. Ее объекты непрерывно изменяются — не существует ни однородных сред обитания, ни двух одинаковых по условиям лет. Более того, самые мелкие единицы, с которыми работают экологи (отдельные организмы или их части), существуют в ко-

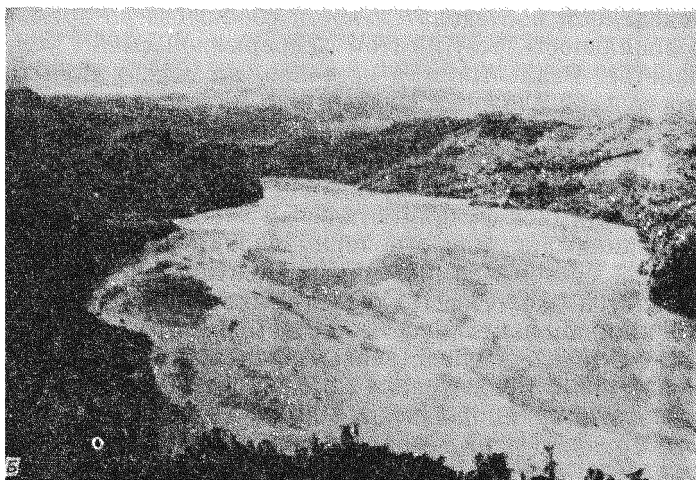


Рис. 19.1. Нарушенные сообщества. А. Участок «Гамма-леса» с высоты птичьего полета. Гибель деревьев в центре вызвана хроническим (20 ч в сутки) гамма-облучением от источника мощностью 9500 Ки (цезий-137 в металлической трубке) в течение примерно полугода. Этот эксперимент, начавшийся в 1961 г., является частью программы по биологии окружающей среды, разработанной Брукхейвенской национальной лабораторией специально для изучения последствий долговременного хронического воздействия на экосистемы ионизирую-

личестве ничтожно малом по сравнению с числом молекул в пробирке, так что мы никак не можем сбрасывать со счетов (как это обычно делает химик) случайную природу событий. Единственный лесной пожар способен привести к полному исчезновению редкого вида.

Если экологические сообщества неоднородны, непрерывно изменяются и подвержены случайным влияниям, такими обстоятельствами пренебрегать никак нельзя. Теория должна быть достаточно надежной, чтобы все это учитывать. Вот почему целая глава этой книги посвящена «нарушениям». К числу сил, вызывающих их, относятся, например, хищники, землетрясения, пожары, роющие норы грызуны и даже отдельные капли дождя. Важно не подходить к явлениям в изучаемых сообществах с человеческими мерками: капля дождя способна погубить проросток, а можно ли представить себе более серьезное нарушение для живой системы, чем внезапная смерть?



шей радиации. Растения сильно различаются по устойчивости к ней. Среди встречающихся в этом лесу видов один из самых невосприимчивых — осока пенсильванская (*Carex pensylvanica*), выжившая при облучении до 350 Р/день. Сосна жесткая (*Pinus rigida*), напротив, одно из наиболее чувствительных здесь высших растений: она погибает уже при 20 Р/день. Б. Медный рудник на острове Бугенвиль (Папуа-Новая Гвинея). Пустая порода (80 тыс. т ежедневно) заполняет долину реки Джаба и сносится в море. Ее токсическое воздействие до сих пор не выяснено, однако исходный дождевой лес вряд ли сможет здесь восстановиться (фото любезно предоставлено А. D. Bradshaw). В. Нарушения иного масштаба: кротовины на кладбище в Англии (фото Heather Angel)

Еще один важный аргумент в пользу внимательного анализа экологических нарушений — то, что мы сами, люди, резко вмешиваемся в ход природных процессов, развивая сельское и лесное хозяйства, внося удобрения и загрязняя среду, занимаясь туризмом и охотой (рис. 19.1). Подавляющее большинство экосистем земного шара (а теперь, возможно, и все) утратило свое первоначальное «идеальное» состояние в связи с деятельностью человека. Не исключено, что эколог, поставивший перед собой цель исследовать ненарушенное сообщество (например, девственный лес), потратит всю жизнь на его поиски!

19.1.1. Нарушения и разнообразие сообществ

Большое разнообразие видов, которое можно обнаружить в сообществе, — один из камней преткновения в экологии. В идеальном мире следовало бы ожидать, что наиболее конкурентоспособный вид (т. е. наиболее эффективно «превращающий» ограниченные ресурсы в своих потомков) обрекает менее конкурентоспособного на вымирание. Следовательно, разнообразие видов в сообществах должно объясняться разделением ресурсов между видами, потребности которых не полностью перекрываются (разделение ресурсов обсуждалось в гл. 18). Однако довод этот покоится на двух не всегда правомерных предположениях.

Во-первых, допускается, что организмы действительно конкурируют между собой, а это в свою очередь предполагает ограниченное количество ресурсов. Однако известно множество ситуаций, когда какие-то нарушения — скажем, выпас, штормы на скалистом побережье или частые пожары — поддерживают низкую численность популяций, так что ресурсы перестают быть лимитирующим фактором, и особи за них не конкурируют.

Во-вторых, предполагается, что, когда действует конкуренция и ресурсы ограничены, один вид неизбежно вытесняет другой. Однако в реальном мире, где один год не бывает в точности похож на другой и нет двух совершенно одинаковых участков поверхности, процесс конкурентного исключения может так никогда и не достичь своего хрестоматийного итога (разд. 7.6). Любая сила, непрерывно меняющая направление своего действия, как минимум оттягивает, а то и вовсе предотвращает наступление равновесия, или стабильного исхода. Любая сила, способная попросту прервать процесс конкурентного исключения, может предотвратить вымирание и стимулировать видовое разнообразие.

19.1.2. Что такое нарушение?

Истинная роль нарушения определяется его масштабами. — «Бедствия» и «катастрофы».

Согласно «Оксфордскому словарю английского языка», нарушение (disturbance) — это «прерывание спокойствия, мира, покоя или сложившегося хода вещей; препятствие правильному осуществлению какого-либо действия или процесса». Следовательно, нарушение — событие необычное с точки зрения нормы и с ней несовместимое. В то же время ряд событий и изменений в сообществе представляет собой нормальное свойство среды обитания. Чередование дня и ночи, систематическое воздействие прилива и отлива на скалистое побережье, падение деревьев в лесу — все это регулярно повторяющиеся и ожидаемые явления, с которыми сталкиваются популяции организмов в сообществе. Тем не менее для отдельной креветки, занесенной приливом в лужу на скале, или для травянистого растения нижнего лесного яруса подобные повседневно происходящие в сообществе изменения могут оказаться роковыми. Ясно поэтому, что определить нарушение можно только с точки зрения масштаба, используемого при анализе той или иной живой системы.

Иногда полезно различать бедствия (disaster) и катастрофы (catastrophe). Первыми условимся считать события, происходящие в жизни популяций достаточно часто, чтобы вызвать давление отбора и привести к эволюционным изменениям. В результате бедствий популяция может приобрести новые свойства, и когда аналогичная ситуация встретится в следующий раз, отреагировать на нее уже иначе или даже вообще не пострадать. В отличие от этого катастрофой мы будем называть нарушение, слишком редкое для того, чтобы популяции сохранили о нем «генетическую память» к тому времени, когда оно повторится. Когда произойдет следующее извержение вулкана Сент-Хеленс (шт. Вашингтон, США), растения и животные населяющие его склоны, вряд ли пострадают меньше, чем при извержении 18 мая 1980 г. (Baross et al., 1982). Зато ураганы, вываливающие леса Новой Англии, наблюдаются достаточно часто, чтобы назвать их бедствиями, а не катастрофами. Экологическим (а возможно, и эволюционным) их следствием является то, что характерная здесь лесная порода, веймутова сосна (*Pinus strobus*), имеет все особенности видов пионерных стадий сукцессии — быстрое созревание, эффективное рассеивание семян и т. д.

В этой главе мы объединяем хищничество и нарушения, поскольку деятельность хищников часто приводит к отклонениям от «нормального» хода сукцессии, а вспышки численности вре-

дителей и патогенных организмов (условно мы будем считать их хищниками) подчас резко и существенно изменяют сложившиеся условия. Более того, в отдельных случаях хищничество, вызывающее образование пригодных для заселения «пустот» в сообществе, по своим результатам совершенно аналогично ударам волн по скалистому берегу или обрушившемуся на лес урагану. (Кстати, заметим, что основная информация, касающаяся роли хищников в сообществе, получена в ходе нарушений — их изъятия, контролирования или интродукции. Биолог *использует* нарушение в качестве экспериментального инструмента, чтобы выяснить, как функционирует экосистема; точно так же физик раскачивает маятник, пытаясь понять, как достигается состояние покоя.)

Сначала мы рассмотрим, какими путями нарушения, вызванные хищниками, паразитами и болезнями, могут влиять на структуру сообществ. Затем обсудим последствия изменений условий во времени и физических воздействий. И наконец, будет изложена неравновесная теория структуры сообщества, ключевую роль в которой играют нарушения. Она сильно отличается от построений, основанных на конкурентном равновесии и обсуждавшихся в гл. 7 и 18.

19.2. Влияние хищничества на структуру сообществ

В предшествующих главах постоянно подчеркивалось, что среди хищников и паразитов почти (или даже совсем) нет по-настоящему неспециализированных видов. Все они в той или иной степени предпочитают определенную добычу, причем иногда их пищевой рацион крайне узок. Воздействие на структуру сообществ видов «специалистов» и «генералистов» может быть весьма различным.

19.2.1. Неспециализированные хищники

Выведание травы кроликами: эксперименты, поставленные природой и человеком.— Сосуществование, опосредованное эксплуатацией.

Сенокосилки и кролики отличаются практически нулевой избирательностью. И те и другие способны поддерживать травостой обширных пространств в состоянии низкорослого дерна. Первым, кто заметил, что скашивание может повышать видовое разнообразие растений, был Чарльз Дарвин (Darwin, 1859). Он писал, что «если травостой, который скашивался на протяжении долгого времени (или, что то же самое, обгрызался вблизи от земли четвероногими), дать свободно расти, то более слабые, даже полностью развившиеся растения, будут

постепенно погублены более сильными. Так, из 20 видов, произраставших на небольшом участке скашиваемого газона (примерно 1 м²), девять видов погибли под влиянием остальных, когда травостой перестали трогать».

Кролики все-таки более разборчивы, чем сенокосилки, что наглядно доказывает присутствие по соседству с их норами несъедобных для этих животных растений (например, красавки, крапивы двудомной, паслена сладко-горького, бузины черной). Тем не менее во многих регионах воздействие кроликов и сенокосов на травостой, по-видимому, примерно одинаково по последствиям. Для Великобритании кролик не является местным видом; его завоз (вероятно, в XII в.) и последующее распространение, очевидно, были мощнейшими нарушающими растительность факторами. С течением времени присутствие этого вида и его воздействие на природу стало здесь нормой. Поэтому преднамеренное изъятие кроликов из экосистем Британских островов нарушает новое сложившееся статус-кво. Тенсли и Адамсон (Tansley, Adamson, 1925) удалили их из района богатых видами лугов на меловых породах возвышенности Саут-Даунс (Англия); вскоре здесь стало доминировать всего несколько видов трав. В 1954 г. в Великобританию была завезена вирусная болезнь миксоматоз, резко сократившая численность кроликов. Немедленной реакцией со стороны растительности было возрастание наблюдаемого количества цветущих многолетних трав (например, орхидных). Они всегда присутствовали в растительном покрове, но из-за регулярного объедания были незаметны. Позже стали доминировать несколько видов злаков (как и в экспериментах Тенсли и Адамсона), а спустя еще некоторое время число их видов также пошло на спад, и в сообществах заняли господствующее положение наиболее высокорослые и самозатеняющиеся представители этого семейства.

По всей видимости, выедание травы кроликами сдерживало развитие агрессивных, доминантных злаков, позволяя сохраняться относительно высокому флористическому разнообразию. В то же время при усилении интенсивности стравливания видовое богатство лугов может и сокращаться, так как животному приходится переключаться с сильно выеденных предпочтительных видов растений на прочие, еще достаточно обильные. В результате части видов растений может угрожать вымирание. На рис. 19.2 показаны типы зависимости между интенсивностью стравливания кроликами травостоя (по шкале от 0 до 5) и его флористическим богатством для песчаных дюн Фризских островов (Нидерланды).

Даже консумент, полностью лишенный избирательности (как сенокосилка), будет неодинаково влиять на рост разных видов растений. Как правило, сильнее страдают более высоко-

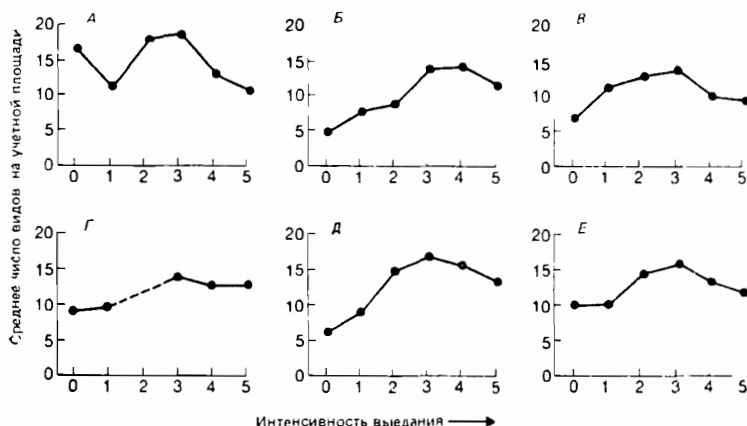


Рис. 19.2. Зависимость между видовым богатством растений и интенсивностью скармливания травы кроликами (по пятибалльной шкале) на участках площадью 1 м² пяти песчаных дюн по отдельности (А—Д) и для всех их вместе (Е) (по Zeevalking, Fresco, 1977)

рослые формы, а растения с хорошо развитыми подземными запасающими органами быстрее восстанавливаются. Последствия неизбирательного скармливания для сообщества будут определяться тем, какие группы видов страдают в наибольшей степени. Если сильнее всего выедаются подчиненные формы, они могут постепенно исчезнуть, и разнообразие сократится. Если же больше других страдают доминанты с высокой конкурентоспособностью, интенсивное скармливание или скашивание обычно приводит к освобождению пространства и ресурсов для остальных видов, и разнообразие может возрасти. Когда хищничество создает условия для совместного обитания видов, конкурентно исключаящих друг друга в его отсутствие (благодаря тому, что плотность некоторых или всех видов сокращается до уровня, при котором роль конкуренции пренебрежимо мала), это явление называют «сосуществованием, опосредованным эксплуатацией».

19.2.2. Влияние относительно избирательных хищников

Фитофаги: улитки и водоросли. — Улитки и крабы. — Крабы и чайки. — Хищничество и затухание кривых разнообразия. — Разнообразие снижается, когда хищники предпочитают менее конкурентоспособные виды. — Эксперимент с планктоном. — Хищники: работа Пейна (морские звезды на каменистом берегу).

На скалистых побережьях Новой Англии (США) улитка литторина *Littorina littorea* — наиболее многочисленный и важный растительноядный вид средней и нижней литорали. Она может питаться самыми разнообразными водорослями, но явно предпочитает мелкие мягкие формы, в частности зеленые водоросли рода энтероморфа (*Enteromorpha*), у которых, по всей видимости, отсутствуют физические и химические средства защиты, препятствующие их поеданию этим моллюском. Наименее предпочтительная пища — гораздо более жесткие формы (например, многолетняя багрянка хондрус — *Chondrus crispus* — и бурые водоросли рода *Fucus*). Они либо никогда не поедаются *L. littorea*, либо потребляются лишь в случае временного полного отсутствия другого доступного корма.

Любченко (Lubchenko, 1978) заметила, что состав водорослей в водоемах приливо-отливной зоны колебался от почти чистых зарослей *Enteromorpha intestinalis* до противоположной крайности — сильного преобладания *Chondrus crispus*. Чтобы выяснить, связаны ли эти различия с выеданием *L. littorea*, все эти улитки были пересажены из водоема с преобладанием хондруса в водоем, заросший энтероморфой, и в течение 17 мес отмечались происходящие изменения. В контрольном сообществе с доминированием хондруса эти моллюски питались микроскопическими растениями и ранними стадиями развития многочисленных короткоживущих водорослей (в том числе и энтероморфой), поселяющихся на его поверхности. Никаких перемен в видовом составе водорослей здесь не произошло. Однако в водоеме с хондрусом, откуда литторин удалили, немедленно поселились или развились из микроскопических зачатков энтероморфа и некоторые другие короткоживущие сезонные водоросли, ставшие весьма обильными. В конце концов энтероморфа превратилась в доминанта и вытеснила хондрус. После ее поселения на этой багрянке прямоостоячие талломы последней бледнели и отмирали. Очевидно, что доминирование хондруса в водоемах обусловлено присутствием литторины. Пересаживание ее в сообщество с преобладанием энтероморфы привело через год к сокращению покрытия этой зеленой водоросли со 100 до менее 5%. Хондрус заселяет водоемы медленно, но в конечном итоге становится доминантом там, где береговая улитка выедает его конкурента.

Почему же этот моллюск в одних водоемах встречается, а в других нет? Дело в том, что он заселяет их на стадии неполовозрелой планктонной личинки. Хотя вероятность заноса как в водоемы с энтероморфой, так и в водоемы с хондрусом одинакова, краб *Carcinus maenas*, обитающий в зарослях зеленой водоросли, питается молодью улиток и препятствует возникновению новой популяции моллюска. Последнее звено в этой запутанной цепочке взаимодействий — влияние чаек, вые-

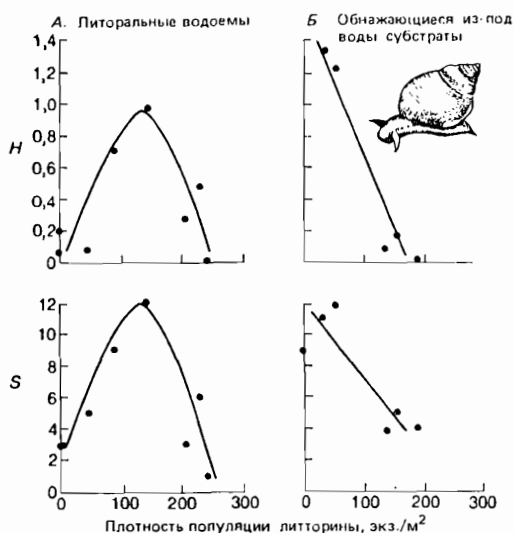


Рис. 19.3. Влияние плотности популяции улитки *Littorina littorea* на видовое богатство (S) и разнообразие (индекс Шеннона, H , рассчитанный на основе процента покрытия; с. 120): A — в литоральных водоемах; B — на выступающих из-под воды субстратах (Lubchenko, 1978)

дающих крабов там, где отсутствует густой покров энтероморфы, под которым скрываются эти ракообразные. В результате исчезают все препятствия для непрерывного пополнения популяций литторины в водоемах с хондрусом.

Нетрудно видеть, что любое нарушение, затрагивающее численность улиток, крабов или чаек, обязательно отразится на сообществах энтероморфы и хондруса.

Прогнозируя воздействие выедания литториной на видовое разнообразие литоральных водорослей, можно утверждать, что там, где моллюск отсутствует или очень редок, энтероморфа конкурентно вытесняет некоторые другие формы, и число видов невелико. Это подтверждается обследованием ряда водоемов с различной плотностью популяций улитки (рис. 19.3, A). При средней их плотности обилие энтероморфы и прочих короткоживущих водорослей снижается, конкурентного исключения не происходит, и многие виды водорослей (как эфемерные, так и многолетние) способны сосуществовать. Однако при очень высокой плотности популяций улитки все съедобные виды водорослей истребляются и лишаются возможности возобновления, так что в итоге остаются практически чистые заросли жесткой багрянки *Chondrus* (ср. сходные кривые на рис. 19.2 и 19.3, A).

Обобщая сказанное, можно отметить, что избирательное выедание — один из вероятных факторов повышения разнообразия внутри сообщества, если предпочтительная добыча — конкурентный доминант. Это по крайней мере справедливо до определенной интенсивности выедания. К такому же выводу пришел Джонс (Jones, 1933), изучавший стравливание травяных формаций (главным образом овцами). Их видовое богатство поддерживалось постоянным выпасом, поскольку наиболее интенсивно выедались конкурентные доминанты — клевер ползучий и плевел многолетний.

Совершенно иная ситуация возникает, когда предпочитаемый вид добычи менее конкурентоспособен, чем прочие. Этот вариант опять-таки, хорошо иллюстрируется работой Любченко по влиянию литторин на водоросли. В пределах скалистой литорали Новой Англии конкурентное доминирование самых многочисленных в водоемах водорослей полностью менялось при их взаимодействии на периодически выступающем из воды субстрате. Здесь преобладают малосъедобные для моллюска многолетние бурые и красные водоросли, в то время как группа эфемерных видов с трудом поддерживает свое существование, по крайней мере в тех местах, где улитки редки или отсутствуют. Всякое усиление выедания снижает разнообразие водорослей, так как предпочитаемые виды полностью уничтожаются и не могут возобновляться (рис. 19.3, Б).

Видимо, об аналогичной ситуации свидетельствуют и результаты Милтона (Milton, 1940, 1947), изучавшего выпас овец на водоразделах Уэльса. Доминировавшие в этих местах злаки *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis* и *Molina caerulea* относительно малосъедобны, и чрезмерное стравливание только усиливает их роль в сообществах.

Приведенные выше объяснения наталкивают на один важный вопрос. Если несъедобные виды действительно конкурентные доминанты, почему они не вытесняют остальные, более съедобные виды в отсутствие стравливания? Это значит, что действуют другие механизмы, обуславливающие сосуществование. Одна из возможностей — разделение ресурсов между растениями. Иные варианты будут обсуждаться в разделе 19.3.

Взаимодействия между фитофагами и водорослями на литорали или растениями на овечьих пастбищах осуществляются главным образом в двух измерениях на поверхности субстрата. Совсем иная ситуация представлена в работе по зоопланктону, питающемуся микроскопическим фитопланктоном в трехмерной среде пресного водоема (McCauley, Briand, 1979). Авторы предположили, что в отсутствие фитофагов конкуренция между отдельными видами фитопланктона будет очень сильной, особенно летом, когда в приповерхностном слое воды наступает дефицит биогенов. Эксперименты ставились на одном из озер

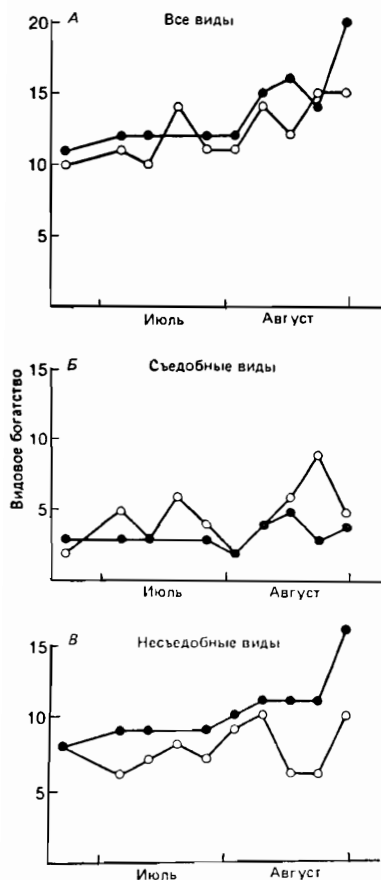


Рис. 19.4. Видовое богатство фитопланктонного сообщества в целом (А), съедобного (Б) и несъедобного (В) фитопланктона при низкой (белые кружки) и высокой (черные кружки) интенсивности выедания (по McCauley, Briand, 1979)

цепи. Морская звезда *Pisaster ochraceus* питается прикрепленными фильтрующими усонгими рачками и мидиями, а также соскабливающими пищу моллюсками (блюдечками и хитонами) и мелкими хищными улитками. Все эти животные вместе с одним видом губок и четырьмя макроскопическими водорослями образуют характерные ассоциации на скалистом тихоокеанском побережье Северной Америки (рис. 19.5). Пейн выбирал типичный участок побережья длиной порядка 8 м (до глубины 2 м),

в провинции Квебек (Канада); планктонные сообщества помещали в полиэтиленовые цилиндры емкостью 8000 л (диаметр 1 м, высота 10 м) с закрытым дном. Плотность популяций фитофагов регулировалась таким образом, чтобы можно было сравнивать сообщества со слабым и сильным их воздействием. Результаты одного из опытов представлены на рис. 19.4. В цилиндре, содержавшем меньше растительоядных организмов, видовое разнообразие фитопланктона было слегка понижено. Это произошло вследствие того, что число несъедобных видов снизилось сильнее, чем возросло количество съедобных. Зоопланктон поедает водоросли выборочно в зависимости от их размеров, формы и питательных свойств. Таким образом, деятельность растительоядных организмов способствует поддержанию высокого видового разнообразия фитопланктона. Пониженная интенсивность выедания усиливает конкуренцию среди фитопланктона, в которой побеждают главным образом съедобные виды, вытесняющие многие несъедобные формы.

Биоценозы скалистой литорали изучались также в работе Пейна (Paine, 1966) по влиянию на структуру сообществ хищников конечных звеньев пищевой

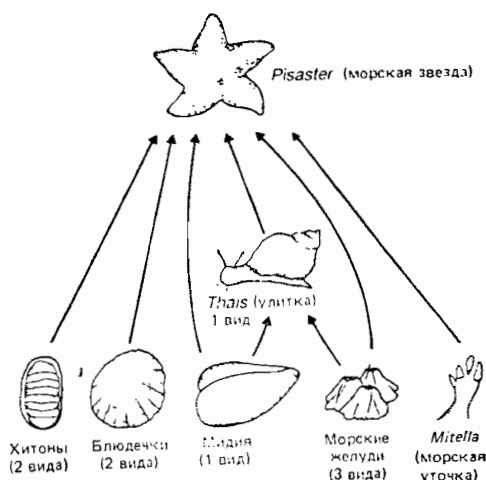


Рис. 19.5. Схема сообщества скалистой литорали, изученного Пейном (по Paine, 1966, с изменениями)

удалял с него всех морских звезд и не допускал их туда на протяжении нескольких лет. Через разные промежутки времени на опытных и соседних контрольных участках проводились учеты плотности популяций беспозвоночных и покрытия бентосных водорослей. Контрольные участки за период наблюдений не изменились, зато изъятие из сообществ морских звезд привело к ярко выраженным последствиям. В течение первых нескольких месяцев морские желуди *Balanus glandula* успешно расселились. Позже их начали теснить мидии (*Mytilus californicus*), ставшие в конце концов доминантами. Исчезли все виды водорослей, кроме одного (по-видимому, из-за недостатка места), а моллюски-соскабливатели в основном мигрировали на другие участки — отчасти из-за ограниченности пространства, отчасти из-за отсутствия подходящей пищи. В целом изъятие морских звезд привело к сокращению числа видов с пятнадцати до восьми.

Судя по всему, основная роль звезды *P. ochraceus* состоит в освобождении пространства для конкурентно подчиненных видов. Она создает «прогалины» среди группировок морских желудей и, что еще важнее, доминантных мидий, которые иначе вытеснили бы прочих беспозвоночных и водоросли. Здесь снова речь идет о сосуществовании, опосредованном эксплуатацией. Физические нарушения, например штормовые волны, могут приводить к такому же эффекту, образуя свободные участки, которые захватывают способные к быстрому заселению пространства, но конкурентно слабые виды (Paine, Levin, 1981; разд. 19.3.2).

19.2.3. Пищевое переключение и отбор, зависящий от плотности

Даже относительно разборчивые хищники редко просто выедают в сообществе каждый потенциальный вид жертвы вплоть до полного его истребления, чтобы затем переключиться на следующий. Такой отбор сдерживается затратами времени и энергии на поиск предпочтительной жертвы, и у многих хищников рацион смешанный. Однако некоторые виды резко переключаются с одного вида добычи на другой (третий тип функциональной реакции — см. раздел 9.5.3), используя непропорционально большую долю самого доступного из них. Теоретически подобное поведение должно вести к сосуществованию множества относительно редких видов. На практике наблюдать это удастся лишь изредка. Однако показано, например, что выедание семян тропических деревьев часто интенсивнее там, где обилие их выше, т. е. под взрослыми растениями и вокруг них (Connell, 1979). Голубь вяхирь (*Columba palumbus*) в Великобритании ежемесячно меняет пищевой рацион, что, вероятно, связано со скоростью эффективного поиска корма: клевер, потребляемый зимой и весной, сменяется поочередно культурными видами рода *Brassica*, листьями сорняков, высеянными зерновыми, семенами сорняков, зрелыми зерновыми (Murton et al., 1966). Еще один фитофаг — бабочка-парусник *Battus philenor* на стадии гусеницы — формирует поисковый образ формы листа, питаясь двумя доступными ей видами растений, и сосредоточивается на том из них, которое встречается чаще (Rausher, 1978). Наконец, личинки хищного ручейника *Plectrocnemia conspersa*, обитающие в проточных водоемах, летом поедают главным образом особенно обильных в это время личинок мелких двукрылых, однако в остальное время года переключаются на личинок веснянок (Townsend, Hildrew, 1978; Hildrew, Townsend, 1982). Хотя такая зависящая от плотности избирательность и наблюдается у некоторых консументов, она не является общим правилом и встречается, должно быть, не так уж часто.

19.2.4. Воздействие специализированных хищников

Хищники-специалисты, изолированные от остальной части сообщества, — идеальные агенты биологической борьбы, если они способны восстановить разнообразие.

Многие консументы потребляют лишь сугубо специфичную для них пищу. Большая паида питается исключительно побегами бамбука, блоха *Cediopsylla tepolita* — только кровью редкого и находящегося под угрозой исчезновения мексиканского

кролика *Romerolagus diazi*; у многих насекомых-фитофагов наблюдается столь же узкая специализация по кормовым растениям (разд. 9.2). Такие консументы, когда запасы их корма иссякают, неспособны переключиться на иную пищу. В свою очередь они могут быть жертвами или хозяевами своих узко специализированных хищников и паразитов, образуя в сообществах линейные цепи питания, хотя в целом для экосистем характерны сложно ветвящиеся пищевые сети. Следовательно, такие виды до некоторой степени изолированы от остальной части сообщества и его влияния. Если источник их пищи чрезмерно эксплуатируется, сильно страдают от этого только они сами. Если обилие этих видов слишком возрастет или, наоборот, резко снизится, пострадает или выиграет от этого только их добыча. Именно обособленность узко специализированных форм от остальной части сообщества делает их наиболее подходящими агентами биологической борьбы с нежелательными видами. Такие хищники, интродуцированные для уничтожения какого-нибудь сорняка или насекомого-вредителя, не переключаются на другие виды даже после сокращения обилия их основного кормового объекта. Более того, они практически никогда не вызывают полного его вымирания, обычно вступая с ним в отношения, при которых оба вида сохраняются, но, как правило, при низкой плотности популяций. Когда жертва в сообществе преобладает, последствия интродукции агента биологической борьбы могут быть очень заметными (см., например, случай с огневкой *Cactoblastis*, использовавшейся для борьбы с опунцией в Австралии, разд. 10.4.1).

В большинстве случаев применения такого метода борьбы подавляемый вредитель сам являлся завезенным видом. Таким образом, обычно речь идет о двух нарушениях. Первое состояло в бурном размножении заносного организма (например, опунции), становящегося доминантом сообщества. Вторым нарушением была последующая интродукция вида, уничтожающего первый. Почти наверняка (хотя получить такого рода данные достаточно сложно), первое из этих нарушений привело к исчезновению многих видов из исходных сообществ. Благодаря второму новый доминант в основном устраняется, что, возможно, позволит видовому разнообразию опять возрасти.

19.2.5. Вспышки численности паразитов и патогенов

Роль паразитов обычно проявляется только при сознательных или природных нарушениях.

Обилие паразита, как и любого другого консумента, может определять наличие на данной территории его кормового вида (в данном случае хозяина). В этом случае опять-таки

Практически вся надежная информация относительно роли паразитов и болезней в формировании структуры сообществ получена при анализе ситуаций, связанных с экспериментальным или естественным нарушением сообществ. Так, исчезновение почти половины эндемичных видов птиц с Гавайских островов приписывают завозу туда возбудителей некоторых их заболеваний, например малярии и птичьей оспы (Warner, 1968). Изменения, происшедшие за последнее время в распространении североамериканского лося, связывают с паразитической нематодой *Pneumostromgylus tenuis* (Anderson, 1981). Подобное же объяснение было предложено для ограниченности природных насаждений европейской лиственницы Альпами, где действие на нее патогенного грибка *Trichoscyphella willkommii* незначительно. В равнинных районах Европы, где эта порода выращивается на обширных площадях, он наносит ей большой ущерб. Почти полное исчезновение за последние два десятилетия карагача (*Ulmus campestris*) в Англии было вызвано распространением завезенной сюда голландской болезни вяза. Наконец, пожалуй, самым серьезным паразитарным изменением в структуре сообществ было вымирание каштана *Castanea dentata* в североамериканских лесах, где эта порода доминировала на обширных площадях вплоть до появления грибка *Endothia parasitica*, вероятно, занесенного из Китая.

Воздействие паразитов на структуру биоценоза нагляднее всего проявляется во время вспышки заболевания, охватывающего все сообщество. Однако рано или поздно оно стабилизируется в некотором новом состоянии, при котором взаимодействия между паразитом и хозяином не столь очевидны. Снижение численности вида-хозяина само по себе ведет к замедлению распространения и интенсивности ущерба. При этом определить, насколько сильно влияют заболевания или вредители на структуру сообщества, гораздо труднее. Чтобы понять это, нужны эксперименты с обработкой фунгицидами или инсектицидами природной растительности (рис. 19.6). Как и воздействие на растительность фитофагов, роль вредителей и болезней в биоценозе можно оценить только исходя из результатов опытов с удалением.

Смоделировать возможное влияние паразита или заболевания на структуру сообщества помогает искусственное составление простых одно- или двухвидовых систем и сравнение их функционирования в присутствии паразита или патогена и без них. Это покажет, на что они *могут быть* способны в природе. Присутствие в смешанных парниковых посевах ячменя и пшеницы возбудителя мучнистой росы ячменя *Erysiphe graminis* существенно снижает конкурентоспособность этого злака по сравнению с другим (рис. 19.7; Burdon, Chilvers, 1977). Аналогичным образом воздействие корончатой ржавчины на смешан-

ное насаждение райграсса и клевера ползучего привело к снижению урожая первого вида на 84%, в то время как урожайность второго, не подвергшегося поражению, выросла на 87% (Latch, Lancashire, 1970). Наконец, изящная работа Парка (Park, 1948), изучавшего влияние паразита на конкурентоспособность животных, показала, что в лабораторных условиях паразитическое простейшее *Adehina tribolii* способно изменить исход конкуренции между двумя видами малых мучнистых хрущаков, *Tribolium castaneum* и *T. confusum*, на противоположный.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что паразиты и патогены при высоком обилии хозяина размножаются, как правило, быстрее, чем при низком. Таким образом, их воздействие пропорционально плотности его популяции. Мы уже упоминали об этой зависимости, повышающей шансы на сосуществование хозяев, в разд. 19.2.3.

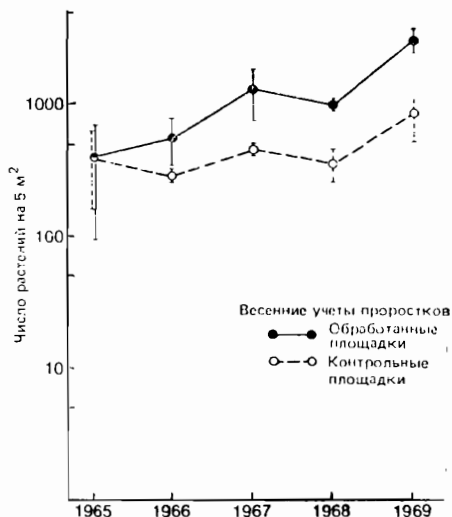


Рис. 19.6. Результаты периодических инсектицидных обработок почвы редколесья в шт. Мичиган (США). Через четыре года резко возросла численность марьяника *Melampyrum lineare*. Причиной считается гибель от инсектицида жуков *Atlanticus testaceus*, питавшихся всходами этого растения (Cantlon, 1969)

19.2.6. Выводы из обсуждения роли хищников, паразитов и заболеваний

А. По всей видимости, специализированные хищники способствуют повышению видового разнообразия сообщества, если их предпочтительная добыча является конкурентным доминантом. По-видимому, существует некое общее соответствие между съедобностью вида для хищников и высокой скоростью увеличения его популяции. Если выработка химических и физических средств защиты у жертв требует затраты части ресурсов, используемых для роста и размножения, можно ожидать, что виды, являющиеся в отсутствие хищников конкурентными доминантами (т. е. расходующие ресурсы на конкуренцию, а не на защиту), особенно уязвимы как добыча. Следовательно, специализированные хищники способны стимулировать в сообществе раз-

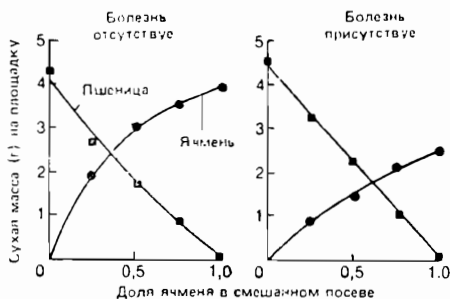


Рис. 19.7. Ряды замещения при конкуренции ячменя и пшеницы, отражающие последствия заболевания мучнистой росой на 67-й день вегетации. При поражении грибом конкурентоспособность ячменя снижается (Burdon, Chilvers, 1977)

нообразии. Если же их воздействие зависит от плотности, это влияние будет еще более выражено.

Б. В принципе и неспециализированные хищники могут способствовать повышению разнообразия в сообществе за счет сосуществования, опосредованного эксплуатацией. Даже если они нападают на своих жертв просто пропорционально их численностям, наиболее интенсивному выеданию будут подвергаться как раз виды, быстрее других использующие ресурсы и производящие биомассу и потомство (т. е. конкурентные доминанты), а вследствие этого являющиеся наиболее обильными.

В. Высокое разнообразие видов-жертв связано скорее всего с умеренным по интенсивности хищничеством, поскольку слишком низкая интенсивность не всегда позволяет предотвратить конкурентное исключение менее конкурентоспособных видов добычи, а слишком высокая может привести к полному уничтожению предпочтительной добычи (отметим, однако, что этот «умеренный» уровень трудно определить априорно).

Г. Вероятно, роль паразитов, хищников и болезней наименее существенна в формировании структуры сообществ, функционирующих в относительно суровых, изменчивых или непредсказуемых условиях (Connell, 1975). В защищенных прибрежных местообитаниях хищничество, по-видимому, оказывается важнейшим, определяющим структуру сообщества фактором (Paine, 1966), а в экосистемах скалистой литорали, испытывающих мощное непосредственное воздействие волн, хищники, вероятно, малочисленны и их влияние на организацию биоценозов пренебрежимо мало (Menge, Sutherland, 1976).

Д. Воздействие животных на сообщества зачастую выходит далеко за рамки выедания определенной добычи. Роющие (например, кроты, суслики, земляные черви, кролики и барсуки) и строящие надземные сооружения (муравьи и термиты) виды также являются источником нарушений. Их деятельность при-

водит к неоднородности условий, обеспечивает возможность поселения новых видов и протекания микросукцессионных процессов. Более крупные пастбищные животные создают мозаику богатых питательными веществами участков (в результате дефекации и мочеиспускания), где локальное равновесие других видов сильно изменяется. Даже след коровьего копыта на сыром лугу может настолько сильно изменить микробиотоп, что он колонизируется видами, которые отсутствовали бы без подобного нарушения (Harper, 1977). Хищник — всего лишь один из множества агентов, нарушающих равновесие в сообществе. На самом деле нарушения того или иного типа в естественных экосистемах настолько обыденны, что вопрос о том, встречаются ли вообще в природе по-настоящему равновесные ситуации, остается открытым.

19.3. Временная неоднородность и физические нарушения

19.3.1. Нарушения и свободные участки

Нарушения с образованием незанятого пространства обычны для сообществ любого типа. В лесах они могут быть связаны с сильными ветрами, ударами молний, землетрясениями, лесозаготовками, активностью слонов или попросту с гибелью деревьев от болезни или старости. К числу факторов, нарушающих травяные формации, относятся морозы, роющие животные, зубы, копыта и навоз травоядных. На прибрежных скалах или коралловых рифах «пустоты» в сообществах водорослей или прикрепленных организмов могут возникать в результате сильного волнения при ураганах, действия приливных вод, ударов прибитых течением бревен или причаливающих судов, а также хищничества (разд. 19.2). Образование незанятых участков имеет важное значение для прикрепленных или малоподвижных видов, нуждающихся в свободном пространстве. Гораздо меньше их роль в жизни подвижных животных, для которых пространство не относится к лимитирующим факторам.

В некоторых сообществах освободившиеся участки будут колонизироваться одним или несколькими видами, которые начнут процесс более или менее предсказуемой минисукцессии. При отсутствии дальнейших нарушений такие участки вернутся к типичному для данной местности климаксовому состоянию. Зато в тех случаях, когда «пустоту» может полностью занять одна особь, исход заселения прогнозировать гораздо труднее, поскольку господствующим на данном пространстве способен стать представитель любого из некоторого набора видов, по крайней мере на время своей жизни. К подобным ситуациям применим термин «конкурентная лотерея».

19.3.2. «Конкурентная лотерея» в присутствии свободных участков

Сосуществование рыб у тропических рифов. — Сосуществование растений на флористически разнообразном лугу с меловым субстратом. — Не все свободные места одинаковы.

Если имеется большое число видов, примерно одинаково способных к заселению незанятого пространства и последующей защите его от вторжения других особей в течение всей своей жизни, а также имеющих равную устойчивость к абиотическим условиям среды, то в местообитаниях, где свободные участки возникают постоянно и случайно, вероятность конкурентного исключения сильно снижается. Дополнительным условием сосуществования будет то, что количество молодых особей, поселяющихся на таких участках, по-видимому, не пропорционально плодовитости родительских популяций, ибо в противном случае самый плодовитый вид в конце концов монополизировал бы пространство даже в постоянно нарушаемой среде.

Предположим, что все перечисленные условия выполняются, и проанализируем, как население ряда свободных участков будет меняться со временем (рис. 19.8). Каждый раз, когда какая-нибудь особь отмирает или уничтожается, пространство освобождается для очередной колонизации. Все мыслимые варианты замещения примерно равновероятны, и видовое богатство будет поддерживаться на высоком уровне. Некоторые тропические сообщества рыб коралловых рифов, по-видимому, соответствуют подобной схеме (Sale, 1977, 1979; Sale, Douglas, 1984). Они в высшей степени разнообразны. Например, число видов рыб на Большом Барьерном рифе колеблется от 900 на юге до 1500 на севере, причем на участке рифа диаметром около 3 м можно обнаружить свыше 50 постоянно обитающих там видов. Лишь часть этого разнообразия объяснима разделением кормовых и пространственных ресурсов — действительно, пищевые рационы множества сосуществующих видов чрезвычайно близки. В этом сообществе вакантное жизненное пространство будет, вероятно, основным лимитирующим фактором. Оно возникает здесь непредсказуемо с точки зрения места и времени, когда прежний его обитатель умирает или уничтожается. Образ жизни видов соответствует такому положению дел. Они часто размножаются (некоторые — круглый год), давая огромные количества распространяющихся на большие расстояния икринок или мальков. Можно образно сказать, что виды играют в лотерею, где выигрыш — жизненное пространство, а билеты — личинки. Та из них, которая первой прибывает на пустующее место, занимает его, быстро созревает и удерживает участок на протяжении всей своей жизни.

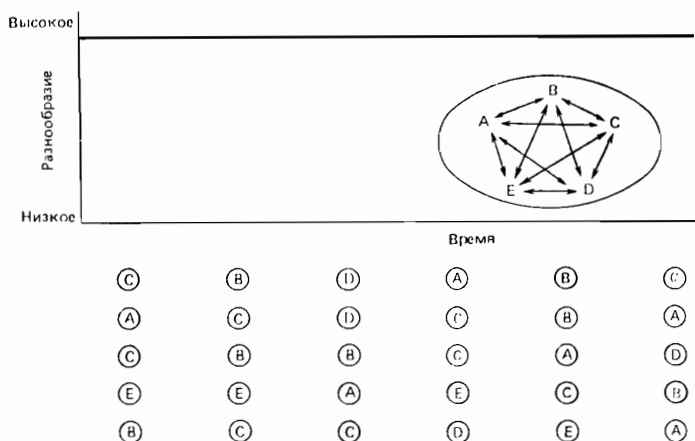


Рис. 19.8. Схема «конкурентной лотереи». Происходит захват периодически освобождающихся участков. Шансы на захват у всех видов (A—D) одинаковы и не зависят от видовой принадлежности предыдущего хозяина участка (это показано на врезке). Видовое богатство остается высоким и относительно постоянным

Три вида растительноядных помацентровых рыб вместе обитают в верхней части склона рифа Херон (часть Большого Барьерного рифа у берегов восточной Австралии). На его усеянной валунами поверхности пространство поделено на граничащие между собой, обычно не перекрывающиеся участки площадью до 2 м², занимаемые особями *Eupomacentrus apicalis*, *Plectroglyphidodon lacrymatus* и *Pomacentrus wardi*. Отдельные рыбы обитают на них в течение всей жизни, защищая свои владения от самых разнообразных, главным образом растительноядных, видов, а также от собственных сородичей. По всей видимости, какой-либо закономерности в захвате участка, принадлежащего определенному виду, после смерти хозяина нет; никакой сукцессионной последовательности здесь выявить не удалось (табл. 19.1). У *P. wardi* отмирание и пополнение происходят быстрее, чем у остальных двух видов, но, судя по всему, возобновление всех трех видов протекает достаточно интенсивно для компенсации потерь и поддержания оседлой популяции размножающихся особей. Таким образом, сохранение высокого разнообразия зависит, по меньшей мере отчасти, от непредсказуемого освобождения жизненного пространства. Пока все виды время от времени выигрывают «в лотерею» незанятые участки, они продолжают пополнять планктон своими личинками, участвуя тем самым в розыгрыше новых вакансий.

Примерно такую же ситуацию предположил Грабб (Gribb, 1977), исследовавший очень богатые видами луговые формации

Таблица 19.1. Число особей каждого вида, занимавшее участки, освобождавшиеся непосредственно перед учетом в результате гибели прежнего хозяина. После гибели 120 рыб трех видов свободные места были заняты 131 особью. Видовая принадлежность нового хозяина не зависела от того, кто владел участком раньше ($\chi^2=5,88$, 4 степени свободы, $P>0,10$)

Погибший хозяин	Новый хозяин		
	<i>E. apicalis</i>	<i>Pl. lacrymatus</i>	<i>Pom. wardi</i>
<i>Eupomacentrus apicalis</i>	9	3	19
<i>Plectroglyphidodon lacrymatus</i>	12	5	9
<i>Pomacentrus wardi</i>	27	18	29

на мелах Великобритании. Как только появляется небольшой просвет в растительности, он сразу занимается, причем очень часто всходом. В этом случае «лотерейными билетами» оказываются семена — либо рассеиваемые, либо накопленные в почве. Каким из них удастся развиться в зрелое растение (т. е. какой именно вид займет освободившийся участок), зависит от сугубо случайных причин, поскольку для прорастания семенам разных видов пучжны примерно одинаковые условия. Всход, которому «повезло», быстро растет среди короткого дерна, закрепляя за собой занятое пространство на всю жизнь — так же, как и описанные выше рифовые рыбы. И все же аналогия с тропическими рифами здесь далеко не полная, поскольку на лугу важную роль играют еще три дополнительных фактора.

А. Свободные участки здесь не обязательно одинаковы. Возможны различия в характере поверхности почвы, количестве отмершего растительного материала, присутствии других организмов (бактерий, грибов, вирусов, животных). Экспозиция участка и даже его размер (рис. 19.9) могут влиять на господствующие физические параметры, например температуру. Тонкие различия в условиях прорастания семян конкретных видов приводят к тому, что, оказавшись на незанятом участке, они будут иметь неодинаковые шансы на приживание.

Б. Участки, освобождающиеся не одновременно, могут испытывать воздействие сильно отличающихся микроклиматических режимов, т. е. температуры, освещенности и влажности воздуха. Каждый день и даже каждый час колебания физических параметров приводят к установлению условий, приближающихся к оптимальным (с точки зрения прерывания покоя, роста и фотосинтеза) для разных в разные моменты времени видов. Это значит, что идентичные участки с одинаковыми наборами семян могут захватываться разными видами вследствие едва заметных изменений погоды (рис. 19.10).

В. Неудивительно, что в разное время года виды, колонизи-

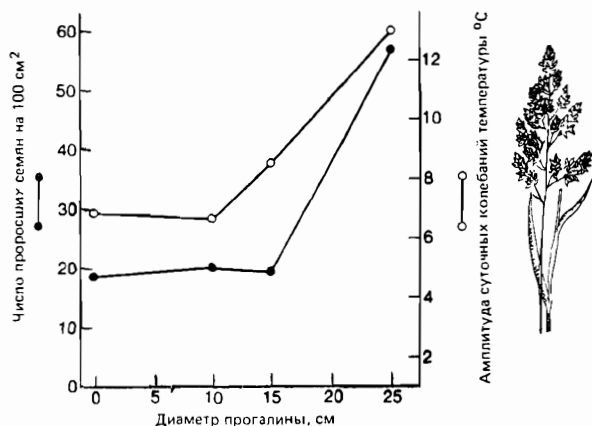


Рис. 19.9. Сравнение динамики температуры почвы (белые кружки) и прорастания (черные кружки) бухарника (*Holcus lanatus*) на прогалинах различного диаметра в травостое низкопродуктивного сеяного пастбища на севере Англии (Grime, 1979)

рующие освобождающиеся участки, различны. Например, возникшие летом обнаженные участки грунта заселяются мелкими озимыми однолетниками и многими злаками, в частности овсяницей овечьей, овсецом луговым и тонконогом гребенчатым, дающими осенью множество всходов; в то же время захват пустых мест, образовавшихся зимой, часто задерживается до следующей весны, когда на них появляются совершенно иные виды, например лен слабительный, бедренец-камнеломка, фиалка Ривинуса (Grime, 1979).

Образование свободных участков — неотъемлемое свойство любого сообщества где отдельные особи закрепляют за собой определенное пространство: ведь каждая из них рано или поздно умрет. Если взаимодействия между видами принимают форму состязания за безраздельное господство на возникающих вакантных площадях, а не прямой конкуренции между сформировавшимися зрелыми особями, то видовое богатство возрастает за счет снижения вероятности конкурентного исключения. Дополнительным фактором здесь является непредсказуемость видовой принадлежности соседствующих организмов в пространстве и во времени. Это также будет снижать вероятность конкурентного вытеснения одного вида другим.

19.3.3. Нарушения, прерывающие ход сукцессии

Важность «совпадения по фазе», частоты появления незанятого места и его размера.

В противоположность только что рассмотренным примерам во многих экосистемах стадии заселения освобождающихся тер-

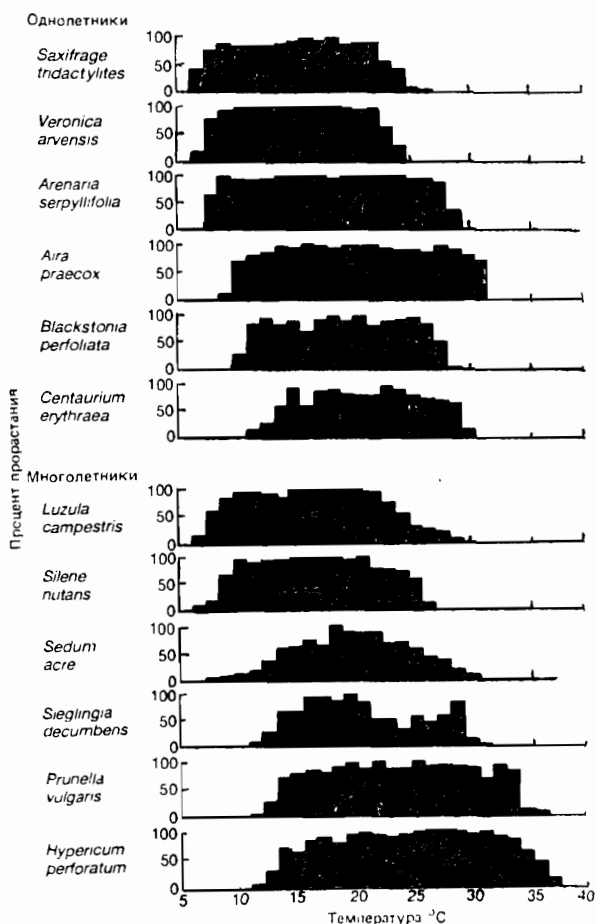


Рис. 19.10. Зависимость между температурой и вероятностью прорастания ряда однолетних и многолетних травянистых растений, обычных для лугов на известняках севера Англии (Grime, 1979)

риторий можно предсказать относительно точно. Последствие нарушения заключается в возвращении сообщества на более раннюю стадию сукцессии (рис. 19.11). Открытое пространство заселяется одним или несколькими видами-оппортунистами, или пионерами (p_1 , p_2 и т. д. на рис. 19.11). Со временем появляются новые виды, часто с меньшей способностью к расселению. Достигнув зрелости, они становятся доминантами на промежуточной стадии сукцессии (m_1 , m_2 и т. д.), вытесняя многие или даже все пионерные виды. Еще позже сообщество достигает климакса, когда наиболее конкурентоспособные виды (c_1 , c_2

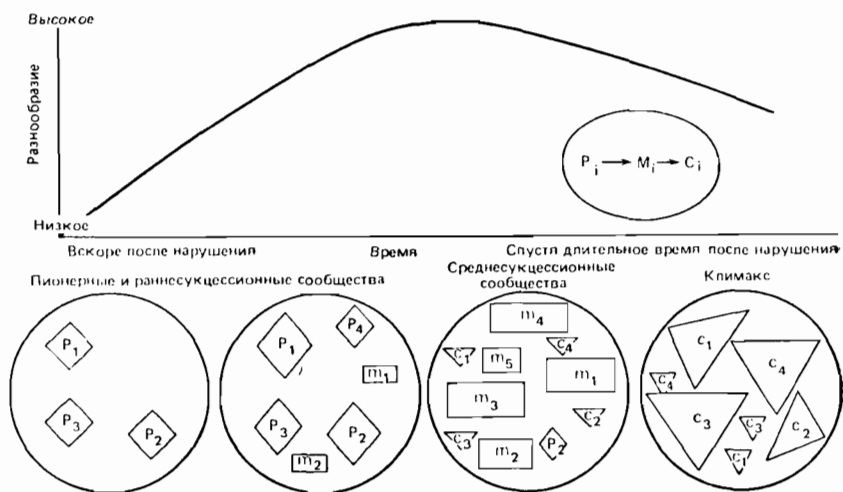


Рис. 19.11. Схема минисукцессии на свободном участке. Заселение его предсказывается относительно точно. Сначала разнообразие невелико (появляется несколько пионерных видов p_i). Максимум оно достигает на промежуточной стадии сукцессии, когда совместно обитают пионерные, среднесукцессионные, m_i , и климаксовые, c_i , формы. В результате конкурентного исключения последними остальных видов разнообразие вновь падает (ср. рис. 19.8)

и т. д.) побеждают своих соседей. В этой последовательности разнообразие сначала весьма незначительно, затем возрастает на промежуточной стадии сукцессии и, как правило, вновь снижается в климаксовом состоянии. Появившийся свободный участок обычно оказывается ареной минисукцессии. Процесс этот принципиально отличается от «конкурентной лотереи», поскольку одни виды замещаются другими в заранее известном порядке, ведущем к климаксу. Другое существенное отличие — возможность участия в процессе большого числа видов. (В случае «конкурентной лотереи» единственная особь захватывает участок целиком, делая его недоступным для других.)

Некоторые нарушения возникают одновременно («в фазе») на обширных пространствах. Лесной пожар способен уничтожить большую часть климаксового сообщества. В результате на всей территории будет протекать более или менее синхронная сукцессия, на ранних стадиях которой разнообразие возрастает, а по мере приближения климакса вновь сокращается в ходе конкурентного исключения. Мелкие нарушения приводят к мозаичности местообитаний. Если они происходят «не в фазе», сообщество будет состоять из отдельных участков, находящихся на разных стадиях сукцессии. Такая мозаичность растительности, формирующаяся на фоне климаксового состояния как ре-

зультат разновременных нарушений, сочетается с гораздо большим видовым разнообразием, чем в случае обширной, долго не нарушавшейся территории, занятой лишь одним или немногими климаксовыми доминантами.

Влияние нарушений на сообщество зависит от синхронности или несинхронности, частоты появления свободных участков, а также от их размеров.

19.3.4. Частота образования свободных участков

Гипотеза «промежуточного нарушения». — По-разному устойчивые валуны на каменистом побережье — хорошее подтверждение гипотезы.

Гипотеза промежуточного нарушения (Connell, 1978; ср. также более ранний обзор Ногн, 1975) предполагает, что максимальное разнообразие сохраняется при средней интенсивности воздействия нарушающих факторов. Допустим, вскоре после крупного бедствия на освободившееся место попадают расселительные стадии немногочисленных пионерных видов. Если такие нарушения будут часто повторяться и в дальнейшем, развитие сообщества так и остановится на первой стадии сукцессии (пионерная стадия на рис. 19.11) и его разнообразие будет низким. По мере возрастания интервалов между нарушениями станет расти и последний параметр, поскольку хватит времени для поселения большего числа видов. Такова ситуация при средней частоте нарушений. Если же они очень редки, основная часть сообщества почти все время будет пребывать в климаксовом состоянии с низким из-за конкурентного исключения разнообразием. Это схематически показано на рис. 19.12, дающем представление о динамике видового богатства на отдельных участках и во всем сообществе при высокой, средней и низкой частотах несинхронизированного образования свободного пространства.

Влияние частоты появления незанятого места было изучено Созой (Sousa, 1979, А, Б) в Южной Калифорнии на примере литорального водорослевого сообщества, связанного с валунами различного размера. Волны перемещают мелкие камни чаще, чем крупные. Используя последовательную фотосъемку, Соза оценил вероятность сдвигания различных валунов с места в течение месяца. Для класса мелких камней (перемещение которых требует силы менее 49 Н) она оказалась равной 42%; для промежуточного размерного класса (50—294 Н) — всего 9%, и, наконец, для самых крупных (свыше 294 Н) валунов — лишь 0,1%. «Нарушаемость» камней должна оцениваться с учетом усилия, необходимого для их сдвигания, а не просто по площади

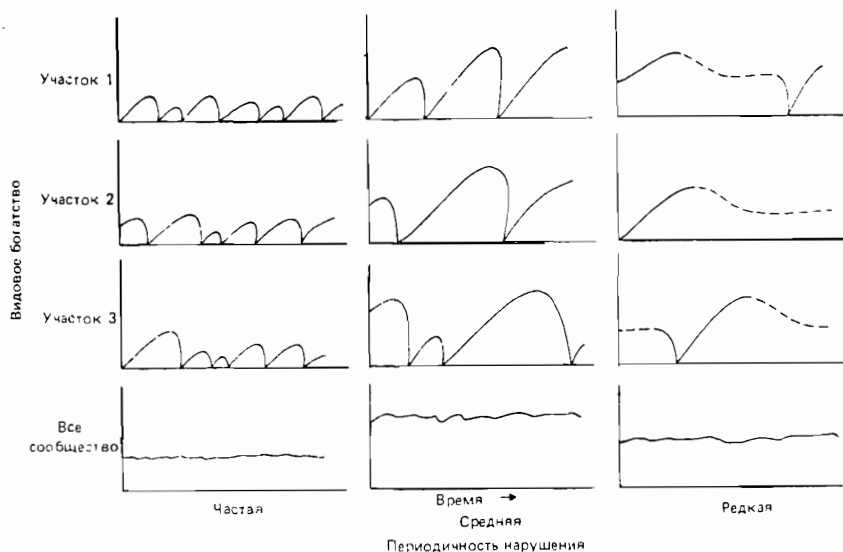


Рис. 19.12. Кривые динамики видового богатства для трех освобождающихся время от времени участков и сообщества в целом при различных частотах нарушения. Прерывистые линии соответствуют стадии конкурентного исключения перед наступлением климакса

их верхней поверхности, поскольку некоторые кажущиеся мелкими фрагменты скального субстрата на самом деле представляют собой неподвижные участки огромных, глубоко сидящих валунов, в то время как крупные глыбы неправильной формы подчас перемещаются под действием относительно небольшой силы. Три выделенных класса камней (меньше 49, 50—294 и свыше 294 Н) можно рассматривать как участки, нарушаемые с убывающей частотой за счет их переворачивания во время зимних штормов.

Сукцессионная последовательность в отсутствие нарушений была установлена путем изучения предварительно очищенных крупных валунов и закрепляемых на дне бетонных блоков (рис. 19.13). Базовая сукцессия уже описывалась в разд. 16.4.3. Напомним в самых общих чертах, что в течение первого месяца поверхности покрываются плотными зарослями короткоживущих зеленых водорослей *Ulva* spp. Осенью и зимой первого года здесь приживается несколько видов многолетних багряннок, в том числе *Gelidium coulteri*, *Gigartina leptorhynchos*, *Rhodoglossum affine* и *Gigartina canaliculata*. Последний из названных видов постепенно становится доминантом сообщества и через два-три года уже занимает 60—90% площади субстрата. Существенно то, что водорослевая «монокультура» сохраняется

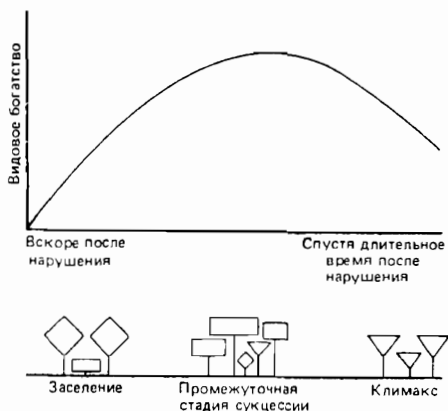


Рис. 19.13. Схема сукцессии водорослей на специально очищенных участках неподвижной скалы. Ромбами обозначены пионерные виды (*Ulva* spp.), прямоугольниками — виды, появляющиеся позднее и на промежуточных стадиях сукцессии (*Gelidium coulteri*, *Gigartina leptorhynchos*, *Rhodoglossum affine*), треугольниками — климаксовый вид *Gigartina canaliculata* (по Sousa, 1979a)

за счет вегетативного размножения, успешно сопротивляясь вселению других форм. Видовое богатство возрастает на ранних стадиях сукцессии в ходе колонизации, но снова сокращается при переходе к климаксу из-за конкурентного вытеснения остальных поселенцев доминирующей *G. canaliculata*. Важно отметить, что точно такая же сукцессия происходит и на поверхности мелких камней, искусственно закрепленных на грунте. Таким образом, различия между сообществами, связанными с валунами разного размера, отражают не просто этот параметр, но и частоту нарушений субстрата.

Популяции на камнях каждого из трех классов оценивались в четырех повторностях. Из табл. 19.2 следует, что доля свободного пространства снижается по мере увеличения размера валунов, что отражает частоту нарушений. Среднее видовое богатство было минимальным на регулярно опрокидываемых мелких камнях. На них обычно доминировали виды *Ulva* (а также усонogie рачки *Chthamalus fissus*). Наибольшее видовое разнообразие, как правило, отмечалось на камнях среднего размера. Поверхность большинства из них была покрыта тремя—пятью обильно представленными видами всех сукцессионных стадий. Среднее видовое богатство в случае самых крупных валунов оказалось ниже, чем для среднего размерного класса, хотя лишь на некоторых из них наблюдалась климаксовая «монокультура». Большую часть их поверхности занимала *G. canaliculata*.

Таблица 19.2. Сезонное распределение свободных участков и видового богатства на поверхности камней трех размерных классов, выделяемых по усилию (I — менее 49; II — от 50 до 294; III — более 294 Н), необходимому для их переворачивания (Sousa, 1979b)

Дата учета	Размерный класс	Доля свободной поверхности, %	Видовое богатство		
			Среднее значение	Стандартная ошибка	Диапазон
Ноябрь 1975	I	78,0	1,7	0,18	1—4
	II	26,5	3,7	0,28	2—7
	III	11,4	2,5	0,25	1—6
Май 1976	I	66,5	1,9	0,19	1—5
	II	35,9	4,3	0,34	2—6
	III	4,7	3,5	0,26	1—6
Октябрь 1976	I	67,7	1,9	0,14	1—4
	II	32,2	3,4	0,40	2—7
	III	14,5	2,3	0,18	1—6
Май 1977	I	49,9	1,4	0,16	1—4
	II	34,2	3,6	0,20	2—5
	III	6,1	3,2	0,21	1—5

Приведенные данные представляют собой сильный довод в пользу правильности гипотезы промежуточного нарушения, если рассматривать частоту возникновения свободных участков. Однако не следует упускать из виду, что этот процесс в высшей степени стохастический. По чистой случайности некоторые мелкие камни так и не были перевернуты в течение всего периода исследований, и на них доминировал климаксовый вид *G. canaliculata*. И напротив, два крупных валуна во время майского учета оказались перевернутыми и захваченными пионерными *Ulva* spp. Однако в среднем богатство и состав фикофлоры соответствовали предсказанным.

В работе Созы рассмотрено единственное сообщество, удобное тем, что оно состояло из четко ограниченных участков (камней), освобождающихся (при переворачивании волнами) через короткие, средние и длительные промежутки времени. Реколонизация обеспечивается в основном расселительными стадиями, поступающими из других участков этого же биоценоза. Благодаря такому характеру нарушения изученное сообщество на камнях неодинакового размера более разнообразно, чем развивающееся в присутствии только крупных валунов.

19.3.5. Размеры свободных участков

Образование и заполнение свободного пространства на мидиевой банке. — Сходные наблюдения для травяных и лесных сообществ.

Пустующие участки разной величины, вероятно, различным образом влияют на структуру сообщества, поскольку механизмы их реколонизации неодинаковы. Центральные части самых крупных из них займут скорее всего виды, расселительные стадии которых разносятся на относительно большие расстояния. Подобная мобильность не имеет особого значения для небольших участков, так как они будут заселяться в основном с соседних территорий. Самые мелкие незанятые промежутки могут захватываться просто окружающими особями.

Пейн и Левин (Paine, Levin, 1981) долгое время наблюдали за образованием и заполнением свободных участков литоральных мидиевых банок с *Mytilus californianus* на скалистых берегах северо-запада США. В отсутствие нарушений здесь сохраняются протяженные однородные сообщества, состоящие только из мидий. Однако гораздо чаще эти местообитания заняты непрерывно меняющейся мозаикой множества видов, заселяющих образованные ударами волн свободные участки. Такие участки могут возникать практически где угодно и сохраняться годами подобно островам среди массы мидий. В момент образования их размеры колеблются от величины одиночной мидии до 38 м² (рис. 19.14). Моллюск или целая группа моллюсков гибнет вследствие болезни, выедания хищниками, старости, а также (чаще всего) под ударами штормовых волн или плавающих бревен. Иногда мидии сразу отрываются от субстрата; в других случаях их раковины остаются на месте все лето и отделяются только зимой, когда волнение усиливается. Отрыв одного моллюска стимулирует отделение соседних и образование незанятых участков, причем те из них, что возникли летом, как правило, мельче и не столь многочисленны, как появившиеся зимой.

«Прогадины» сразу же начинают заполняться расположенными по периметру мидиями, наклоняющимися к центру свободного пространства. Хотя продолжается это очень недолго, поверхность участка очень быстро сокращается (0,2 см/день), так что в случае мелких размеров он может быть полностью заполнен в течение нескольких дней. Время существования просветов площадью менее 100 см² слишком коротко, чтобы произошло заметное вторжение других видов.

Незанятые участки среднего размера (до 3500 см²) могут сохраняться несколько лет, прежде чем их вновь заселят мидии. За это время многие виды успевают колонизировать свободную поверхность скалы. В первый после появления сезон основная

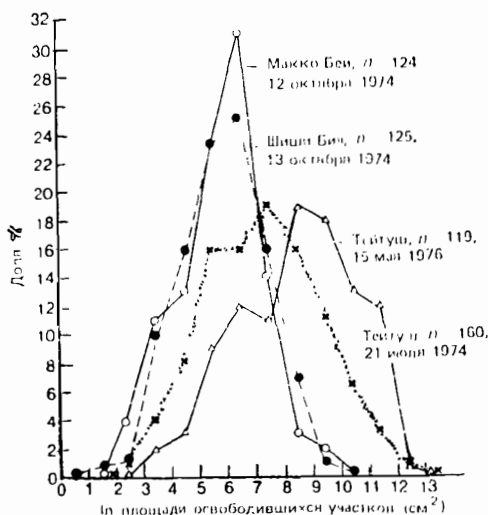


Рис. 19.14. Частотное распределение размеров участков в момент их образования на мидиевых банках в четырех пунктах северо-западного побережья Северной Америки (Paine, Levin, 1981)

ее площадь покрывается водорослью *Porphyra pseudolanceolata*. На следующий год здесь обосновываются устойчивая к фитофагам багрянка *Corallina vancouveriensis*, усоногие рачки (*Pollicipes polymerus*, *Balanus glandula* и *B. cariosus*) и мидии (*Mytilus edulis* и *M. californianus*). Через четыре года свободное пространство сокращается до 1% своей исходной площади, и доминирующим видом опять становится *M. californianus*.

В случае самых обширных незанятых участков (более 3500 см²) наклон и передвижение окружающих мидий играют относительно небольшую роль. Восстановление их популяции здесь идет главным образом за счет планктонных личинок, хотя и некоторые оторванные взрослые мидии иногда сносятся водой на свободную территорию и закрепляются на ней. Реконструкция идет главным образом за счет роста отдельных мидий и занимает многие годы. Сперва на незанятом пространстве происходит вспышка видового разнообразия, продолжающаяся около четырех лет; вслед за этим начинается вытеснение менее конкурентоспособных поселенцев с формированием в конечном итоге мидиевой банки (табл. 19.3).

Виды, первыми захватывающие свободные участки средних и крупных размеров, примерно одни и те же. Однако в последнем случае возникают более устойчивые островки разнообразия, имеющие особое значение для структуры сообщества в целом. Можно сказать, что максимальный вклад в его видовое богат-

Таблица 19.3. Частота встречаемости (доля участков, на которых присутствует вид) организмов, занимающих более 10% исходного пространства учетных квадратов на десяти участках нижней литорали в сентябре 1970 — мае 1979 г. (Paine, Levin, 1981)

Возраст участка в месяцах	3—6	15—18	27—30	39—42	51—54	63—66	≥67
Число квадратов	43	50	83	66	60	36	161
<i>Petalonia</i> sp. (бурая водоросль)	0,07						
<i>Porphyra pseudolanceolata</i> (красная водоросль)	0,37						
<i>Halosaccion glandiforme</i> (красная водоросль)	0,02	0,02					
<i>Balanus cariosus</i> (морской желудь)	0,67	0,72	0,47	0,48	0,20	0,17	0,03
<i>Iridaea lineare</i> (красная водоросль)	0,09	0,06	0,01	0,03			
<i>Alaria nana</i> (бурая водоросль)	0,02	0,02	0,12	0,09	0,02		
<i>Mytilus edulis</i> (мидия)		0,38	0,46	0,30	0,02		
<i>Bossiella plumosa</i> (красная водоросль)		0,04	0,06	0,11	0,07		
<i>Pollicipes polymerus</i> (морская улитка)		0,62	0,84	0,94	0,93	0,72	0,22
<i>Corallina vancouveriensis</i> (красная водоросль)				0,08	0,02		
<i>Mytilus californianus</i> (мидия)		0,06	0,18	0,45	0,93	1,00	0,99
<i>Lessoniopsis littoralis</i> (бурая водоросль)			0,01		0,02		0,01

ство вносят ранние стадии сукцессии на крупных освобождающихся участках.

Заселение незанятого пространства мидиевых банок почти полностью повторяет процесс колонизации в травяных формациях прогалин, возникающих в ходе деятельности роющих животных или при отмирании растительности под действием мочи копытных. Сначала туда проникают листья окружающих экземпляров. Собственно захват начинается вегетативным распространением соседних растений, и самые мелкие прогалины закрываются довольно быстро. На более крупных освободившихся участках поселенцы появляются из семян, приносимых извне или прорастающих из запасов, накопленных в почве. Через один-два года растительность начинает приобретать облик, который она имела до образования прогалины. Когда в лесу в результате гибели и падения дерева возникает «окно», первой реакцией на это является ускоренный рост окружающих деревьев, начинающих заполнять своими ветвями освещенное солнцем пустое пространство. В нижнем ярусе незанятого участка колонизация происходит главным образом за счет быстрого развития под-

роста, уже имевшегося здесь, но пребывавшего в подавленном состоянии. Получается что-то типа состязания на скорость захвата окна, и если оно достаточно мало, побеждают, как правило, разрастающиеся в сторону взрослые деревья. Чем участок обширнее, тем больше вероятность занятия его молодым. На очень протяженном пространстве, опустошенном лесным пожаром, часто бывают истреблены не только пологие деревья, но и весь подрост. В этом случае ход сукцессии будет определяться семенами, заносимыми извне или прорастающими из почвенных запасов.

19.3.6. Нарушение может быть как кратковременным, так и устойчивым изменением условий

Прежде чем пытаться делать обобщения по влиянию нарушений на состав и структуру сообщества, необходимо выделить две основные категории. Большинство рассмотренных в данной главе случаев были примерами так называемых *кратковременных* нарушений. Они повторяются во времени и (или) пространстве на фоне устойчивой «нормы». Другая категория нарушений связана с более или менее внезапной переменой условий и последующим сохранением нового состояния. Переворачивание камней во время шторма или гибель деревьев в лесу относятся к событиям первой категории, поскольку приводят к кратковременным последствиям. Такие нарушения могут случаться столь часто, что сообщество постоянно пребывает в *переходном* состоянии, или же столь редко, что в промежутках между ними все следы оказанного воздействия успевают исчезнуть.

Перемены, приводящие к новому устойчивому состоянию, наступают при появлении в сообществе нового вида. Когда он прочно обоснуется, может произойти коренная перестройка структуры сообщества с установлением некоего равновесного состояния, становящегося частью новой «нормы». Именно так случилось с поражающим каштаны грибом *Endothia parasitica* в Северной Америке. В Австралии и завоз опунции, и последующая интродукция для борьбы с ней бабочки *Cactoblastis* сильно изменили сообщества, которые достигли в конечном итоге равновесного состояния, включив чужеродные виды в свою новую «норму» (рис. 19.15).

19.4. Неравновесные модели разнообразия сообществ

Соотношение скоростей конкурентного исключения и изменения среды.— Равновесная и неравновесная теории.— Замкнутые и открытые системы.

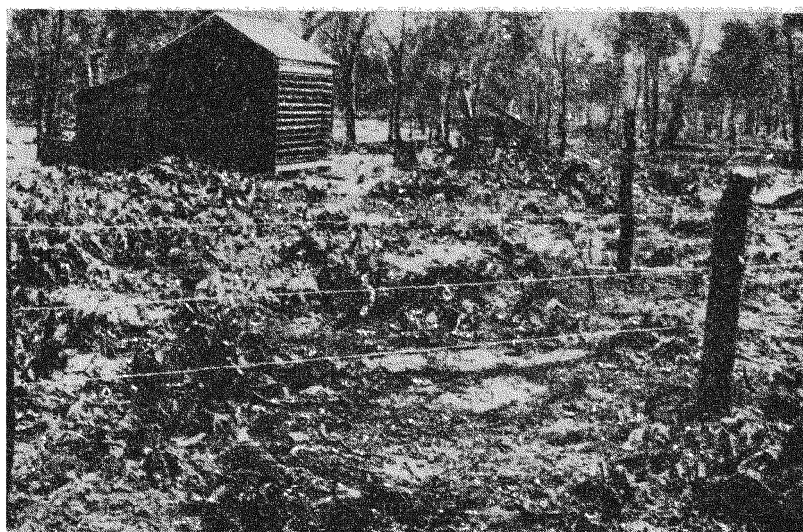


Рис. 19.15. Борьба с опунцией в Австралии путем интродукции бабочки *Sastoblastis cactorum*. Вверху: заброшенный участок в Чинчилла (Квинсленд) в мае 1928 г. Внизу: тот же участок в октябре 1929 г., когда кактусы уничтожены этим насекомым (Dodd, 1940)

Модель межвидовой конкуренции Лотки — Вольтерры предсказывает, что в однородной неизменной среде все конкурирующие между собой виды, кроме одного, обречены на вымирание. Сосуществование возможно только тогда, когда внутри каждого вида конкуренция оказывается сильнее межвидовой (гл. 7). Так будет во всех случаях достаточного расхождения ниш отдельных видов. При обсуждении разделения ресурсов (гл. 18) специально обращалось внимание на различия в потребностях как на предпосылку сосуществования и повышения видового разнообразия.

Тем не менее точку зрения, согласно которой в отсутствие разделения ресурсов сообщества стремятся стать «монокультурами», можно оспорить. Чтобы выполнялось это общее следствие принципа конкурентного исключения, необходимо одновременное выполнение ряда условий, а именно: (1) конкуренты одновременно используют один и тот же ресурс (2) в неизменной однородной среде, (3) пока не достигается равновесие. На деле же, поскольку в природе физическая среда никогда не бывает постоянной, размеры популяций конкурирующих видов и характер взаимоотношений между ними также будут изменяться, в результате чего во многих естественных сообществах конкурентное равновесие, по-видимому, является скорее исключением, чем правилом. Это может быть проиллюстрировано на примере нескольких гипотетических взаимодействий (рис. 19.16). Если изменения окружающей среды происходят медленно по сравнению с временем, необходимым для конкурентного исключения (несколько поколений), то вид 1 вытесняет вид 2 в благоприятных для себя условиях (рис. 19.16, А). Если же взаимодействие происходит после изменения обстановки в пользу вида 2, исход конкуренции противоположный (рис. 19.16, Б, случай 2). Совершенно иной будет картина, если периодичность колебаний условий и время, требующееся для конкурентного исключения, примерно равны. При этом сосуществующие виды по очереди переживают спады численности, но ни один из них полностью не вытесняется (рис. 19.16, В).

Впервые это рассуждение было использовано Хатчинсоном (Hutchinson, 1941, 1961) для объяснения большого видового богатства фитопланктонных сообществ озер и океанов (разд. 7.6.3). Разнообразие внутри таких сообществ часто гораздо выше, чем можно объяснить исходя из разделения ресурсов (возможности которого здесь весьма ограничены) или воздействия хищников. Известно, что физические параметры воды, в частности температура и освещенность, а также ее химические характеристики (например, содержание биогенов) варьируют ежедневно и изо дня в день. Логично предположить, что высокое видовое богатство фитопланктона отчасти обусловлено постоянным прерыванием процесса конкурентного исключения. Похо-

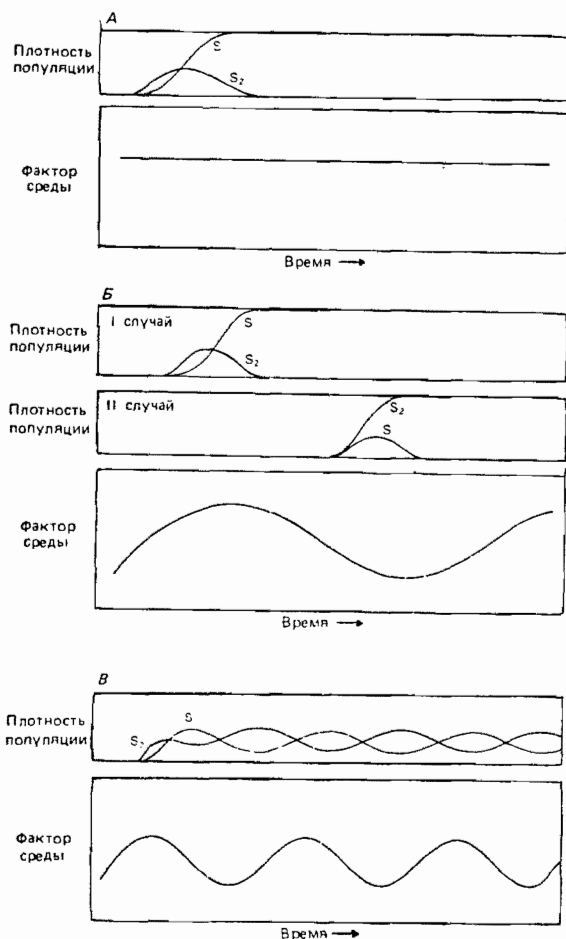


Рис. 19.16. Моделирование исхода конкуренции между двумя видами. А. Среда постоянна и более благоприятна для вида S_1 . Б. Среда остается более благоприятной для вида S_1 (случай I) или для вида S_2 (случай II) на протяжении многих поколений; происходит конкурентное исключение одного вида, зависящее от момента начала взаимодействия. В. Среда более благоприятна для каждого вида по очереди в течение нескольких поколений (время, необходимое для конкурентного исключения, примерно равно требующемуся для изменения среды); в этих условиях возможно сосуществование

жая ситуация может иметь место и среди высших растений в сообществах с меняющимися год от года условиями существования. Например, интенсивность заливания и отложения ила на лугах в пойме Рейна значительно колеблется. Это отражается на относительном обилии различных травянистых видов (рис. 19.17).

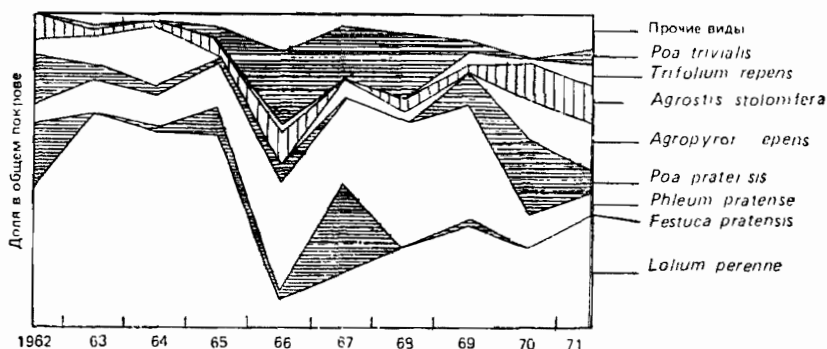


Рис. 19.17. Изменения в видовом составе заливного луга в пойме Рейна (ФРГ) в зависимости от интенсивности затопления и отложения ила в разные годы (по Müller, Foerster, 1974)

Таким образом, можно обнаружить принципиальное различие между *равновесной* и *неравновесной* теориями. Первая обращается к свойствам сбалансированной системы, не уделяя особого внимания фактору времени и изменчивости ее компонентов. В противоположность этому *неравновесная* теория рассматривает переходное, неустойчивое состояние систем, учитывая в первую очередь происходящие во времени изменения. Конечно, наивно полагать, что у какого-либо реального сообщества имеется точно поддающаяся определению точка равновесия, и приписывать подобный взгляд сторонникам *равновесной* теории не стоит. Исследователи, уделяющие основное внимание равновесию, понимают под ним просто состояние, к которому система стремится, но вокруг которого возможны более или менее значительные колебания. Поэтому в каком-то смысле противопоставление двух теорий друг другу довольно условно. В то же время отмеченная разница подходов может быть очень полезной для демонстрации важной роли нарушений в сообществах.

Следует, кроме того, различать *замкнутые* и *открытые* сообщества. Первые считаются внутренне едиными. Если они включают, например, два вида, конкурирующих за один и тот же ресурс, то результат взаимодействия будет таким, как предсказывает модель Лотки — Вольтерры, т. е. сохранится только один из конкурентов, а второму суждено исчезнуть раз и навсегда. Однако чаще всего реальные сообщества точнее отвечают условиям открытых систем, представляющих собой мозаику различных по условиям участков, внутри которых происходят взаимодействия, причем особи мигрируют с одного участка на другой. В отсутствие миграции мы получим здесь по определению комплекс замкнутых систем; вымирание в них любого ком-

понента будет окончательным. Однако в открытом сообществе дело может до этого и не дойти, поскольку возможно повторное проникновение на участок вытесненного оттуда вида с соседней территории, где он сохранился.

Именно с учетом этих двух важных различий следует рассмотреть природные сообщества и процессы, освещавшиеся в настоящей главе.

19.4.1. Замкнутые неравновесные системы

Скорость конкурентного исключения должна быть сравнимой со скоростью вымирания и зависеть от скорости увеличения популяции.

Важной переменной в неравновесной теории конкуренции является скорость конкурентного исключения. Казуэлл (Caswell, 1978) показал, что введение хищничества в простую модель конкуренции может снизить эту скорость, отдалив момент вымирания настолько, что конкуренты будут сосуществовать неопределенно долго. Периодическое неизбирательное сокращение размеров популяций (например, хищниками или физическими нарушениями) также, по-видимому, влияет на исход конкуренции. На рис. 19.18, А показаны результаты имитационного моделирования по Лотке — Вольтерре: быстро достигается конкурентное равновесие, и один из видов вымирает. При моделировании ситуации с предотвращением конкурентного исключения периодическим, не зависящим от плотности сокращением (наполовину) численности обеих популяций исход будет совершенно иной (рис. 19.18, Б). Виды сосуществуют намного дольше, хотя в конце концов один из них (2) вымирает из-за слишком малой скорости роста (r) его популяции, не обеспечивающего достаточного восстановления в период между нарушениями. Интересно, что в равновесных условиях побеждает вид 2, характеризующийся более высокой плотностью насыщения (K) (Huston, 1979; см. также Shorrocks, Begon, 1975).

Хьюстон (Huston, 1979) моделировал сообщества, включающие шесть видов. В одном варианте нарушения не наступали вообще, в другом происходили со средней частотой, а в третьем очень часто (рис. 19.19). В первом случае конкурентное исключение наступает относительно скоро (к концу моделируемого периода один вид уже успел вымереть). Во втором варианте высокое разнообразие сохраняется гораздо дольше, поскольку скорость конкурентного исключения резко снижена. Однако при очень частых нарушениях разнообразие сократилось за счет вымирания видов, неспособных к достаточно быстрому восстановлению своей численности в промежутках между вмешательствами (рис. 19.19, В). Здесь прослеживается явная параллель

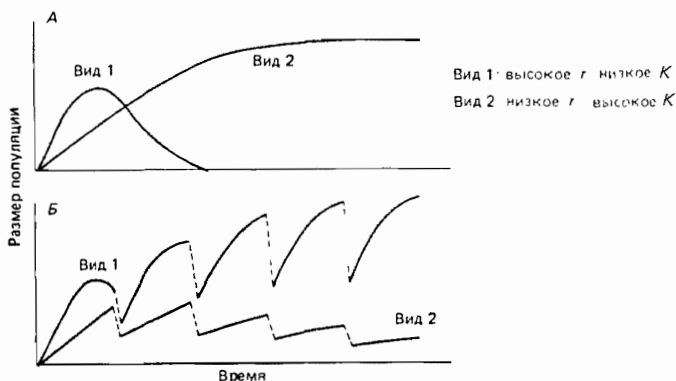


Рис. 19.18. Влияние неравновесных условий на исход конкуренции. А. Моделирование ситуации с конкурентным исключением. Б. Конкурентное исключение предотвращается периодическим, не зависящим от плотности сокращением популяций (по Huston, 1979)

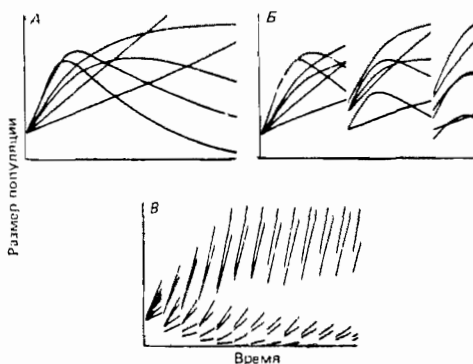


Рис. 19.19. Влияние частоты сокращения популяций на разнообразие сообщества. А. Сокращения нет; разнообразие снижается по мере приближения системы к конкурентному равновесию. Б. Периодическое сокращение популяций; высокое разнообразие сохраняется дольше, чем в случае А. В. Очень частое сокращение; разнообразие падает, так как популяции с низкой скоростью роста не успевают восстановиться за период между спадами численности (по Huston, 1979)

с теорией промежуточного нарушения Коннелла (разд. 19.2.2). Заметим, однако, что процесс заселения (роль которого в сообществах скалистой литорали весьма велика) по определению учитывается в случае замкнутой системы типа представленной моделью Хьюстона.

Вполне логично, что скорость конкурентного исключения увеличивается при высоких скоростях роста популяций

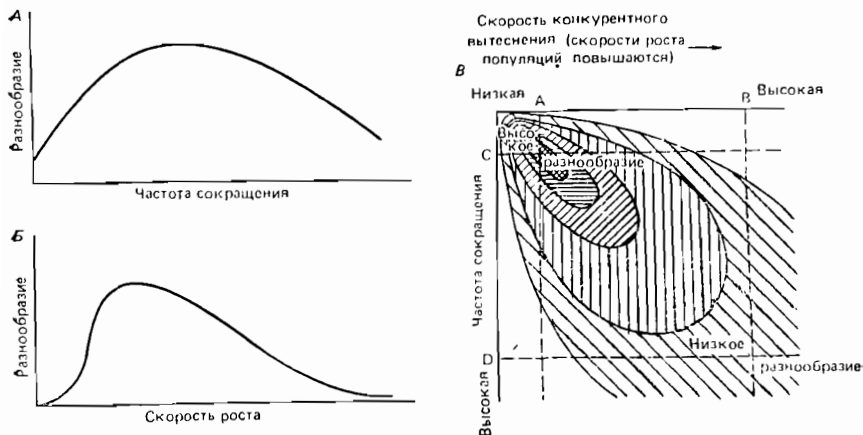


Рис. 19.20. Результаты моделирования сообществ по Хьюстону. А. Ожидаемая зависимость между разнообразием и частотой сокращения популяций. Б. Ожидаемая зависимость между разнообразием и скоростью роста популяций в неравновесных системах при низких и средних частотах сокращений численности. В. Обобщенный график зависимости между скоростью конкурентного вытеснения (эквивалент скорости роста популяций), частотой сокращения популяций и видовым разнообразием. Разнообразие изменяется по оси, перпендикулярной плоскости страницы, и представлено в виде замкнутых кривых (по Huston, 1979)

(рис. 19.20, Б). Иными словами, теоретически сосуществование при заданной частоте нарушения может растягиваться на неопределенно длительное время только при достаточно медленном восстановлении численности видов. Увеличение скоростей популяционного роста может свести на нет эффект флуктуирующих условий среды. Подтверждается ли это какими-либо данными по реальным сообществам? Фактически так можно объяснить низкое видовое богатство, отмечающееся в некоторых высокопродуктивных средах (гл. 22). Действительно, в таких условиях достижение популяциями стадии конкурентного исключения гораздо вероятнее, чем при слабой доступности необходимых для роста факторов. Поэтому в малопродуктивных средах можно ожидать большего видового разнообразия.

На рис. 19.20, В зависимости, изображенные на рис. 19.20, А и Б, представлены вместе. Прерывистые линии, пересекающие этот график, показывают предполагаемые изменения разнообразия, когда один параметр остается постоянным, а другой меняется.

Простая модель Хьюстона оказывается достаточно перспективной для описания отношений в реальном мире. И все же она не вполне соответствует многим сообществам с одной важной

точки зрения. Биоценоз не рассматривается в ней как мозаика участков с миграцией особей между ними. Поэтому приходится прибегать к модели открытой неравновесной системы.

19.4.2. Открытые неравновесные системы

Аналогия с лампочками. — Опосредованное эксплуатацией мозаичное сосуществование.

Модель открытого сообщества включает совокупность ячеек с взаимодействием видов внутри них (при этом возможно вымирание) и миграцией между ячейками. Речь идет о частном случае более общего семейства моделей, описывающих системы из множества сходных компонентов, каждый из которых взаимодействует (имеет высокую «связность») с несколькими другими. В целом даже при небольшом числе очень простых компонентов высокий уровень связности может очень сильно задерживать достижение равновесия.

Рассмотрим для начала простую физическую аналогию сообщества. Ашби (Ashby, 1960) описал систему из ста лампочек, каждая из которых существует в одном из двух состояний — включенном или выключенном. Каждая лампочка в любую секунду гаснет с вероятностью 0,5, а зажигается с такой же вероятностью, но только если с ней соединена по крайней мере одна включенная лампочка. Устойчивым равновесием для данной системы будет такое состояние, при котором не горит ни одна из них. Если в исходный момент все лампочки включены, сколько потребуется времени, чтобы достичь равновесия? Если они не связаны между собой (т. е. каждая является замкнутой системой), то ожидаемое время достижения равновесия составит $2^1 \text{ с} = 2 \text{ с}$. В другом крайнем варианте (каждая лампочка соединена со всеми остальными), оно будет равно примерно $2^{100} \text{ с} = 10^{22} \text{ лет}$. Это очень большой срок. Возраст Вселенной составляет лишь 10^{10} лет . С точки зрения любых целей и задач данная полностью открытая система никогда не придет к равновесию.

Казуэлл (Caswell, 1978) разработал такую же модель, рассматривающую влияние одного вида хищника на конкуренцию между двумя видами жертв в открытом сообществе из 50 ячеек (участков), заселять которые может любой из них. Эта система прекрасно продемонстрировала случай сосуществования, опосредованного эксплуатацией. Все три вида сохранились на протяжении 1000 поколений (на такой период было рассчитано моделирование); этот результат подтвердился во всех десяти вариантах. Зато в отсутствие хищника менее конкурентоспособный вид вымирал в среднем всего через 64 поколения (от 53 до 80 в разных вариантах).

В открытой неравновесной модели Казуэлла скорость конкурентного исключения могла снижаться настолько, что сосуществование видов становилось бесконечно долгим. С биологической точки зрения эта схема достаточно реалистична; она, по-видимому, хорошо соответствует описанному Пейном сообществу с морской звездой в роли верховного хищника (разд. 19.2.2). В модели, как и в жизни, хищник освобождает для заселения менее конкурентоспособной жертвой участки, которые иначе оказались бы для нее недоступными. В реальных сообществах подобный эффект вызывается не только хищниками. Как уже говорилось, во многих экосистемах свободные участки возникают в результате абиотических нарушений. Как подчеркнул Казуэлл, когда в роли хищника выступает физический фактор, сосуществование будет еще более вероятным, поскольку сам «хищник» в этом случае не может исчезнуть.

19.5. Значение теории нарушений и эксперимента для экологического регулирования

Хорошая теория помогает не только объяснить явление, но и составить прогноз на будущее, следовательно, может применяться для контроля над событиями. Теория нарушений (неравновесия) позволяет разработать способы управления сообществами для достижения поставленной цели — например, в области охраны природы, сельском, лесном и заповедном хозяйстве. В частности, теория говорит, что, если требуется сохранить существующее в природе разнообразие, не следует предотвращать всех нарушений. Действительно, они могут оказаться наиболее действенным способом поддержания видового богатства. Подобно тому, как и периодические оледенения, распад континентов и образование островов были, по-видимому, могучими силами, стимулировавшими разнообразие видов, важнейшими факторами его повышения и поддержания является, вероятно, и наличие свободных участков, новые сукцессии и мозаичность сообществ.

Самыми эффективными с точки зрения создания условий для заселения территории многочисленными видами будут нарушения, наносящие удар по доминантам сообщества. Это значит, что мозаичное сведение леса способствовало бы увеличению видового разнообразия (следует только определить оптимальный размер расчищаемых участков).

Сельское хозяйство предполагает периодическое нарушение. Неудивительно, что именно это нарушение обуславливает разнообразие видов, дающее огромные прибыли химической промышленности, разрабатывающей множество гербицидов для борьбы с массой всевозможных сорняков. Технологии, снижающие частоту нарушений (например, отказ от обработки почвы),

значительно упрощают эту проблему. В лесном хозяйстве нарушения выражены менее ярко, поскольку здесь широко применяются посадки потенциальных пород-доминантов. В результате сукцессия идет с пропуском типичных для нее стадий. Сообщества лесопосадок, как правило, бедны видами, особенно когда одновидовой полог сочетается с одновозрастной структурой насаждения. Разновозрастные древостои поддерживают некоторое разнообразие за счет образования окон и циклов регенерации.

Мы начинаем смутно представлять себе, как соизмерить силу различного рода нарушений сообщества. В частности, оценить, что глубже отразится на его структуре — лесной пожар или интродукция оленя. Теперь можно начать сравнение реакции на нарушения сообществ разного типа, сопоставляя их устойчивость к изменениям и скорость восстановления. Одновременно теоретические модели убеждают нас в том, что мы, возможно, подошли к пониманию роли возмущений, случайностей и неопределенностей, господствующих в большинстве экосистем.

Острова, их площадь и заселение

20.1. Введение: зависимость между числом видов и площадью острова

Отношение число видов — площадь на океанических островах. — «Островные» местообитания и изолированные участки континентов. — «Островной эффект» и структура сообществ. — Аналогичные отношения среди насекомых-фитофагов.

Давно известно, что на островах живет меньше видов, чем на сравнимых по размерам территориях материка. Более того, теперь твердо установлено, что число видов на острове тем меньше, чем меньше его площадь. Примеры такой зависимости для разных групп организмов приведены на рис. 20.1. Обычно при графическом ее изображении берут логарифмическую шкалу для обоих параметров, хотя, если соотносить с логарифмом площади просто число видов, получаемая линия иногда ближе к прямой (это подробно обсуждается в работе Williamson, 1981). Однако в простых координатах зависимость всегда имеет вид кривой, причем при увеличении площади рост числа видов замедляется (ср. рис. 20.1, В).

Слово «остров» не обязательно означает здесь участок суши, окруженный водой. Озера представляют собой «острова воды» среди суши; вершины гор — острова высокогорных условий в океане более низменных территорий; окна в лесном пологом, возникшие при падении деревьев (разд. 19.3), — острова в море древостоя. Можно говорить об островах особого геологического строения, определенного типа почв или растительности, окруженных иными горными породами, почвами или фитоценозами. Для всех этих типов «островов» также можно проследить закономерное отношение между видовым богатством и площадью (рис. 20.2).

Фактически такая связь вовсе не ограничивается островами. Ту же зависимость можно обнаружить и при сравнении числа видов на произвольно выбранных участках различного размера в пределах одного географического региона (рис. 20.3). Поэтому возникает вопрос: беднее ли фауна и флора островов, чем сравнимые по площади участки материка? Иными словами, способствует ли обеднению видами характерный для островов тип изоляции? Если ответ будет утвердительным, последует другой вопрос: можем ли мы понять, как это обеднение зависит

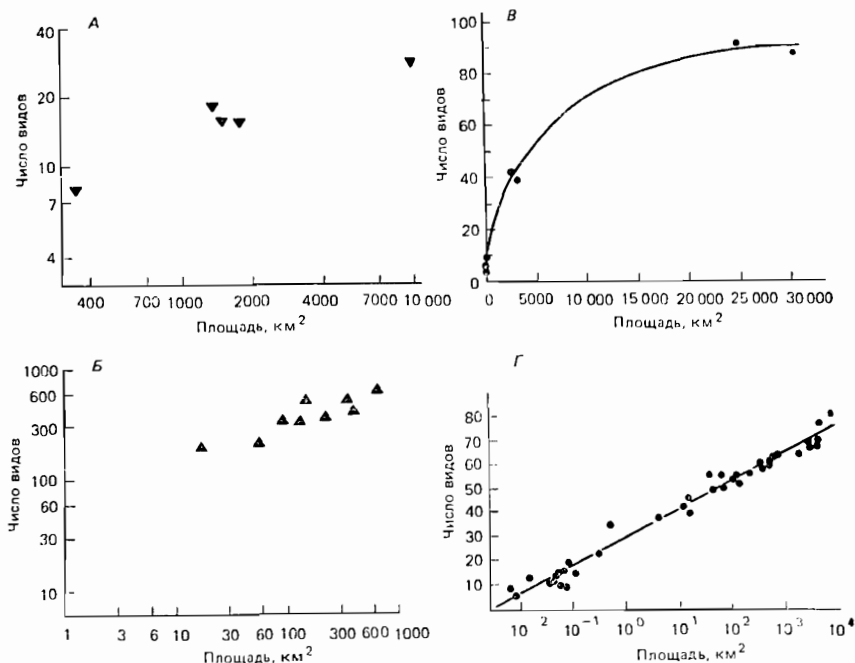


Рис. 20.1. Графики зависимости «число видов — площадь» для различных групп организмов на островах. А. Местные наземные и пресноводные птицы Гавайских островов (Hawaiian Audubon Society, 1975). Б. Сосудистые растения Азорских островов (Eriksson et al., 1974). В. Земноводные и пресмыкающиеся островов Вест-Индии; в отличие от прочих графиков здесь шкала площади не логарифмическая (MacArthur, Wilson, 1976). Г. Птицы Соломоновых островов (Diamond, May, 1976)

от степени изоляции или каких-либо других особенностей острова?

Эти вопросы очень важны для понимания структуры сообществ. Существует масса океанических островов, множество озер и горных вершин, лесов, окруженных полями, и просто отдельно стоящих деревьев. Даже одна особь или лист представляют собой острова с точки зрения их паразитов (гл. 12). Короче, не так уже много естественных сообществ, лишенных того или иного «островного» параметра. Следовательно, нельзя понять структуру сообщества, не разобравшись в *островной биогеографии*. Кроме того, как мы вскоре увидим, последняя потенциально очень важна для научного подхода к охране природы.

В этой главе мы разберем три подхода к пониманию островной биогеографии. Иногда их считают альтернативными объяснениями видового разнообразия островных сообществ, но на

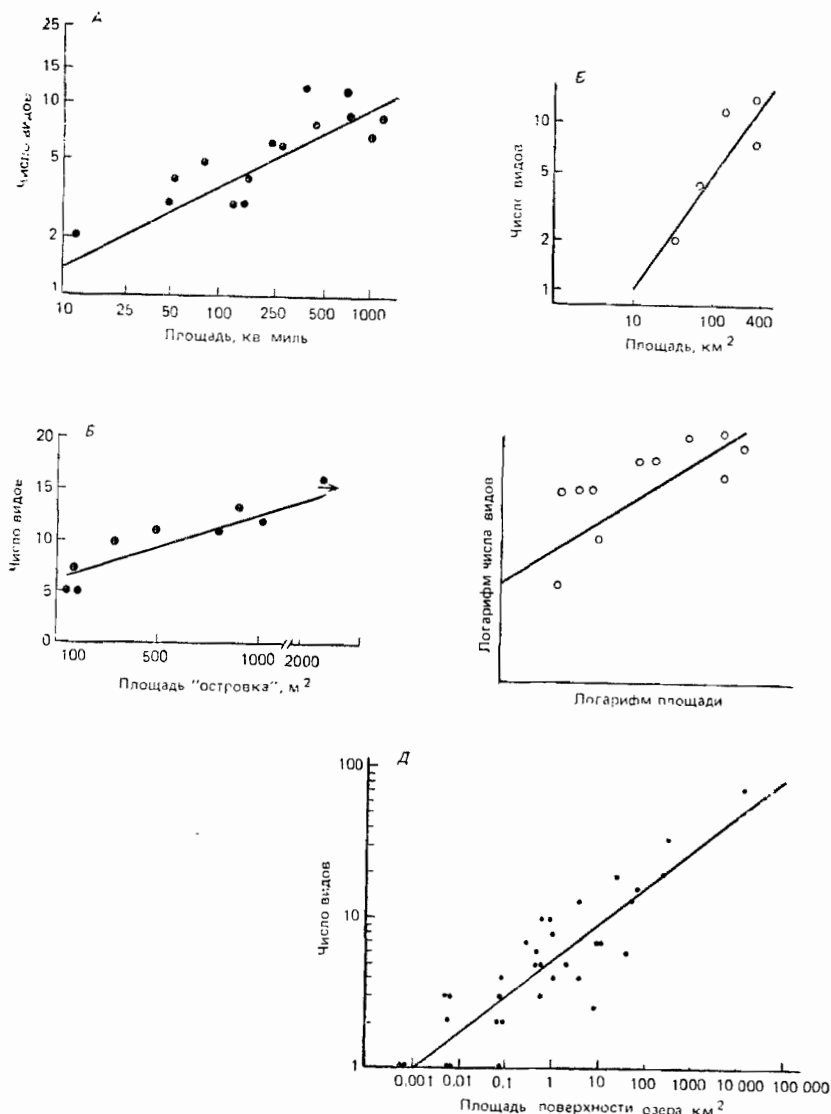


Рис. 20.2. Графики зависимости «число видов — площадь» для систем, аналогичных островам. А. Бореальные млекопитающие окруженных пустыней гор Большого Бассейна в Северной Америке (Brown, 1971). Б. Наземные беспозвоночные известняковых пещер в долине реки Гринбрайер, шт. Западная Виргиния, США (Culver et al., 1973). В. Членистоногие на островках зарослей *Spartina alterniflora* в заливе Ойстер, шт. Флорида, США (Rey, 1981). Г. Растения высокогорных травяных формаций типа парамо на вершинах Анд (Vuilleumier, 1970). Д. Моллюски озер шт. Нью-Йорк, США (Brown, 1981)

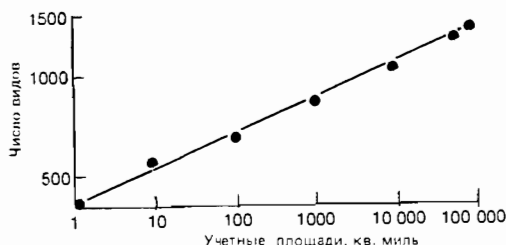


Рис. 20.3. График зависимости между числом видов цветковых растений и площадью для учетных площадей различных размеров в Англии (Williams, 1964, из Gogman, 1979)

самом деле они дополняют друг друга. Первый делает основной упор на пригодности островов в качестве местообитаний для различных видов (разнообразие местообитаний — см. разд. 20.2.1 и 20.2.2). Второй обращает основное внимание на отношение скоростей двух процессов: заселения острова новыми для него видами (иммиграции) и вымирания уже поселившихся («теория равновесия» — разд. 20.2.3 и 20.2.4). Третий подход рассматри-

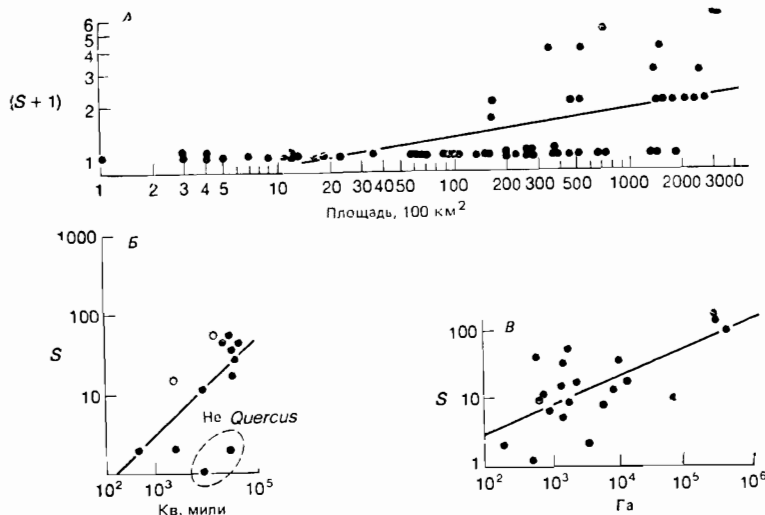


Рис. 20.4. Графики зависимости «число видов — площадь» для растительоядных насекомых и их кормовых растений; «площади» соответствуют ареалам различных растений. *S* — число видов. *A*. Минирующие мушки-агрозиды на зонтичных флоры Великобритании (Lawton, Price, 1979). *Б*. Орехотворки на дубах в Калифорнии, США; все породы, кроме обведенных, относятся к роду *Quercus* (Cornell, Washburn, 1979). *В*. Насекомые-вредители на какао; каждая точка относится к отдельной стране (по Strong, 1974)

вает связь между заселением острова извне и эволюцией видов на нем самом (разд. 20.4).

Мы проанализируем эти подходы на примере островов различного типа, а также, когда это удобно, для произвольно выбранных участков материка. В слегка измененном виде те же подходы будут применены также в отношении своеобразной группы организмов — сообществ насекомых, питающихся живыми тканями высших растений. Такие фитофаги составляют, согласно некоторым оценкам, порядка 35% всех видов животных и пользуются постоянным и пристальным вниманием экологов (см. полный обзор Strong et al., 1984). При сугубо «островном» подходе к сообществам растительноядных насекомых участки, занятые определенным видом растений, или даже отдельные растения рассматриваются как острова в море других видов. Однако существуют и альтернативные варианты анализа. На рис. 20.4, например, приведены графики, на первый взгляд напоминающие изображенные на рис. 20.1—20.2, но в данном случае «площадь» отражает общее распространение растения, т. е. число квадратов координатной сетки на карте, в которых оно встречается. Таким образом, вместо островов разного размера здесь фигурируют виды растений с различными ареалами. Как будет показано в дальнейшем, исследования структуры сообществ животных на таких растениях и на настоящих островах дают на удивление сходные результаты.

20.2. Экологические теории, касающиеся островных сообществ

20.2.1. Разнообразие местообитаний

На более крупных островах больше местообитаний и видов.

Наверное, самое очевидное объяснение высокого видового богатства обширных территорий заключается в том, что на большем пространстве, как правило, встречаются более разнообразные типы местообитаний. Применительно к островной биогеографии наиболее активным сторонником этого взгляда был Лак (Lack, 1969b, 1976; обсуждение — см. Williamson, 1981). Он утверждал, что число встречающихся на острове видов просто отражает его «тип», который определяется климатом и набором имеющихся местообитаний. При этом крупные острова богаче видами, поскольку условия на них более разнообразны. Очевидно, что до какой-то степени это верно, хотя такое объяснение и вызвало ряд критических отзывов (они обсуждаются в разд. 20.3.1).

Сам Лак изучал только птиц, и это весьма существенно, поскольку он упирал на то, что какой-то вид не способен осно-

вать популяцию на конкретном острове не из-за невозможности достичь его, а из-за отсутствия там подходящего местообитания. Поэтому основная трудность, с которой сталкивается данный подход, заключается в том, что он не учитывает достаточно низкую для многих организмов вероятность попадания на все пригодные для них острова. Даже у птиц не были приняты во внимание пределы расселительных способностей, безусловно, существующие для многих видов. Вдобавок ко всему теория Лака чисто экологическая и не учитывает эволюционных процессов на самом острове. Она ничего не говорит о том, в какой степени островное сообщество может отражать их результаты (ср. разд. 20.4).

20.2.2. Разнообразие местообитаний и растительоядные насекомые

Два типа изменчивости растений по разнообразию создаваемых ими местообитаний.

Подход, связанный с многообразием местообитаний, может быть применен для анализа отношений между числом видов и площадью в случае насекомых-фитофагов двояким образом. Первый путь, непосредственно связанный с совокупностями данных, проиллюстрированными на рис. 20.4, просто предполагает, что растения с обширным ареалом встречаются в разнообразных местообитаниях. Следовательно, они предоставляют насекомым более широкий выбор биотопов, признаки которых для этих животных включают не только присутствие кормового вида, но и климатические условия, наличие других растений и др.

Второй подход сосредоточивает внимание прежде всего на размерах, строении, разнообразии частей («архитектонике») различных видов растений. Они рассматриваются как территории, различающиеся богатством местообитаний, а не как однородные поверхности различной географической протяженности. Можно ожидать, что «сложно устроенное» растение будет населено большим числом видов насекомых, чем «простое».

20.2.3. «Теория равновесия» Мак-Артура и Уилсона

Кривые иммиграции. — Кривые вымирания. — Равновесие между иммиграцией и вымиранием и прогнозы теории равновесия, ...не все из которых вытекают именно из нее.

Суть «равновесной теории островной биогеографии», предложенной Мак-Артуром и Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967), крайне проста. Заключается она в том, что количество видов, населяющих остров, определяется равновесием между иммигра-

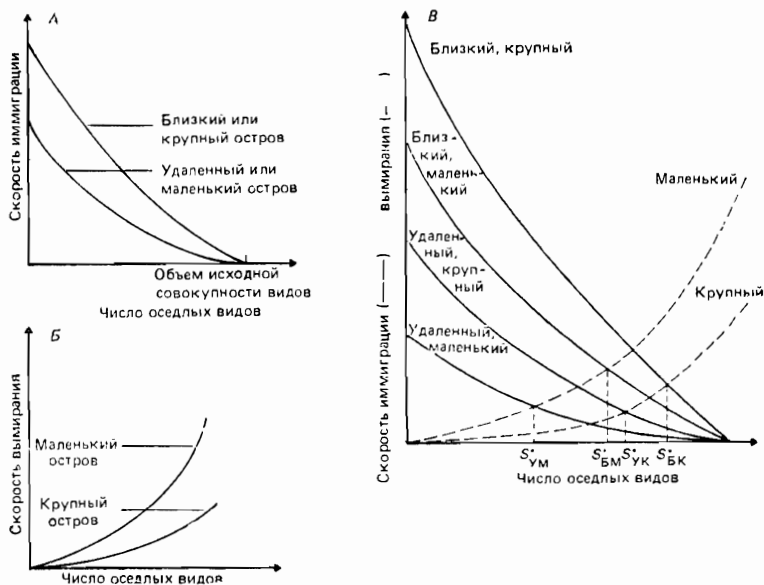


Рис. 20.5. Равновесная теория островной биогеографии Мак-Артура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967). *А.* Зависимость скорости иммиграции от числа обосновавшихся видов для крупных и мелких островов и для островов, лежащих вблизи и вдали от континента. *Б.* Зависимость скорости вымирания от числа обосновавшихся на острове видов для крупных и мелких островов. *В.* Баланс между иммиграцией и вымиранием для крупных и мелких и для близких и удаленных от континента островов. В каждом случае S^* обозначает равновесное видовое богатство. Подробности см. в тексте

цией и вымиранием, причем само равновесие имеет динамический характер: виды непрерывно вымирают и замещаются (за счет иммиграции) теми же или иными видами.

То, как это происходит, показано на рис. 20.5. Рассмотрим сначала иммиграцию. Представим совершенно незаселенный остров. Интенсивность иммиграции видов для него будет высокой, потому что любая поселившаяся здесь особь представляет собой новый вид. По мере увеличения числа обосновавшихся видов скорость иммиграции новых (еще не представленных) снижается. Она обратится в нуль, когда на острове поселятся все виды «исходной совокупности» (т. е. соседнего материка или близлежащих островов) (рис. 20.5, *А*).

Соответствующий график представляет собой кривую, так как скорость иммиграции, очевидно, особенно высока, когда обосновалось лишь небольшое число видов, и многие формы с хорошо развитой способностью к расселению пока отсутствуют. Фактически это будет даже не одна линия, а целая полоса, поскольку конкретный график зависит от точной очередности при-

бытия видов на остров, а она подвержена случайным колебаниям. В этом смысле приводимую кривую иммиграции следует рассматривать как «наиболее вероятную».

Конкретная кривая иммиграции зависит от степени удаленности острова от источника его потенциальных заселителей (рис. 20.5, А). Нуль будет достигаться всегда в одной и той же точке (на острове представлены все виды «исходной совокупности»), но при этом функция в целом будет иметь тем более высокие значения, чем ближе источник иммиграции, т. е. чем больше у мигрантов шансов добраться до острова. По-видимому, также (хотя в исходной формулировке своей теории Мак-Артур и Уилсон на это не указывают) скорость иммиграции для крупных островов, как правило, выше, чем для мелких, так как первые представляют собой более доступную «мишень» для переселенцев (рис. 20.5, А).

Скорость вымирания (рис. 20.5, Б) равна нулю, когда на острове нет ни одного вида, и в целом низка при небольшом их количестве. Однако по мере роста числа обосновавшихся видов она, согласно теории, увеличивается, причем, по-видимому, быстрее, чем наблюдалось бы при прямой пропорциональной зависимости. Считается, что это связано с более вероятным конкурентным исключением и меньшим средним размером популяции каждого из видов (что повышает возможность случайного вымирания) при большем их количестве. Аналогичные рассуждения приводят к выводу, что на мелких островах скорость вымирания больше, чем на крупных, поскольку в первом случае популяции, как правило, насчитывают меньше особей (рис. 20.5, Б). Как и при иммиграции, приводимые кривые вымирания правильнее рассматривать как «наиболее вероятные».

Чтобы рассмотреть суммарный результат иммиграции и вымирания, наложим оба графика друг на друга (рис. 20.5, В). Число видов, соответствующее точке пересечения кривых (S^*), отражает состояние динамического равновесия, т. е. потенциальное видовое богатство острова. Ниже этой точки видовое богатство растет (скорость иммиграции превышает скорость вымирания), а выше — снижается (вымирание интенсивнее иммиграции). Данная теория позволяет высказать ряд предположений о формировании островных сообществ.

1. Число видов на острове в конечном итоге должно примерно стабилизироваться.

2. Эта стабилизация — результат не постоянства видового состава, а непрерывной *смены* видов, когда одни формы вымирают, а другие вселяются.

3. На крупных островах больше видов, чем на мелких.

4. Видовое богатство будет снижаться по мере удаления острова от источников заселения.

Следует отдавать себе отчет, что часть этих заключений может быть сделана и без всякой ссылки на равновесную теорию. Примерного постоянства числа видов следовало бы ожидать и тогда, когда оно определяется просто типом острова (разд. 20.2.1). Сходным образом повышенное видовое богатство на крупных островах может вытекать из большего разнообразия их местообитаний. Поэтому для доказательства равновесной теории следовало бы проверить, увеличивается ли число видов с ростом размеров острова быстрее, чем можно было бы объяснить только повышением разнообразия местообитаний.

Эффект удаленности острова также вполне можно рассматривать, и не прибегая к равновесной теории. Только исходя из того, что способности многих видов к расселению ограничены, можно прийти к заключению, что вероятность насыщения более удаленных островов всеми потенциальными переселенцами понижена. Однако одно важное предсказание, получаемое с помощью равновесной теории, специфично именно для нее. Речь идет о постоянстве как результате круговорота видов, т. е. смежны одних форм другими.

Сравнивая равновесную теорию с теорией разнообразия местообитаний, можно видеть, что последняя рассматривает главным образом *число* видов, уделяя относительно мало внимания специфике их потребностей, хотя и признает, что возможности расселения, вообще говоря, ограничены и у разных видов неодинаковы. Обе эти теории не учитывают эволюционных процессов.

20.2.4. Равновесная теория и растительные насекомые

Первым применил равновесную теорию к насекомым-фитофагам Джанзен (Janzen, 1968). Относительно широко распространенные растения можно считать относительно «крупными» островами, окруженными морем иной флоры. Действительно, Саутвуд (Southwood, 1961) еще раньше предположил, что растения с более обширными ареалами представляют собой более крупную мишень для потенциального заселения насекомыми. Кроме того, определенный вид растения можно считать «удаленным» от других, если он специфичен по своим морфологическим, биохимическим или прочим биологическим особенностям. Таким образом, из равновесной теории следует, что видовое богатство насекомых будет выше на растениях, имеющих большие ареалы, и ниже на географически изолированных или редких видах, а также на морфологически или биохимически «изолированных» растениях. Однако здесь опять возникает проблема разделения предсказаний равновесной и других теорий, с которой мы столкнулись при обсуждении островов вооб-

ще. В частности, широко распространенные виды растений соответствуют не только «крупным островам», но и сами занимают весьма разнообразные местообитания.

20.3. Факты, подтверждающие экологические теории

20.3.1. Разнообразие местообитаний или разница в площади?

Как различить эффекты разнообразия местообитаний и доступной площади? — Экспериментальное сокращение площади мангровых островов. — «Релаксация» видового богатства при потере связи с материками. — Кривая «число видов — площадь» для островов идет обычно круче, чем для материков.

Главный вопрос островной биогеографии — существует ли «островной эффект» как таковой, или же острова беднее видами просто из-за своей малой территории и небольшого количества местообитаний. В ряде исследований предпринимались попытки отделить в соотношении «число видов : площадь» для островов компоненты, полностью объясняемые неоднородностью среды обитания, от обусловленных площадью. Например, разнообразие видов рыб в озерах севера шт. Висконсин значимо коррелирует как с поверхностью озера, так и с разнообразием его растительности (рис. 20.6, А). Однако два последних параметра и сами тесно коррелируют между собой, так что в данном случае сама по себе площадь, по-видимому, не оказывает существенного прямого влияния на видовое богатство (Тонп, Magnuson, 1982). Другая крайность описана в работе Абботта (Abbott, 1978), обнаружившего четкую зависимость между видовым богатством птиц и площадью островов у побережья Западной Австралии. При этом какая-либо связь между видовым богатством и разнообразием местообитаний отсутствовала (рис. 20.6, Б), поскольку последнее не зависело от площади острова. В подобных случаях важную роль скорее всего играет сама площадь. Уотсон (Watson, 1964, см. Williamson, 1981) исследовал зависимость между числом видов, площадью острова и разнообразием местообитаний для птиц на островах Эгейского моря. Он пришел к выводу, что разнообразие местообитаний — более важный фактор, чем площадь. Наконец, Джонсон (Johnson, 1975), связывая видовое богатство птиц, населяющих «острова» хвойного леса в Большом Бассейне (запад США), с целым набором параметров местообитаний, сумел показать зависимость между разнообразием их орнитофауны и неоднородностью биотопа.

Попытка экспериментальным путем разделить влияние разнообразия местообитаний и площади была предпринята Симберлоффом (Simberloff, 1976) в работе, выполненной на не-

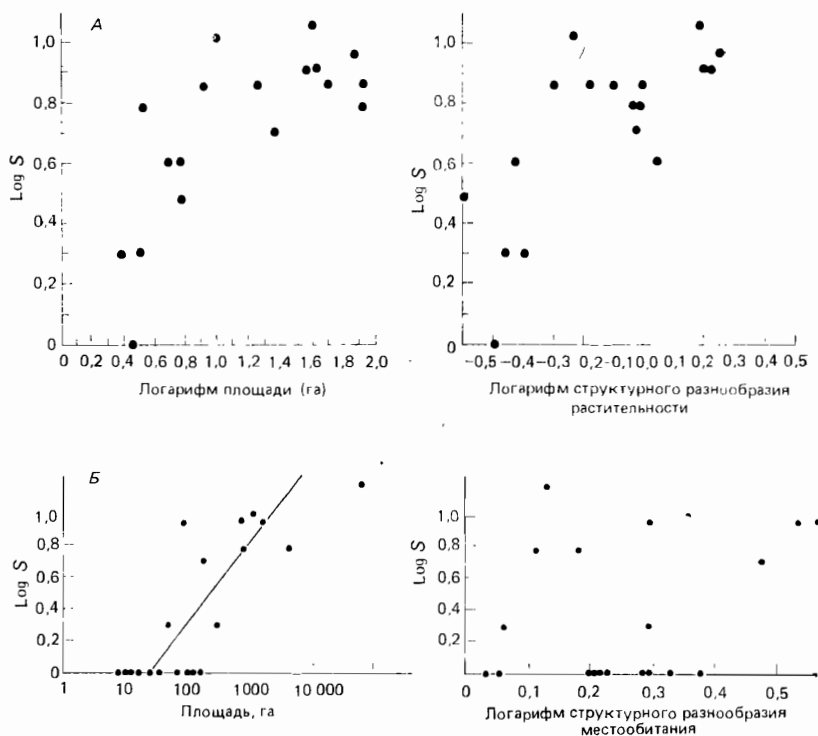


Рис. 20.6. А. Зависимость видового богатства (S) ихтиофауны озер северной части шт. Висконсин (США) от площади озера (слева) и структурного разнообразия растительности (справа) (по Топп, Магнуссон, 1982). Б. Зависимость видового богатства (S) птиц на островах у западного побережья Австралии от площади острова (слева) и структурного разнообразия местообитаний (справа) (по Abbott, 1978). Все шкалы логарифмические

скольких мангровых островках во Флоридском заливе. Они заняты чистыми зарослями *Rhizophora mangle*, в которых обитают сообщества древесных членистоногих, включающие насекомых, пауков, скорпионов и равноногих. После предварительного фаунистического обследования размеры некоторых зарослей были искусственно уменьшены с помощью мощной пилы. Разнообразие местообитаний, таким образом, осталось прежним, однако, несмотря на это, видовое богатство членистоногих на соответствующих островках через два года сократилось (рис. 20.7). На контрольном нетронутым островке за тот же период произошло некоторое *возрастание* видового разнообразия — видимо, случайное.

С равновесной теорией хорошо согласуются данные по островам, составлявшим в прошлом части соединявшегося с материком перешейка, который затем частично погрузился под воду.

Если равновесное число видов в некоторой степени определяется соотношением между скоростью вымирания и площадью острова, следует предполагать, что такие недавно обособившиеся участки суши будут терять виды, пока не установится новое равновесие, соответствующее их размерам. Этот процесс принято называть «релаксацией»; некоторые его примеры рассмотрены в литературе. Так, Уилкоккс (Wilcox, 1978) описал зависимость между временем отделения островов Калифорнийского залива от материка и числом встречающихся на них видов ящериц (рис. 20.8). Внеся поправки на площадь острова и широту, Уилкоккс продемонстрировал сокращение видового богатства с 50—75 видов примерно до 25 за 4000 лет. Разумеется, интерпретировать подобные данные следует с осторожностью. Когда речь идет о столь длительных периодах, нужно быть уверенным в отсутствии за это время крупных климатических изменений. Еще один важный момент — роль человека, разрушавшего местообитания и завозившего на острова конкурентов и хищников. Тем не менее такого рода работы подкрепляют «равновесную» интерпретацию островного разнообразия (т. е. независимое влияние площади).

Еще одна попытка оценить отдельно эффект площади острова основана на сравнении графиков зависимости «число видов — площадь» для островов и произвольно выбранных участков материка. В последнем случае характер зависимости должен определяться исключительно разнообразием местообитаний; все виды способны достичь рассматриваемой территории, и непрерывный поток особей через ее произвольно проведенные границы будет, следовательно, маскировать локальное вымирание (т. е. исчезновение вида, эквивалентное вымиранию на острове, в данном случае сразу компенсируется обменом особями между отдельными участками). Значит, на произвольно выбранной территории внутри материка всегда обитает больше видов, чем на аналогичном по условиям острове; этот вывод, как обычно полагают, означает, что наклон графиков «число видов — площадь» для островов будет более крутым, чем для материковых

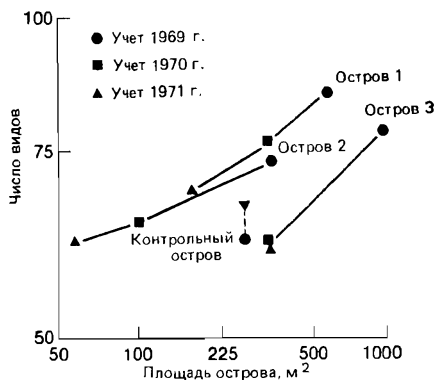


Рис. 20.7. Влияние искусственного сокращения площади мангровых островов на число видов членистоногих. Размеры островов 1 и 2 были сокращены после учетов 1969 и 1970 гг., острова 3 — только после учета 1969 г. Изменение видового богатства на контрольном острове вызвано, по-видимому, случайными флуктуациями (по Simberloff, 1976)

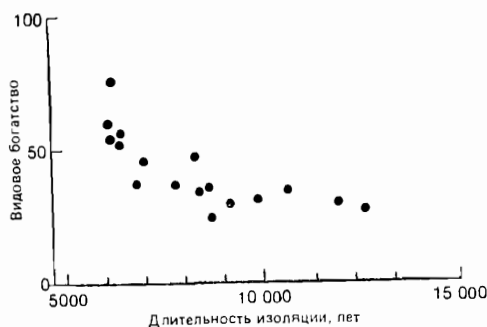


Рис. 20.8. Зависимость видового богатства ящериц на островах Калифорнийского залива, некогда бывших частями сухопутного перешейка, от продолжительности их изоляции (по Wilcox, 1978)

участков (так как эффект островной изоляции должен быть сильнее выражен на мелких островах, где вымирание наиболее вероятно). Таким образом, различия между графиками этих двух типов можно приписать островному эффекту в чистом виде. Табл. 20.1 показывает, что, невзирая на довольно большой разброс, наклон графиков для островов в среднем круче.

Заметим, что меньшее количество видов на единицу площади, характерное для островов, должно дать также более низкую ординату пересечения кривой с осью S (число видов). На

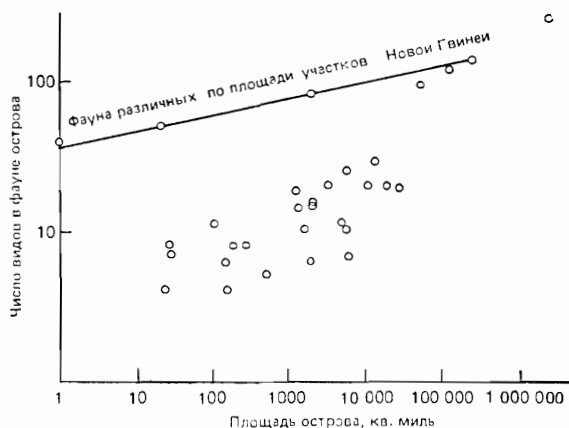


Рис. 20.9. График зависимости «число видов — площадь» для муравьев подсемейства Ponerinae на различных островах Молуккской группы и Меланезии и для фауны тех же муравьев различных по площади учетных территорий на Новой Гвинее (Wilson, 1961)

Таблица 20.1. Наклон z кривых «число видов — площадь» ($\log S = \log C + z \log A$, где S — видовое богатство, A — площадь, а C — константа, равная числу видов при A , равном единице) для разных типов местообитаний (из Preston, 1962; May, 1975b; Gorman, 1979; Brown, 1981)

Группы организмов	Регион
Произвольно выбранные участки материковой суши	
Цветковые растения	Англия 0,10
Наземные растения	Великобритания 0,16
Птицы	Средиземноморье 0,13
Птицы	Неотропическая область 0,16
Птицы	Неарктическая область 0,12
Саванная растительность	Бразилия 0,14
Океанические острова	
Птицы	Острова у Новой Британии 0,18
Птицы	Острова у Новой Гвинеи 0,22
Птицы	Вест-Индия 0,24
Птицы	Ост-Индия 0,28
Птицы	Восток центральной части Тихого океана 0,30
Муравьи	Меланезия 0,30
Жуки	Вест-Индия 0,34
Наземные растения	Острова Галапагос 0,31
Наземные растения	Острова Калифорнийского залива 0,37
Изолированные местообитания	
Зоопланктон (озера)	Шт. Нью-Йорк 0,17
Улитки (озера)	» 0,23
Рыбы (озера)	» 0,24
Птицы (пояс парамо)	Анды 0,29
Млекопитающие (горы)	Большой Бассейн (США) 0,43
Наземные беспозвоночные (пещеры)	Шт. Западная Виргиния 0,72

рис. 20.9 представлена зависимость такого типа для видов муравьев подсемейства *Formicidae* на островах Тихого океана и участков разного размера, произвольно выбранных на территории Новой Гвинеи; здесь четко видны и увеличение крутизны графика, и понижение точки пересечения.

Одним словом, ясно, что на меньшей площади обычно ниже разнообразие местообитаний и, следовательно, меньше видов. Однако часто заметен и островной эффект, т.е. дополнительное сокращение видового богатства сообществ, изолированных от других сходных экосистем.

20.3.2. Удаленность

Богатство орнитофауны на островах Тихого океана убывает с удаленностью от материков. — Влияние удаленности на отношение число видов — площадь. — Виды на островах могут отсутствовать просто из-за нехватки времени для колонизации.

Из приведенных выше рассуждений вытекает, что островной эффект и обедненность видами должны сильнее проявляться на более удаленных островах. (Действительно, сравнение островов с участками материка — лишь крайний случай сравнения между собой островов, расположенных на разном расстоянии от континента, поскольку материковые участки можно рассматривать как острова с нулевой от него удаленностью.) Следует, однако, различать два аспекта проблемы. Во-первых, удаленность может просто отражать степень физической изоляции. С другой стороны, она неодинакова в зависимости от рассматриваемых организмов; один и тот же остров можно считать отдаленным с точки зрения наземных млекопитающих, но «близким» для птиц.

Эффект удаленности можно продемонстрировать, либо сопоставляя видовое богатство с самим расстоянием, либо сравнивая графики «число видов — площадь» для групп островов или для групп организмов, удаленность для которых различна.

В обоих случаях не исключены, однако, серьезные трудности, связанные с отделением данного эффекта от прочих параметров, отличающих один остров от другого (обсуждение см. в работе Williamson, 1981). Тем не менее рис. 20.10 позволяет видеть прямое влияние удаленности на примере не связанных с морем равнинных птиц тропических островов юго-западной части Тихого океана. Число видов на этом графике выражено в процентах от богатства орнитофауны острова аналогичных размеров, находящегося вблизи Новой Гвинеи — основного источника заселения рассматриваемых территорий. По мере увеличения расстояния от него число видов на островах сокращается по экспоненциаль-

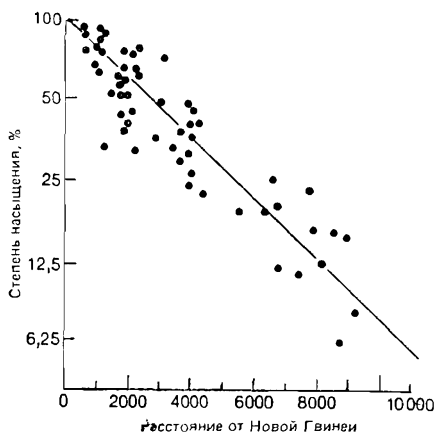


Рис. 20.10. Связь числа неморских равнинных видов птиц островов, расположенных на расстоянии свыше 500 км от Новой Гвинеи (в процентах от числа видов на острове сходной площади у ее берегов), с удаленностью этого источника орнитофауны (Diamond, 1972)

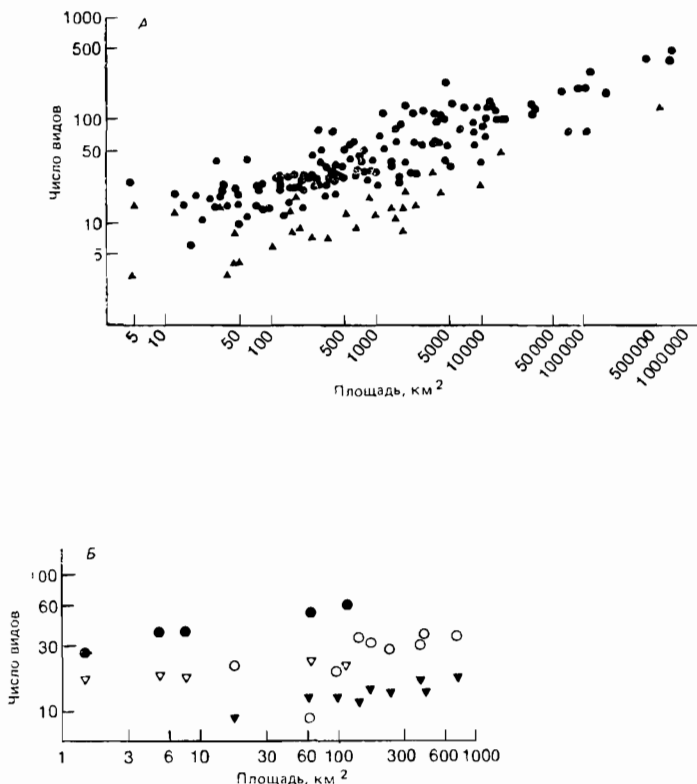


Рис. 20.11. Удаленность островов повышает обедненность их биоты. А. Зависимость числа видов от площади для наземных птиц отдельных тропических и субтропических островов. Черные треугольники — Гавайские острова и архипелаг Галапагос, расположенные на расстоянии свыше 300 км от ближайшего материка; черные кружки — острова, расположенные ближе, чем в 300 км от источника видов (по Slud, 1976, из Williamson, 1981). Б. Отношение «число видов — площадь» для гнездящихся наземных и водоплавающих птиц и местных папоротников Азорских и Нормандских островов. Черные треугольники — птицы Азорских островов, черные кружки — птицы Нормандских островов; белые кружки — папоротники Азорских островов; белые треугольники — папоротники Нормандских островов. Азорские острова оказываются более удаленными для птиц, чем для папоротников (по Williamson, 1981)

ному закону, уменьшаясь примерно вдвое через каждые 2600 км. Рис. 20.11, А также показывает, что на отдаленных островах данного размера обитает меньше видов, чем на островах такой же площади, расположенных вблизи от материка. Кроме того, на рис. 20.11, Б сопоставляются графики «число видов — площадь» для двух классов организмов в двух регионах: на относительно удаленных от суши Азорских островах (в Атлантическом океане, далеко на запад от Португалии) и Нормандских

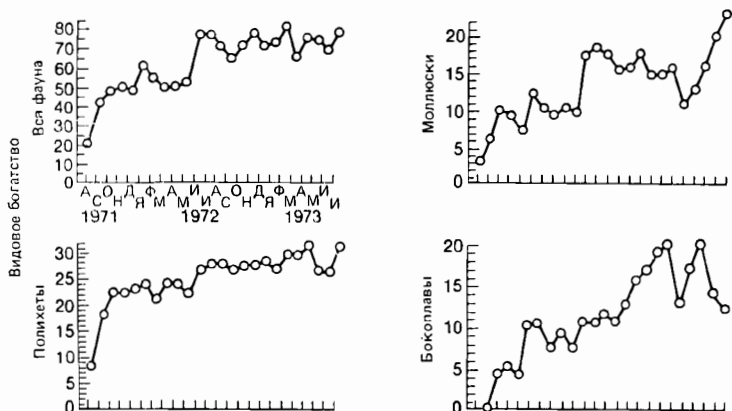


Рис. 20.12. Динамика роста видового богатства различных групп бентосной фауны залива Тампа после естественной гибели животных (по Simon, Dauer, 1977)

островах вблизи северного побережья Франции. Хотя для птиц Азорские острова и в самом деле удалены гораздо сильнее Нормандских, однако с точки зрения папоротников (прекрасно расселяющихся благодаря легчайшим переносимым ветром спорам) удаленность обоих архипелагов примерно одинакова. Наконец, заслуживает внимания тот факт, что два максимальных наклона в табл. 20.1 относятся к (а) млекопитающим окруженных пустыней гор Большого Бассейна в Северной Америке и (б) наземным беспозвоночным, населяющим известняковые пещеры в шт. Западная Виргиния. В обоих случаях интенсивность миграции чрезвычайно низка, и «островки» местообитаний оказываются крайне изолированными друг от друга независимо от физического расстояния. Таким образом, все приведенные здесь примеры позволяют утверждать, что обусловленное островным эффектом обеднение фауны действительно возрастает по мере усиления изоляции острова.

Непосредственной причиной пониженного видового богатства островных сообществ является простой недостаток времени, требующегося для заселения многих островов видами, которые вполне могли бы там жить. Это иллюстрируют графики динамики фауны всего за 2—3 года, приводимые на рис. 20.12. Летом 1971 г. вспышка численности токсичных водорослей-динофлагеллат привела к гибели 97% макроскопических бентосных беспозвоночных в заливе Тампа (шт. Флорида, США). Тотчас же началось его повторное заселение. Прежде всего произошла быстрая иммиграция полихет-оппортунистов, в то время как реколонизация залива моллюсками и рачками-амфиподами, от-

личающимися меньшим расселительным потенциалом, протекала несколько медленнее. Уже год спустя богатство фауны примерно достигло уровня, отмечавшегося перед ее отравлением, причем продолжали прибывать все новые и новые виды.

Примером изменений более длительного масштаба времени может служить остров Суртсэй, возникший в 1963 г. в результате подводного вулканического извержения в 40 км к юго-западу от побережья Исландии. За первые шесть месяцев существования сюда попали бактерии, грибы, некоторые морские птицы, один вид двукрылых и семена нескольких прибрежных растений. Первое прижившееся на острове высшее растение было зарегистрировано в 1965 г., первая колония мхов — в 1967 г. К 1973 г. здесь обитало уже 13 видов сосудистых растений и свыше 66 видов мхов (рис. 20.13). Заселение продолжается и по сей день.

Главное значение этих примеров в том, что они показывают: структуру многих островных сообществ невозможно объяснить ни простым наличием пригодных для видов местообитаний, ни равновесным видовым богатством. Напротив, нетрудно убедиться, что на многих островах экосистемы еще не достигли равновесия и далеко не полностью «насытились» видами.

20.3.3. Разнообразие, площадь и удаленность в случае сообществ насекомых-фитофагов

С широко распространенными растениями связано много видов насекомых, поскольку разнообразны условия существования, однако некоторые данные указывают на самостоятельный «эффект площади» расселения. — Там, где орляк редок, связанное с ним сообщество насекомых относительно ненасыщено. — Разнообразие архитектуры растений влияет на видовое богатство насекомых-фитофагов. — На биологически «удаленных» растениях обитает меньше видов.

Теперь можно вернуться немного назад и рассмотреть графики зависимости «число видов — площадь», концепции разнообразия местообитаний и удаленности применительно к сообществам растительноядных насекомых. Прежде всего, широко распространенные виды растений богатством своей энтомофауны обязаны главным образом большому разнообразию фитоценозов, в которых сами произрастают. Так, зависимость «число видов — площадь» такого типа, как показана на рис. 20.4, А, по

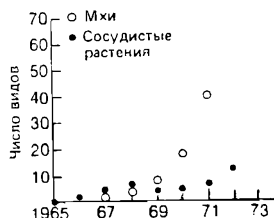


Рис. 20.13. Рост видового богатства мхов и сосудистых растений с 1965 по 1973 г. на острове Суртсэй, возникшем в 1963 г. (по Fridriksson, 1975)

всей видимости, связана с тем, что на зонтичных, встречающихся в местообитаниях нескольких типов, поселяется больше видов минирующих листьев мушек-агромизид, чем на представителях того же семейства, приуроченных лишь к одному-двум типам биотопов (Fowler, Lawton, 1982). В самом деле, между разнообразием среды, освоенной определенным видом растений и разнообразием местообитаний на островах существует четкая аналогия. Многие виды насекомых, живущих на широко распространенных растениях, встречаются только на небольшой части их ареала. В целом ряде работ было показано, что в конкретной местности широко распространенные и обычные виды растений не обязательно имеют более богатую, чем у других видов, энтомофауну, даже если по всему ареалу на них обитает большее число видов (Claridge, Wilson 1976, 1978; Futuyma, Gould, 1979; Karban Ricklefs, 1983). Это свидетельствует об отсутствии особого значения площади, дополняющего эффект простого разнообразия местообитаний, означая также, что конкретное сообщество растительноядных насекомых не обязательно будет богаче видами только из-за того, что развивается на широко распространенном растении. Аналогичным образом конкретное сообщество на острове будет, по-видимому, менее обеднено, чем биота всего острова в целом. Короче говоря, влияние островной биогеографии на структуру сообществ решающим образом зависит от масштабов рассматриваемой экосистемы сравнительно с величиной острова, частью которого она является.

Существование особого «эффекта площади» в случае насекомых-фитофагов в какой-то мере доказывается тем обстоятельством, что на ряде растений, обилие которых (т.е. их «площадь») за последнее время возросло внутри некоего конкретного местообитания, видовое богатство фитофагов увеличилось, в то же время как на растениях, сокративших свое обилие, снизилось и количество видов насекомых (Strong et al., 1984). Однако не исключено, что с точки зрения насекомых изменения в обилии кормовых растений привели и к изменениям в разнообразии местообитаний.

Более убедительно доказывает наличие эффекта площади работа Лотона (Lawton, 1984) по сообществам растительноядных насекомых, связанных с орляком (*Pteridium aquilinum*), уже упоминавшаяся нами в разд. 18.2.1. Сравнивалась энтомофауна этого папоротника в открытых и лесных местообитаниях севера Англии и шт. Нью-Мексико (США), в лесу на Новой Гвинее и в открытом местообитании на Гавайских островах. Во всех этих регионах заросли орляка имеют естественное происхождение. В Великобритании на нем питаются в общей сложности 27 видов, а еще восемь в принципе способны делать это или обнаруживаются на папоротнике нерегулярно. Примерно



Рис. 20.14. Отношение между числом видов и площадью для растительноядных насекомых на орляке. В тех регионах, где этот папоротник распространен шире, на нем обитает больше видов. Линия регрессии построена по черным кружкам (белые кружки соответствуют учетам, включающим нерегулярно или случайно попадающиеся виды) (Lawton, 1984)

30 видов отмечено на Новой Гвинее. В то же время в Нью-Мексико с орляком связаны всего пять видов, а на Гавайях лишь один или два. Лотон пытался определить нишу, занимаемую каждым видом, на основании двух важнейших признаков: способа питания (грызущие, сосущие, минирующие и галлообразующие формы) и части растения, используемой насекомым в пищу (рахис вайи, листовые пластинки, оси вайи второго порядка, боковые жилки листочков). Результаты представлены на рис. 18.1. Они говорят о большом числе, по-видимому, неиспользуемых ниш в Нью-Мексико (данные по гавайскому сообществу не показаны, но в нем должно быть самое большое количество свободных ниш).

На рис. 20.14 приведен график зависимости «число видов — площадь» для растительноядной энтомофауны орляка четырех рассмотренных регионов. «Площадь» соответствует территории, занятой в каждом случае орляком, по оценкам Лотона. Хотя были взяты всего четыре точки, полученная зависимость между числом видов и площадью оказалась в высшей степени значимой статистически. По всей вероятности, в Нью-Мексико и на Гавайских островах с орляком связано мало насекомых-фитофагов, поскольку само растение встречается здесь относительно редко. А поскольку этот эффект проявляется при сравнении отдельных участков, то, скорее всего, важную роль играет именно редкость как таковая, а не разнообразие местообитаний.

Исследование Лотона показывает также, что низкое видовое богатство фитофагов, питающихся орляком, по крайней мере в Нью-Мексико и на Гавайях объясняется не конкурентным исключением, а исчерпанием источника видов (это связано с небольшой площадью, занимаемой кормовым растением). Таким

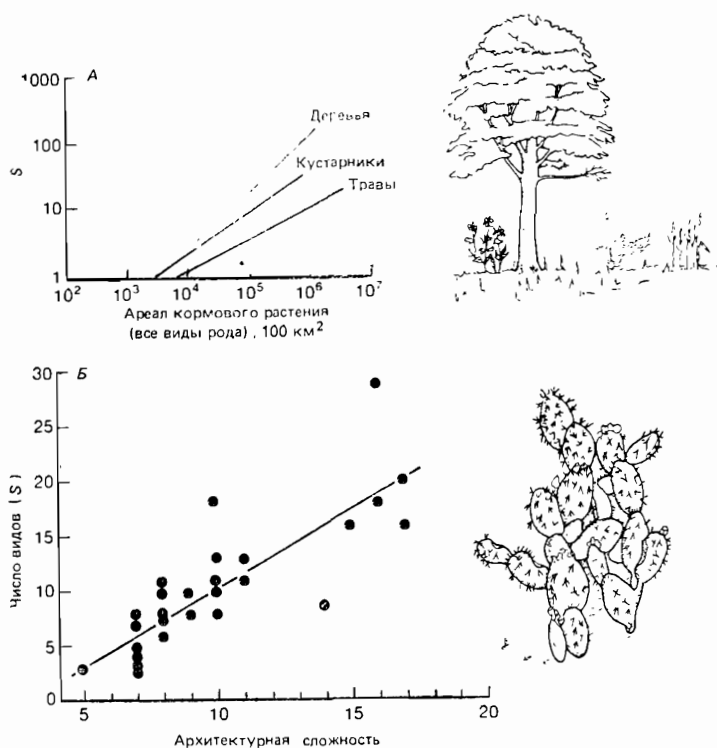


Рис. 20.15. Видовое богатство насекомых-фитофагов на растениях возрастает по мере усложнения его архитектоники. *А.* Отношения «число видов — площадь» для разных рода деревьев, кустарников и трав британской флоры; ареал кормового растения представлен как количество квадратов со стороной 10 км на карте (Strong, Levin, 1979). *Б.* Зависимость числа видов, связанных с разными видами рода *Opuntia* в Северной и Южной Америке, от «архитектурной сложности» этих кактусов, выражаемой суммой значений пяти параметров, каждый из которых оценивается по четырехбалльной шкале: высоты взрослого растения, среднего числа кладодиев на крупном растении, размеров кладодиев, степени развития одревесневших побегов, структуры поверхности кладодиев (от гладкой до сильно бугорчатой) (Morgan, 1980)

образом, речь идет еще об одном примере того, как островной характер сообщества препятствует полному насыщению его видами.

Воздействие на сообщества растительноядных насекомых *структурной* неоднородности растений иллюстрируется рис. 20.15, *А, Б.* Из рис. 20.15, *А* следует, что среди растений с примерно одинаковыми ареалами деревья имеют более богатую энтомофауну, чем кустарники, а кустарники — более богатую, чем травы (Strong, Levin, 1979). В этом ряду типов растений наблюдается уменьшение размеров, сокращение микрокли-

матического разнообразия числа однородных частей, т. е. модулей (например, листьев), на одно растение, набора частей растения и доступных для насекомых ресурсов. На рис. 20.15, Б число видов насекомых-фитофагов, потребляющих различные виды американских кактусов рода *Opuntia*, сопоставлено с «архитектурной сложностью» каждого из них (Moran, 1980). Четко видно, что у сложнее устроенных кактусов (более крупных, с большим числом однородных частей и с более разнообразными частями) энтомофауна богаче.

Совершенно очевидно, что архитектура растения оказывает основное влияние на богатство сообществ растительноядных насекомых, но, как и в случае с островами, трудно решить, насколько это связано по отдельности с размерами (включая и число однородных частей) и с неоднородностью условий среды и ресурсов. По оценке Морана, у кактусов сами размеры обуславливают примерно 35% различий видового богатства, а все особенности архитектуры растения вместе взятые — 69%. Однако размерный диапазон у кактусов гораздо меньше, чем у деревьев и трав, сопоставленных на рис. 20.15, А, так что различие эффектов величины и неоднородности в этих случаях требует дальнейших исследований.

Влияние таксономической или биохимической «удаленности» на обеднение растений видами-фитофагами не всегда хорошо заметно при сравнении отдельных таксонов, однако ряд работ говорит о возможном существовании подобного эффекта. Например, в Калифорнии на двух древесных породах, не относящихся к дубам, но близких к роду *Quercus*, развивается меньше видов орехотворок, чем можно было бы ожидать исходя из данных по многочисленным здесь видам дубов (рис. 20.4, Б; Cornell, Washburn, 1979). А среди британских однодольных меньше других насекомых-фитофагов имеют представители более бедных видами родов (рис. 20.16; Lawton, Schröder, 1977).

Подведем итоги. Итак, больше видов растительноядных насекомых можно обнаружить на более крупных растениях с более сложной архитектурой, на часто встречающихся и широко распространенных растениях и, вероятно, на растениях, представленных в одной области рядом близкородственных видов.

20.3.4. Какие виды участвуют в круговороте?

Круговорот видов. — Обновление видов на островах приводит к неопределенности структуры сообщества.

Уже говорилось о том, что на более мелких островах водится меньше видов, что объясняется (хотя и не полностью) пониженным разнообразием местообитаний. Было показано также, что такое обеднение фауны в целом усиливается с ростом уда-

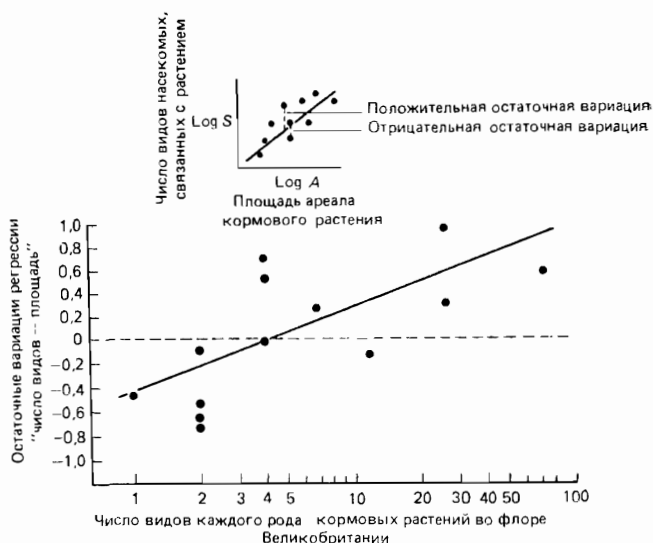


Рис. 20.16. Таксономическая обособленность кормового растения может привести к сокращению видового богатства сопутствующей ему энтомофауны фитофагов. Отклонения от графика зависимости «число видов — площадь» (вверху) сопоставлены с числом британских видов кормовых растений того же рода однодольных (внизу). По мере роста таксономической обособленности (т. е. *сокращения* числа видов того же рода растений) абсолютная величина отклонения убывает (т. е. видов-фитофагов становится меньше, чем можно ожидать исходя из среднего отношения) (Lawton, Schröder, 1977, из Strong et al., 1984)

ленности. Однако подобный упор на *число видов* обходит вниманием вопросы о том, *какие* виды живут на различных островах, *какие* иммигрируют туда и *какие* вымирают. Разберем теперь этот важный момент.

Равновесная теория Мак-Артура и Уилсона предполагает для острова не только наличие характерного видового богатства, но и постоянный круговорот видов, т. е. непрерывное поселение новых форм и вымирание уже присутствующих. Значит, конкретный состав островной биоты в каждый момент времени должен быть во многом случаен. Однако сам этот круговорот изучается редко, поскольку требует постоянного наблюдения за сообществами на протяжении длительного времени, что, как правило, технически сложно и дорого. Надежные данные по круговороту встречаются еще реже, так как предполагают всякий раз учет всех видов. Существенно и то, что любой полученный результат всегда дает заниженную оценку реального круговорота, поскольку наблюдатель не может в течение всей работы следить за всем происходящим одновременно.

Можно с доверием отнестись к одному исследованию, вклю-

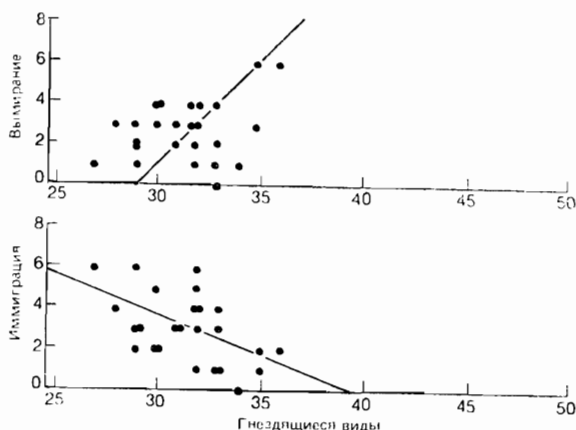


Рис. 20.17. Иммиграция и эмиграция гнездящихся птиц в дубовом лесу Истерн-Вуд на юге Англии. График эмиграции имеет наклон 45° . На графике иммиграции приведена рассчитанная линия регрессии, имеющая наклон $-0,38$ ($P < 0,01$) (по Beven, 1976, из Williamson, 1981)

чавшему ежегодные учеты птиц, гнездившихся в небольшой дубраве Истерн-Вуд на юге Англии с 1949 по 1975 г. (Beven, 1976; см. обсуждение в работе Williamson, 1981). Всего за этот период в лесу отмечено 44 вида, из которых 16 наблюдается ежегодно. Общее число видов, гнездившихся за один год, колебалось от 27 до 36 и в среднем составляло 32. Графики иммиграции и эмиграции представлены на рис. 20.17. Прежде всего бросается в глаза значительный разброс точек по сравнению с простой моделью Мак-Артура — Уилсона (рис. 20.5). Тем не менее, хотя положительная корреляция с числом видов для эмиграции статистически незначима, отрицательная корреляция с этим параметром для иммиграции значима на уровне 1%. Обе линии пересекаются примерно в области 32 видов, что соответствует ежегодно трем новым иммигрантам и трем случаям эмиграции. Это свидетельствует об интенсивном круговороте видов, т.е. о заметных колебаниях видового состава сообщества птиц изученной дубравы с сохранением приблизительно постоянного видового богатства.

Экспериментальное подтверждение круговорота и неопределенности состава дано в работе Симберлоффа и Уилсона (Simberloff, Wilson, 1969), истреблявших всех беспозвоночных на нескольких мангровых островках архипелага Флорида-Кис и наблюдавших за их реколонизацией. Приблизительно через 200 дней видовое богатство стабилизировалось примерно на первоначальном уровне, но состав фауны существенно изменился. Эти данные позволили оценить скорость круговорота видов на островках как величину, составляющую 1,5 случая вымирания или иммиграции за год (Simberloff, 1976).

Таким образом, представляется верной, по крайней мере в первом приближении, мысль о том, что существует круговорот видов, приводящий к определенному равновесному числу видов на островах при неопределенности конкретного видового состава.

20.3.5. Дисгармония видового состава на островах

Некоторые виды и группы видов лучше приспособлены к поселению на островах и их освоению. — Функции встречаемости и правила сосуществования показывают, что для описания островных сообществ видового богатства недостаточно.

Давно признано (Hooker, 1866; см. обсуждение в работе Turrill, 1964), что одна из главных особенностей островных биот — «дисгармония». Под этим подразумевается иное, чем на материке, относительное участие различных таксонов. Рассматривая отношения между числом видов и площадью (с. 299), мы уже имели случай убедиться, что организмы, способные хорошо расселяться (такие, как папоротники и, в меньшей степени, птицы), с большей вероятностью заселяют отдельные острова, чем виды, у которых эта способность не столь развита (большинство млекопитающих). Потенциальные возможности расселения отдельных видов, конечно, неодинаковы и внутри таких групп. На рис. 20.18 показаны восточные границы распространения по островам Тихого океана различных наземных и пресноводных птиц, встречающихся на Новой Гвинее. Неожиданно выяснилось, что большинство видов наземных улиток тихоокеанского региона, будучи очень мелкого размера, легко переносится с острова на остров (Vagvolgyi, 1957), а большинство жуков острова Святой Елены — ксилофаги или подкоровые формы, занесенные сюда, вероятнее всего, через море вместе с плавающими стволами деревьев (MacArthur, Wilson, 1967).

Однако неодинаковые способности к расселению не единственная причина дисгармонии. У видов может быть разная предрасположенность к вымиранию. В частности, виды с низкой плотностью на единицу площади в естественных условиях всегда будут представлены на островах крайне малочисленными популяциями, для которых вероятность полного исчезновения в результате случайной флуктуации очень высока. На многих островах бросается в глаза отсутствие хищников, популяции которых, как правило, относительно невелики. Например, на архипелаге Тристан-да-Кунья в Южной Атлантике нет ни одного питающегося птицами хищника, не считая тех, что завезены сюда человеком.

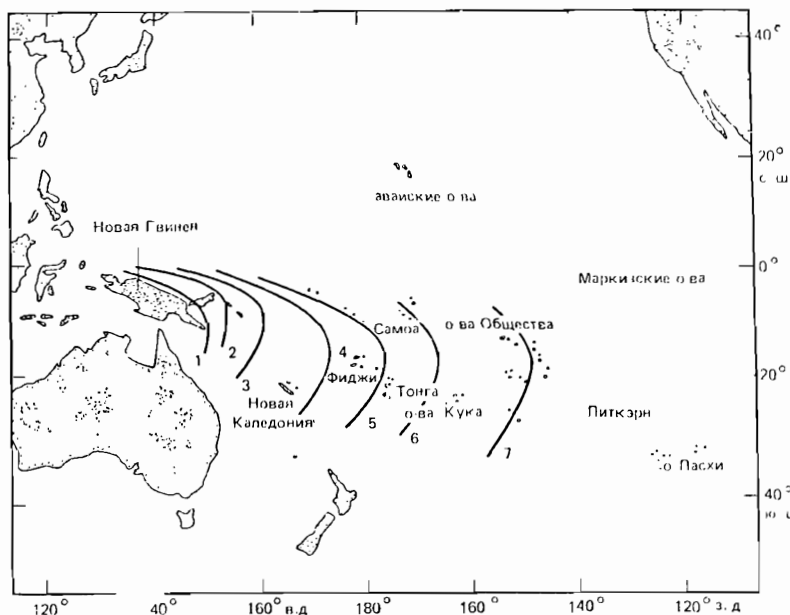


Рис. 20.18. Восточные границы распространения семейств и подсемейств гнездящихся наземных и водоплавающих пресноводных птиц, встречающихся на Новой Гвинее. Сокращение числа таксонов происходит постепенно и отражает как различные способности групп к расселению, так и общее уменьшение размеров островов с запада на восток. 1 — не встречаются за пределами Новой Гвинее: пеликаны, аисты, жаворонки, коньки, райские птицы и еще девять групп; 2 — не заходят дальше Новой Британии и архипелага Бисмарка: казуары и фазановые; 3 — не заходят дальше Соломоновых островов: совы, сизоворонки, птицы-носороги, дрогго и еще шесть групп; 4 — не заходят дальше Вануату и Новой Каледонии: поганки, бакланы, скопы, вороны и еще три группы; 5 — не заходят дальше Фиджи и Ниуафоу: соколы, ястребы, индейки и ласточковые сорокопуты; 6 — не заходят дальше Тонга и Самоа: утки, дрозды, воскоклювые ткачики и еще четыре группы; 7 — не заходят дальше островов Кука и Общества: сипухи, ласточки и скворцы. К востоку от линии 7 на Маркизских островах и Туамоту встречаются цапли, пастушки, голуби, попугаи, кукушки, стрижи, зимородки, славки и мухоловки (по Firth Davidson, 1945, из Williamson, 1981)

Хищники могут отсутствовать на островах и по той причине, что их иммиграция может привести к поселению на острове только в том случае, если там уже обосновалась их добыча (в то время как для видов-жертв подобной зависимости от хищников не существует). Это справедливо и в отношении паразитов, мутуалистов и т. п. Иными словами, для многих видов остров оказывается подходящим, лишь когда там имеются некоторые другие виды, так что дисгармония возникает из-за того, что одни категории организмов более «зависимы», чем другие.

Построение Даймондом (Diamond, 1975) функций встречае-

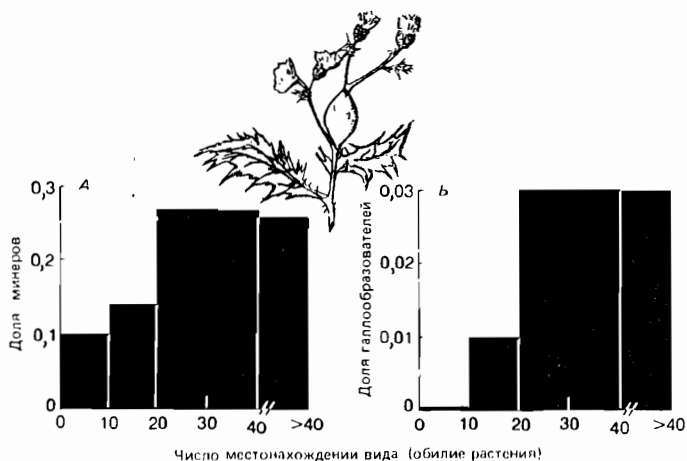


Рис. 20.19. Чем выше обилие кормового растения из числа европейских представителей цинаровых (Cynarae), тем выше на нем доля листовых и стеблевых минеров (А) и галлообразователей (Б) (Lawton, Schröder, 1978)

мости и формулировка им правил сосуществования для птиц архипелага Бисмарка (разд. 18.3.3) представляет собой, вероятно, наиболее серьезную попытку объяснить особенности островных фаун с привлечением идей о различной предрасположенности видов к расселению и вымиранию с идеями о последовательности иммиграции и пригодности местообитаний. Функции встречаемости (рис. 18.10) позволили Даймонду противопоставить «суперкочевников», интенсивно расселяющихся, но очень плохо приспособленных к жизни в насыщенных видами сообществах, «видам богатых фаун», способных обитать только на крупных островах среди множества других видов, — а затем показать и отличия этих групп от промежуточных категорий. Аналогичного типа подробное исследование птиц на островах Вест-Индии провел Фаборг (Faaborg, 1976). Такие работы особенно четко показывают, что для характеристики островного сообщества одного лишь видового богатства совершенно недостаточно.

Вновь обращаясь к сообществам насекомых-фитофагов, можно обнаружить вполне закономерные особенности: среди видов, заселяющих только что интродуцированное растение, всегда непропорционально велика доля многоядных форм; кроме того, переход на новое кормовое растение более вероятен у грызущих и сосущих организмов (питающихся снаружи), чем у листовых минеров и галлообразователей (Strong et al., 1984). Здесь будет особенно уместно вспомнить, что по крайней мере среди европейских представителей трибы цинаровых (бодяки, чертополохи, васильки и близкие роды) доля минеров

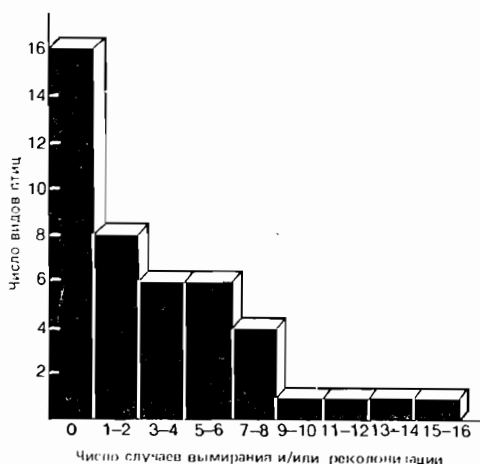


Рис. 20.20. В небольшом дубовом лесу Истерн-Вуд на юге Англии одни виды птиц никогда не исчезают, а другие периодически эмигрируют и вселяются заново. Частотная гистограмма показывает число эмиграций с последующим возвращением за 26 лет. На каждый вид приходится в среднем 3,4 случая (по Bevel, 1976)

и галлообразователей на более широко распространенных видах выше (рис. 20.19; Lawton, Schröder, 1978). Как видно, и в этом случае на «мелких островах» (здесь — растениях с небольшими ареалами) обитают сообщества, состав которых «дисгармонирует» с наблюдавшимися на крупных «островах».

Значит, островные сообщества обеднены не просто, а разными группами организмов в неодинаковой степени. Общая тенденция состоит в том, что относительно редки группы со слабо выраженной способностью к расселению, высокой вероятностью вымирания и(или) требующие предварительного поселения других видов. Поэтому в особенно невыгодном положении оказываются хищники, а это отражается на организации сообщества в целом (гл. 19). Более того, несмотря на элемент случайности, вводимый в его структуру круговоротом видов, последний захватывает лишь некоторую их часть, в то время как «костяк» сообщества в нем не участвует. Это можно видеть на примере птиц дубравы Истерн-Вуд (разд. 20.3.4, рис. 20.20).

20.4. Островные сообщества и эволюция

Эволюция на островах может идти быстрее, чем их колонизация. — Эндемизм вероятнее на более удаленных островах и в хуже расселяющихся группах организмов. — Сообщества мо-

гут быть ненасыщенными из-за недостатка времени для эволюции.

Ни один аспект экологии не может быть по-настоящему понят вне связи с эволюцией, имеющей свои временные масштабы. Это особенно ярко демонстрируют островные сообщества. В условиях значительной изоляции скорости появления здесь новых видов в результате эволюции и прибытия новых поселенцев сравнимы, причем первая может быть даже выше. Так, Уильямсон (Williamson, 1981) предложил называть «океаническими» острова, на которых эволюция видов идет быстрее иммиграции, а «континентальными» — острова с противоположным соотношением (следовательно, один и тот же остров может оказаться «океаническим» в отношении одного таксона и «континентальным» применительно к другому). Ясно, что, если рассматривать исключительно экологические процессы, полностью объяснить особенности сообществ многих островов не удастся.

В качестве крайнего примера возьмем поразительное число видов дрозофил на сильно удаленных от материка Гавайских островах (см. гл. 1, рис. 1.7). Практически все их разнообразие возникло в ходе эволюции на самом архипелаге. Сообщества, в состав которых входят эти мухи, очевидно, испытывают гораздо большее воздействие эволюции, чем процессов, рассмотренных в предыдущих разделах настоящей главы.

Менее эффективный, хотя и куда более распространенный, результат эволюции на островах, особенно на «океанических», — частое присутствие на них *эндемичных*, т. е. не встречающихся более нигде видов. Все гавайские дрозофилы, как и все виды наземных птиц на островах Тристан-да-Кунья, — эндемики (с. 316). Более полное представление о соотношении между колонизацией и эволюцией эндемиков дает рис. 20.21. Остров Норфолк невелик (порядка 10 км²) и расположен от Новой Каледонии и Новой Зеландии приблизительно в 700 км, а от Австралии — примерно в 1200 км. Расселительный потенциал какой-либо группы видов можно оценить для него по отношению между числом австралийских и суммой новозеландских и новокаледонских представителей в фауне острова. Рис. 20.21 показывает, что доля эндемиков Норфолка максимальна в группах со *слабыми расселительными способностями* и *минимальна* среди видов, у которых они очень высоки.

По аналогичным причинам в африканском озере Танганьика, входящем в комплекс древних глубоких водоемов зоны Большого Рифта, обитает 214 видов семейства цихловых рыб, часто сильно специализированных по способам и местам питания. Из них 80% — эндемики. Абсолютно иная картина в озере Рудольф, ставшем изолированным водоемом всего 5000 лет



Рис. 20.21. На острове Норфолк в группах со слабым расселительным потенциалом доля эндемиков выше, и большинство составляют виды, прибывшие либо с Новой Каледонии, либо с Новой Зеландии, но не из Австралии, расположенной гораздо дальше. В группах с высоким расселительным потенциалом наблюдается обратное (по Holloway, 1977)

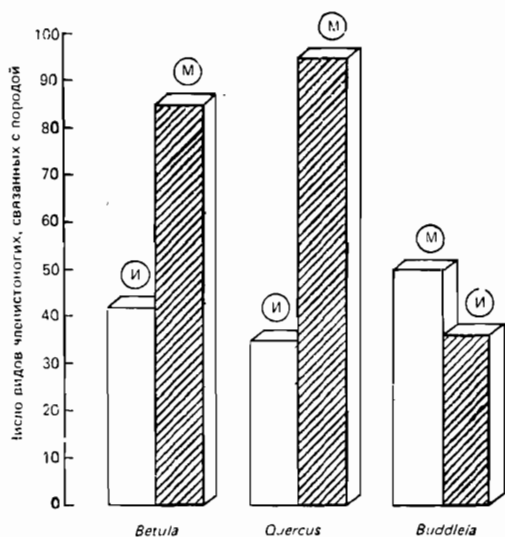


Рис. 20.22. Относительное видовое богатство членистоногих-фитофагов, связанных с тремя древесными породами в Великобритании (заштриховано) и Южной Африке. В каждом случае с интродуцированным растением (И) связано меньше видов, чем с местным (М) (по Southwood et al., 1982)

назад, когда прервалась его связь с системой реки Нил. Сейчас в нем живет только 37 видов цихловых, из которых 16% — эндемики (Fryer, Iles, 1972).

На примере сообществ растительноядных насекомых особенно хорошо прослеживается, как низкая скорость заселения в сочетании с недостаточным для эволюции временем приводит к сильной обедненности энтомофауны «изолированных» видов растений. В одной работе приведены результаты обследования трех древесных пород, произрастающих как в Великобритании, так и в Южной Африке: березы плакущей (*Betula pendula*), дуба черешчатого (*Quercus robur*) и будлеи (*Buddleia* spp.) (Southwood et al., 1982). Береза и дуб в Великобритании — представители местной флоры, а в Южную Африку они интродуцированы; для будлеи ситуация обратная. Бросается в глаза, что во всех случаях фауна членистоногих-фитофагов данной породы богаче в местах ее естественного произрастания (рис. 20.22). Сообщество может быть неполностью насыщенным из-за недостатка времени не только для заселения, но и для эволюции. Именно поэтому острова благодаря своей изоляции особенно четко демонстрируют, что природа пребывает в состоянии непрерывной экологической и эволюционной адаптации.

20.5. Острова и охрана природы

Устройство заповедников. — Один крупный или несколько мелких заповедников? — Важнее не способ, а желание.

Возможно, наиболее неожиданное приложение теории островной биогеографии находит в области охраны природы. Дело в том, что большинство охраняемых территорий и заповедников окружены «океаном» местообитаний, превращенных в непригодные и потому враждебные для многих видов флоры и фауны человеком. Может ли изучение островов вообще способствовать разработке принципов, применимых при планировании заповедных территорий? Специалисты считают, что да (см. обсуждение этого вопроса в работах Simberloff, Abele, 1976a; Soule', Wilcox, 1980; Diamond, May, 1981). Можно дать некоторые общие рекомендации, однако такие обобщения следует делать весьма осторожно, помня о том, что заменить чем-либо детальное изучение экологии вида или сообщества, которые предполагается охранять, невозможно.

Наиболее очевидный вывод из предыдущих рассуждений заключается в невозможности для любой территории как части континуума после превращения ее в изолированный заповедник обеспечить существование стольких видов, сколько обитали на ней до этого. Можно также ожидать, что в крупном запо-

веднике сохранится больше видов (будет меньшим вымирание), чем в малом. Однако эти очевидные на первый взгляд выводы требуют некоторых оговорок. Создание изолированного заповедника означает установление границ и, следовательно, появление «пограничных» местообитаний. Значит, в заповеднике смогут обитать виды, которым подходят такие местообитания и которые прежде (т. е. до выделения заповедника из экологического континуума) могли в данной местности отсутствовать. Кроме того, некоторые виды лучше всего чувствуют себя на мелких островах и поэтому способны сохраниться не в больших, а в малых заповедниках. Эти оговорки тем не менее вряд ли существенно влияют на общие названные тенденции.

Менее прост вопрос о том, создавать один крупный заповедник или несколько небольших с такой же суммарной площадью. Если в каждом из малых заповедников водится один и тот же вид, разумеется, лучше создать один более обширный, тем самым сохраняя побольше форм. Однако подобное заключение не учитывает эпидемиологических аспектов; комплекс из множества рассеянных заповедников будет гораздо устойчивее к ущербу, наносимому инфекционными заболеваниями. Более того, если регион в целом достаточно неоднороден, в каждом из небольших заповедников будет обитать особый набор видов и общее количество сохраняемых форм может превзойти таковое в единственном крупном заповеднике. Небольшие заповедники могут позволить сохранить в общей сложности больше видов даже в однородной области, если учесть, что (а) признаки вида имеют существенную (в том числе случайную) изменчивость и не одинаковы в каждом из малых заповедников; (б) кривая зависимости «число видов — площадь» быстро выходит на плато, поэтому равновесное видовое богатство для крупного заповедника будет не слишком отличаться от такового для группы малых заповедников. Конечно, если одно или оба этих условия не будут выполняться, в более крупном заповеднике сохранится большее число видов.

Еще важнее, вероятно, то, что объектом охраны чаще всего оказываются виды с низкой плотностью популяций (к примеру, крупные хищники), которые можно сохранить только на обширных пространствах. В такой типичной ситуации, естественно, предпочтителен один крупный заповедник. Еще одно соображение, усложняющее проблемы охраны природы, касается генетических аспектов минимального критического размера популяции, необходимого для предотвращения инбридинга.

Можно сформулировать еще ряд рекомендаций, на сей раз не столь спорных. Во-первых, поскольку определенное вымирание на территории изолированного заповедника неизбежно, допустимо вмешательство человека, искусственно стимулирующего компенсационную иммиграцию. Этого можно добиться уме-

лым расположением заповедников неподалеку друг от друга, а также организацией между ними «коридоров» или «опорных участков» в виде естественных местообитаний. На самом деле для перехвата иммигрантов оптимальными были бы, вероятно, длинные и узкие заповедники, однако иные соображения подсказывают, что они должны быть приблизительно округлыми по очертаниям, так как это сводит к минимуму шансы образования «островов внутри островов» на полуизолированных языках территории и максимально компенсирует «краевой эффект».

Помимо этих рекомендаций, островная биогеография вряд ли может сформулировать еще какие-либо положения общего характера, применимые в деле охраны природы. Требуется прежде всего тщательное изучение экологии конкретных видов и главное — желание их сберечь.

Устойчивость и структура сообщества

21.1. Введение

Упругость и сопротивление. — Локальная и общая устойчивость. — Хрупкость и прочность.

Устойчивость сообществ вызывает интерес экологов по двум причинам. Первая из них практическая и по-настоящему злободневная. Поскольку современное человечество день от дня все интенсивнее нарушает природные сообщества и агроценозы, совершенно необходимо знать, как они реагируют на подобное воздействие и как приблизительно станут реагировать на него в будущем. Устойчивость сообщества и есть мера его чувствительности к нарушению.

Вторая причина, заставляющая интересоваться устойчивостью, — более общетеоретического порядка. По определению устойчивыми называются сообщества, сохраняющие свои особенности во времени. Поэтому те из них, которые реально существуют, судя по всему, обладают свойствами, придающими им устойчивость. Фундаментальнейший вопрос в экологии сообщества формулируется так: почему сообщества таковы, какими они являются? По крайней мере частичным ответом на него, по-видимому, будет: из-за наличия определенных стабилизирующих свойств.

Итак, две вполне независимые причины объясняют важность понимания факторов, придающих устойчивость или неустойчивость сообществам. Однако прежде чем приступить к их рассмотрению, необходимо определить, что такое «устойчивость», или, скорее, выделить всевозможные ее аспекты.

Прежде всего можно разделить упругость и сопротивление сообщества (или любой другой системы). *Упругость* (resilience) — мера быстроты возвращения в исходное состояние после выведения из него (нарушения). *Сопротивление* (resistance) — в первую очередь показатель способности избегать изменений (рис. 21.1 наглядно иллюстрирует всевозможные аспекты устойчивости).

Затем следует определить разницу между локальной и общей устойчивостью. *Локальная устойчивость* (local stability) отражает тенденцию сообщества возвращаться в первоначальное или близкое к нему состояние после незначительного на-



Рис. 21.1. Наглядные аналогии, иллюстрирующие различные аспекты устойчивости, используемые в этой главе для описания сообществ

рушения. *Общая устойчивость* (global stability) — показатель аналогичной тенденции в случае крупного нарушения.

Третий аспект устойчивости также связан с разными масштабами воздействия, но главным образом описывает окружающую сообщество среду. Устойчивость всегда зависит от среды, в которой существуют виды, равно как и от их плотности и особенностей. Если она сохраняется лишь в узком диапазоне окружающих условий или при очень ограниченном наборе видовых характеристик, сообщество называют *динамически хрупким*, а если сообщество остается устойчивым при сущест-

венных изменениях условий среды и видовых характеристик, то оно считается *динамически прочным*.

Последнее, что остается, — это выделить в сообществе показатель, по которому мы будем оценивать устойчивость. Чаще всего экологи применяли демографический подход, обращая основное внимание на состав сообщества, т. е. количество, систематическую принадлежность входящих в него видов и на плотность их популяций. Однако, как мы в этом вскоре убедимся (см. разд. 21.5), можно использовать и другие параметры — например, продукцию биомассы или количество содержащегося в ней кальция. И все же рассмотрим сначала (разд. 21.2—21.4) демографический подход.

21.2. Сложность и устойчивость

21.2.1. «Общепринятые воззрения»

Долго бытовало убеждение, что сложность обеспечивает устойчивость.

Параметром структуры сообществ, привлекавшим наибольшее внимание при анализе устойчивости, была их сложность. В 1950-х и 1960-х гг. в экологии господствовало мнение, что повышение сложности сообщества ведет к возрастанию его устойчивости. Как сейчас, так и тогда под «повышенной сложностью» подразумевались разные вещи: то большее число видов, то большее число взаимодействий между ними, то более сильные в среднем взаимодействия, различные сочетания перечисленных характеристик. Ряд исследователей (см., например, Elton, 1958) собрал все доступные эмпирические данные и теоретические выкладки, подтверждающие точку зрения о большей устойчивости более сложных сообществ (табл. 21.1). И все же в наши дни это положение можно считать либо вообще неверным, либо требующим какого-то иного, более правдоподобного объяснения (впрочем, и раньше подчеркивалась необходимость анализа более обширного материала, Elton, 1958). Приблизительно тогда же Мак-Артур (MacArthur, 1955) предложил иные доводы в пользу этого общепринятого мнения. Он утверждал, что чем больше возможных путей переноса энергии через сообщество, тем менее вероятно изменение плотности входящих в него популяций в ответ на чрезмерное возрастание или, наоборот, сокращение одной из них. Иными словами, чем сложнее (больше путей переноса) система, тем она устойчивее (меньше количественных изменений) при нарушениях. И все же в более современных работах эти «общепринятые» взгляды не получили должной поддержки. Напротив, они сильно поколебались — главным образом в результате анализа математических моделей.

Таблица 21.1. Основные аргументы (Elton, 1958) в пользу господствовавшей до 1970-х гг. «общепринятой» точки зрения относительно положительной корреляции сложности сообщества и его устойчивости. Все перечисленные факты согласуются с «гипотезой сложности — устойчивости», однако их можно объяснить и исходя из других обоснованных предположений, или же отвести как не поддающиеся проверке

Доводы	Оценка доводов
1. Математические модели взаимодействий между двумя или немногими видами по своей природе неустойчивы	Не может считаться справедливым в свете последних разработок в области двухвидовых моделей (см. гл. 10). Во всяком случае, в настоящее время нет никаких доказательств, что многовидовые модели более устойчивы (не построены)
2. Простые лабораторные сообщества из двух или немногих видов трудно уберечь от вымирания	Это правда, однако не доказано, что многовидовые лабораторные сообщества будут устойчивее. Такие культуры трудно создавать и поддерживать скорее всего потому, что практически невозможно точно воспроизвести условия природной среды
3. Бедные видами острова более уязвимы для проникновения пришельцев, чем материк с богатой биотой	Имеются также хорошо документированные и впечатляющие примеры того, как интродуцированные виды становятся злостными вредителями на материках (гл. 15), хотя этот довод может оказаться и верным. Однако уязвимость для вторжения новых видов слабо связана с более распространенными определениями устойчивости и упругости
4. Сельскохозяйственные монокультуры особо чувствительны к нашествиям вредителей и уничтожению	Различия между природными и сельскохозяйственными сообществами могут обуславливаться длительной козволюцией, проходившей в естественных условиях (Maynard Smith, 1974). Кроме того, культурные виды чаще всего относятся к раннесукцессионным формам, популяции которых быстро изменяются в природе. Естественные монокультуры типа солевых маршей и зарослей орляка, по-видимому, вполне устойчивы (May, 1972)
5. В богатых видами тропических сообществах не отмечены такие крупные всплески размножения насекомых, как в системах умеренного и бореального регионов	Эта особенность, если она действительно существует, может объясняться дестабилизирующими эффектами климатических колебаний в двух последних регионах (Maynard Smith, 1974). Известны факты (Wolda, 1978), свидетельствующие о сильных колебаниях численности насекомых в тропиках

21.2.2. Сложность и устойчивость в модельных сообществах

В случайным образом составленных пищевых цепях по мере роста сложности снижается локальная устойчивость, однако при изменении моделей выводы стали менее определенными. — Сообщество в состоянии равновесия подрывает общепринятые воззрения. — В разных средах устойчивость может различаться — Хрупкие сложные сообщества в устойчивой среде, вероятно, особенно уязвимы для нарушения человеком.

Был предпринят целый ряд попыток проанализировать математически зависимость между сложностью сообщества и его устойчивостью, в большинстве из которых авторы пришли к примерно одинаковым выводам. Обзор таких публикаций дал Мей (May, 1981). В качестве примера рассмотрим его работу (May, 1972), демонстрирующую как сам метод, так и его недостатки. Мей строил модельные пищевые сети из нескольких видов и выяснял, каким образом меняется численность популяций каждого из них вблизи ее равновесного значения (иными словами, речь шла о локальной устойчивости типа «устойчивости» одно- и двухвидовых моделей, рассмотренных в гл. 6, 7 и 10). На каждый вид влияли его взаимодействия со всеми остальными видами; количественно влияние плотности вида j на рост численности i оценивалось показателем β_{ij} . При полном отсутствии влияния β_{ij} равен нулю, у двух конкурирующих видов β_{ij} и β_{ji} отрицательны, в случае хищника (i) и жертвы (j) β_{ij} положителен, а β_{ji} — отрицателен.

Мей составлял свои пищевые сети «случайным образом». Он принял все саморегулирующиеся члены (β_{ii} , β_{jj} и т. д.) равными -1 , а всем остальным значениям β приписал случайное распределение, включая и нулевые значения. Смоделированные таким образом пищевые сети можно было, следовательно, описать тремя параметрами: числом видов S , «связностью» сети C (доля всех возможных пар непосредственно взаимодействующих видов, т. е. таких, для которых $\beta \neq 0$) и средней «силой взаимодействия» β (среднее значение всех не равных нулю β независимо от их знака). К какому же результату пришел Мей? Оказалось, что модельные пищевые сети устойчивы (т. е. популяции возвращаются к равновесному состоянию после небольшого нарушения), только если

$$\beta (SC)^{1/2} < 1.$$

Иначе говоря, они имеют тенденцию к неустойчивости (нарушенные популяции не могут вернуться к равновесию).

Другими словами, возрастание количества видов, повышение связности и усиление взаимодействий — все это способствует росту неустойчивости (увеличивается левая часть приве-

денного выше неравенства). При этом чем больше каждый из перечисленных параметров, тем выше сложность. Таким образом, согласно данной модели (и ряду других), усложнение ведет к *неустойчивости*. Это явно противоречит «общепринятым воззрениям» и уж во всяком случае говорит о том, что не существует никакой необходимой и неизбежной зависимости устойчивости от сложности. Однако не исключено, что связь устойчивости со сложностью представляет собой артефакт, возникающий из-за особых свойств рассмотренных модельных сообществ или методов их анализа.

Прежде всего рандомизированно составленные пищевые сети часто содержат биологически бессмысленные элементы (например, петли такого типа: А поедает В, В поедает С, С поедает А). Анализ «осмысленно» построенных сетей (Lawlor, 1978; Pimm, 1979a) показывает, что (а) они устойчивее рассмотренных и (б) нет такого резкого перехода к неустойчивости (по сравнению с приведенным выше неравенством), хотя устойчивость по-прежнему падает с ростом сложности.

Кроме того, результаты моделирования становятся иными, когда учитывается, что популяции консументов испытывают влияние со стороны пищевых ресурсов, а те от воздействия консументов не зависят ($\beta_{ij} > 0$, $\beta_{ij} = 0$: так называемая «система, регулируемая донором»). В пищевой сети подобного типа устойчивость либо не зависит от сложности, либо повышается вместе с ней (DeAngelis, 1975). На практике единственной группой организмов, которая обычно удовлетворяет этому условию, являются детритофаги. Тем не менее, как следует из гл. 11, их случай никак нельзя отнести к маловажным «исключениям».

Картина представляется также совсем иной, если вместо локальной устойчивости рассматривать нарушения большего масштаба. Пимм (Pimm, 1979b) попытался сделать это на примере «устойчивости при выпадении вида». Модельные сообщества подвергались однократному, мощному и постоянно сохранявшемуся нарушению, которое состояло в исчезновении одного из видов. Система считалась устойчивой, если все остальные ее виды сохраняли состояние локального равновесия. На рис. 21.2 показаны результаты моделированного выпадения отдельных видов из простого шестивидового сообщества, включающего двух верховных хищников, двух промежуточных хищников и два вида из основания пищевой цепи (растения или какие-то типы мертвого органического вещества). Сила взаимодействия была рандомизирована, в то время как связность варьировала закономерно, благодаря чему ее можно было приравнять сложности. В целом по мере роста сложности устойчивость понижалась, но эта тенденция менялась на противоположную при выпадении «самых нижних» видов. Таким образом, результа-

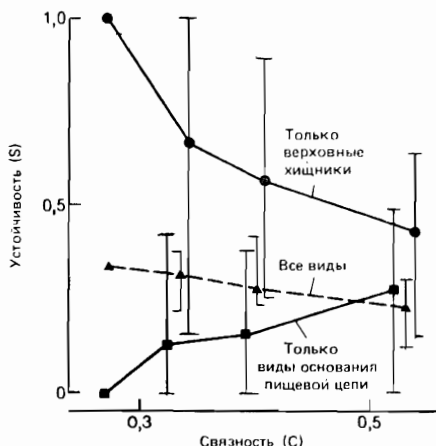


Рис. 21.2. Зависимость устойчивости к выпадению видов от связности (C) для шестивидовых модельных сообществ. Результаты для систем, из которых изымались только верховные хищники, только виды низшего трофического уровня или все виды по очереди. Показаны амплитуды устойчивости к выпадению видов для всех моделей с заданной связностью (по Pimm, 1979b)

ты этого моделирования согласуются с полученными в большинстве других случаев, рассматривающих нарушение «верхних этажей» сообщества (удаление верховного хищника), а при нарушении «снизу» (удаление вида из основания пищевой сети) соответствуют общепринятым воззрениям. Интересно отметить, что в рассуждениях Мак-Артура, поскольку он имел дело с потоками энергии через сообщество, также речь идет о нарушениях, идущих «снизу».

Наконец, зависимость между сложностью и устойчивостью модельных сообществ становится еще менее понятной, если анализировать упругость *устойчивых* систем. Как и другие авторы, занимавшиеся моделированием, Пимм (Pimm, 1979a) обнаружил, что с возрастанием сложности (в его случае — связности) доля устойчивых сообществ *сокращается*. Зато внутри этого небольшого набора устойчивых сообществ упругость (один из ключевых параметров устойчивости) возрастает по мере усложнения (рис. 21.3).

В общем и целом большинство моделей свидетельствует о тенденции к снижению устойчивости с ростом сложности. Этого уже достаточно для опровержения мнения, бывшего общепринятым до 1970 г. Тем не менее разноречивость результатов моделирования заставляет предполагать, что единой закономерности, приложимой ко всем сообществам, не существует. Было бы ошибкой менять одно обобщение другим.

Даже если сложность и неустойчивость при моделировании связаны между собой, что не значит, что следует ожидать их

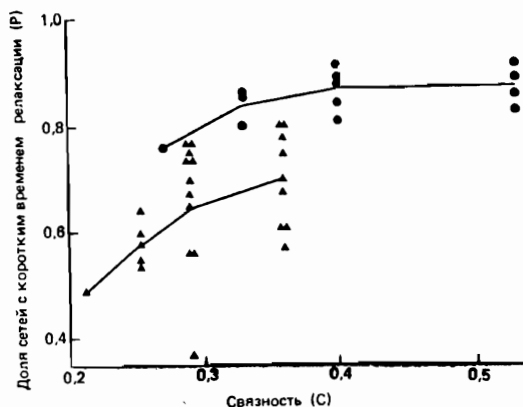


Рис. 21.3. Сложность и упругость модельных пищевых сетей. По мере роста сложности (в данном случае — связности) возрастает доля устойчивых пищевых цепей с малым временем релаксации (Р) после нарушения (быстрая релаксация свидетельствует об упругости). Кружки — модели с тремя трофическими уровнями, треугольники — с четырьмя (по Pimm, 1982)

сочетания в реальных сообществах. Во-первых, модели часто основаны на рандомизированных построениях, а в действительности состав сообществ далеко не случаен; их сложность, по-видимому, относится к особому типу и иногда *может* повышать устойчивость. Одна из задач, стоящих перед экологами-теоретиками — анализ связи между ней и особенностями структуры пищевых сетей. Кроме того, неустойчивые сообщества не смогут сохраниться, если условия среды обнаружат их неустойчивость. Однако диапазон и предсказуемость этих условий в разных местах неодинаковы. В стабильной и прогнозируемой среде сообщество будет сталкиваться лишь с ограниченным диапазоном факторов, так что, даже будучи динамически хрупким, оно вполне сможет сохраниться. Однако в изменчивой и непредсказуемой среде устойчива только динамически прочная система. При использовании подобных теоретических аргументов необходимо иметь осязаемую, количественную оценку предсказуемости. Выполнить это требование далеко не просто. И все же следует ожидать, что (а) сложные и хрупкие сообщества будут существовать в стабильной и предсказуемой среде, а простые и прочные — в изменчивой и непредсказуемой; (б) наблюдаемая устойчивость (в смысле колебаний численности популяций и т. п.) всех сообществ примерно одинакова, поскольку она определяется сочетанием их собственной устойчивости и изменчивости среды.

Все эти рассуждения имеют, однако, еще один, крайне существенный аспект, связанный с возможными последствиями неприродных, антропогенных нарушений сообществ. Можно

предположить, что подобные воздействия окажут наиболее глубокое влияние на динамически хрупкие, сложные системы, характерные для стабильных условий среды с относительно редкими нарушениями. Зато эффект человеческого вмешательства будет слабее в просто устроенных, прочных сообществах, существующих в изменчивой среде, уже раньше подвергавшихся неоднократным (в том числе естественным) нарушениям. В этом смысле сложность и неустойчивость также могут оказаться связаны друг с другом.

Рассмотрим теперь, что же нам известно о реальных сообществах.

21.2.3. Сложность и устойчивость на практике

Произведение SC стремится остаться относительно постоянным, что по меньшей мере согласуется с гипотезой сложности — неустойчивости. — Связность ниже в изменчивых средах. — Сложное сообщество, снижающее упругость при нарушении. — Значение трофического уровня. — «Наблюдаемая устойчивость», по-видимому, постоянна.

В ряде исследований ставилась задача выяснить общую роль ограничений, накладываемых соотношением динамики и устойчивости на структуру сообществ, анализируя зависимость между S , C и β в реальных системах. Аргументация была следующей. Поскольку для устойчивости необходимо условие

$$\beta(SC)^{1/2} < 1,$$

возрастание S приведет к ее снижению, если не будет компенсироваться параллельным уменьшением C и/или β . Данных по силе взаимодействий для всего сообщества получить невозможно. Поэтому для простоты, как правило, принимают β за константу (т. е. β не меняется вместе с S). В таком случае сообщества, включающие больше видов, сохраняют устойчивость только при параллельном снижении средней связности, что означает приблизительное постоянство произведения SC .

При изучении (Rejmanek, Stary, 1979) нескольких сообществ типа растение — тля — паразитоид в различных районах Центральной Европы по данным полевых наблюдений были скрупулезно воспроизведены пищевые сети, причем лабораторные опыты подтвердили наличие многих предполагаемых взаимодействий. В каждом случае рассчитывалась минимальная и максимальная связность. Первая оценка представляла собой просто отношение числа связей хищник — жертва к общему числу всех возможных попарных взаимодействий (конкуренция не учитывалась). При расчете максимальной связности исходили из того, что все пары хищников, имеющих общую жертву,

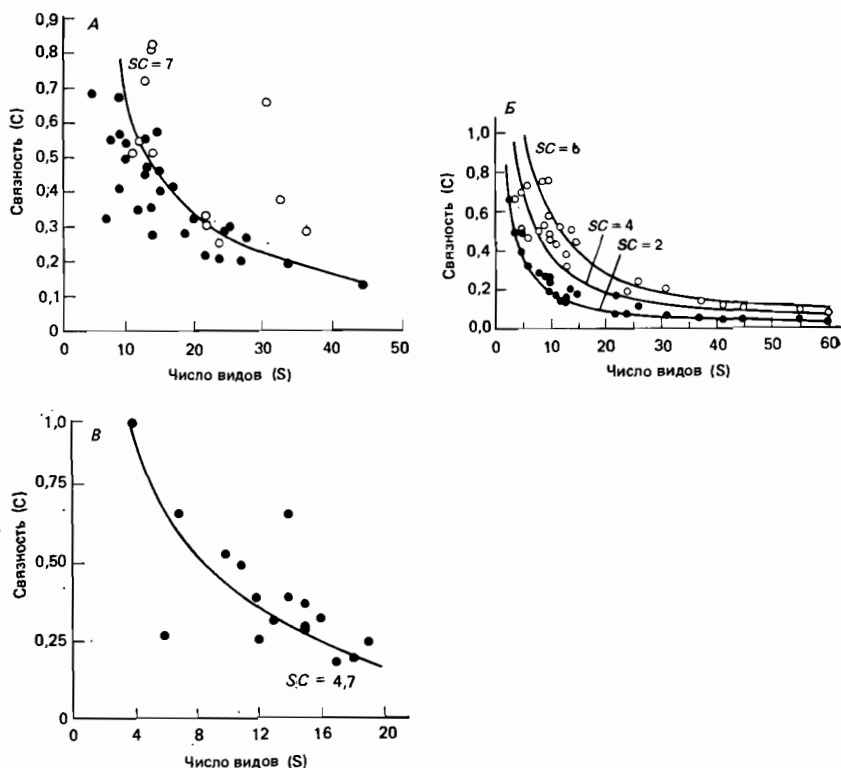


Рис. 21.4. Соотношение между связностью и видовым богатством. А. В пищевых сетях 40 наземных, пресноводных и морских местообитаний. Показана также гипербола, соответствующая постоянному произведению SC , равному 7. Темными кружками обозначены сообщества изменчивых сред, белыми — постоянных сред (Briand, 1983). Б. В сообществах типа растение — тля — паразитоид. Темные кружки — $C_{\min}$ (минимальная связность), белые — $C_{\max}$ (максимальная связность); показаны также гиперболы, соответствующие постоянным произведениям SC , равным 2, 4 и 6 (по Rejmanek, Stary, 1979). В. Для некоторых африканских травяных сообществ. Гипербола соответствует постоянному произведению SC , равному 4,7 (по McNaughton, 1977)

являются конкурентами. Значения $C_{\max}$ и $C_{\min}$ сопоставлялись с числом видов (рис. 21.4, Б). В этих сообществах C действительно снижается с ростом S , а произведение SC составляет от 2 до 6, т. е. оказывается примерно постоянным.

Брайанд (Briand, 1983) собрал литературные данные по 40 пищевым сетям различного типа для наземных, пресноводных и морских сообществ (табл. 21.2). Для каждого случая было вычислено единственное значение связности, учитывавшее взаимоотношения хищник — жертва и предполагаемую конку-

Таблица 21.2. Основные структурные характеристики 40 пищевых сетей наземных, пресноводных и морских местообитаний. В столбце «трофическая структура» указано, сколько видов организмов занимает тот или иной трофический уровень, начиная с продуцентов и кончая верховными хищниками (например, формула 2-4-1-1-1 означает, что два таксона находятся на первом трофическом уровне, четыре — на втором и по одному на каждом из трех последующих). Виды, питающиеся организмами более одного трофического уровня, учитываются на самом высшем из занимаемых ими уровней. *S* — видовое богатство, *C* — связность, *L* — среднее число звеньев для всех пищевых цепей сообщества, или средняя длина максимальной пищевой цепи (по Briand, 1983)

Порядковый номер	Сообщество	Трофическая структура (от продуцентов до верховных хищников)	<i>S</i>	<i>C</i>	<i>L</i>
1	Эстуарий Кочин	2-4-1-1-1	9	0,69	4,13
2	Эстуарий Книсна	3-7-4-1	15	0,48	3,78
3	Эстуарий Лонг-Айленд	4-10-6-4	24	0,21	3,30
4	Калифорнийский соленый марш	2-2-6-2-1	13	0,56	3,57
5	Джорджийский соленый марш	3-2-2	7	0,33	3,00
6	Калифорнийская литоральная отмель	2-7-5-3-2-5-1	25	0,30	4,82
7	Залив Наррагансетт	3-5-7-4-1	20	0,33	3,97
8	Марш Биссел-Ков	4-4-2-4-1	15	0,42	3,44
9	Пороги Лаф-Айн	2-3-4-1	10	0,51	3,89
10	Открытая литораль (Новая Англия)	2-2-1	5	0,70	3,00
11	Защищенная литораль (Новая Англия)	3-4-1	8	0,43	3,00
12	Открытая литораль (шт. Вашингтон)	3-7-1-2	13	0,46	3,32
13	Защищенная литораль (шт. Вашингтон)	3-6-2-2	13	0,49	3,50
14	Мангровое болото (станция I)	1-3-3-1	8	0,57	3,40
15	Мангровое болото (станция 3)	1-5-2-1	9	0,58	3,20
16	Река Памлико	4-4-5-1	14	0,36	3,14
17	Рифы Маршалловых островов	3-3-3-3-1-1	14	0,29	4,57
18	Атолл Капингамаранги	8-9-2-3-5	27	0,20	3,07
19	Озеро Мусхед	2-3-8-3-1	17	0,43	4,00

Порядковый номер	Сообщество	Трофическая структура (от продуцентов до верховных хищников)	S	C	L
20	Зона антарктического пакового льда	3-3-5-3-4-1	19	0,30	4,26
21	Море Росса	3-2-1-1-1-1-1	10	0,56	4,26
22	Остров Медвежий	6-10-2-3-2-2-2-1	28	0,28	4,69
23	Канадская прерия	1-5-4-4-1	15	0,59	3,40
24	Канадский ивовый лес	4-3-1-3-1	12	0,36	3,71
25	Канадские осиновые сообщества	3-11-8-2-1	25	0,31	3,15
26	Парковый осинник	9-10-6-4-3-1-1	34	0,20	4,00
27	Лес Уайтем-Вуд	4-6-4-5-3	22	0,27	3,89
28	Новозеландский засоленный луг	7-19-10-9	45	0,14	2,90

Б. «Стабильная» среда

29	Арктические моря	2-3-6-6-3-2	22	0,31	4,34
30	Антарктические моря	1-2-3-2-3-2-1	14	0,53	4,34
31	Эпиплактон Черного моря	2-3-5-1-1-1-1	14	0,84	4,90
32	Батипланктон Черного моря	2-3-5-1-1-1-1	14	0,85	4,86
33	Река Крокодайл-Крик	5-16-6-4-2	33	0,39	2,85
34	Река Клайдак	4-4-1-2-1	12	0,56	3,56
35	Река Морганс-Крик	2-4-2-2-3	13	0,74	3,71
36	Мангровое болото (станция 6)	8-7-4-2-1	22	0,35	3,00
37	Калифорнийская сублитераль	6-10-3-5	24	0,26	2,76
38	Скалистый берег озера Ньяса	3-10-9-9	31	0,67	3,13
39	Песчаный берег озера Ньяса	5-15-12-5	37	0,30	2,87
40	Малайский дождевой лес	3-3-4-1	11	0,53	2,88

рению, т. е. $C_{\text{тах}}$. На рис. 21.4, А показана зависимость полученных величин от S . И в этом случае связность снижается при увеличении числа видов, а произведение SC остается приблизительно равным 7.

Мак-Нотон (McNaughton, 1978) собрал данные о растениях 17 травяных формаций в национальном парке Серенгети (Тан-

зания); здесь взаимодействия носили чисто конкурентный характер. Он допустил, что виды в парах конкурируют между собой, если существует статистически значимая отрицательная корреляция в их распределении (см. с. 226), и рассчитал связность как долю всех возможных попарных взаимодействий, не равных нулю. Лотон и Роллисон (Lawton, Rallison, 1979) отметили, что результаты этой работы несколько неопределенны из-за наличия статистического артефакта. Тем не менее наблюдалось на редкость постоянное соотношение между видовым богатством и связностью с произведением SC , равным $4,7 \pm \pm 0,7$ (доверительные границы 95%) (рис. 21.4, В).

Следовательно, есть основания говорить о постоянстве произведения SC при сравнении различных сообществ. И все же, как подчеркнул Пимм (Pimm, 1980), это обстоятельство не имеет ничего общего с ролью устойчивости как фактора, контролирующего структуру сообществ. Приблизительно постоянным SC остается и в том случае, если не меняется число видов, с которыми взаимодействует каждый отдельный вид, независимо от общего видового богатства. Предположение это не лишено смысла (хотя оно не проверено), так что исследование параметров S и C просто согласуется с гипотезой устойчивости, а не подтверждает ее.

С другой стороны, изучение устойчивости наводит на мысль, что для данного количества видов связность в изменчивой среде будет ниже (а устойчивость, следовательно, выше), чем в постоянной. Брайанду (Briand, 1983) удалось классифицировать свои сообщества как раз по этому признаку: все те, которые, по литературным данным, испытывали значительные колебания температуры, солености, pH, доступности влаги или любого другого существенного фактора, он относил к «изменчивым». Прочие считались постоянными. Показательно, что полученные Брайандом значения C действительно были в целом ниже в изменчивых условиях (рис. 21.4, А).

Прогноз о меньшей устойчивости сложных сообществ по отношению к экспериментальным нарушениям был проверен на двух выборках фитоценозов (McNaughton, 1977). В первом опыте нарушение состояло в добавлении в почву питательных веществ; во втором — в выпасе. В обоих случаях результаты нарушения периодически учитывали как в богатых, так и в бедных флористически группировках. Результаты приводятся в табл. 21.3. Оба типа нарушений статистически значимо снизили разнообразие только в сообществах с большим числом видов. Это согласуется с гипотезой о том, что у сложных систем вероятность возвращения к состоянию, предшествующему нарушению, ниже.

Мысль о том, что влияние сложности на устойчивость зависит от нарушаемого трофического уровня, до некоторой степени

Таблица 21.3. Влияние (А) удобрения на видовое богатство (S), равномерность распределения ($H/ln S$) и разнообразие (H) растительности двух полей; (Б) сраживания бизопами на видовое разнообразие растительности двух участков (McNaughton, 1977)

	Контрольные делянки	Опытные делянки	Статистиче- ская значи- мость
А. Внесение удобрений			
Видовое богатство на площади 0,5 м²			
Бедная видами делянка	20,8	22,5	не значи- мо (н/з)
Богатая видами делянка	31,0	30,8	н/з
Равномерность распределения			
Бедная видами делянка	0,660	0,615	н/з
Богатая видами делянка	0,793	0,740	$p < 0,05$
Разнообразие			
Бедная видами делянка	2,001	1,915	н/з
Богатая видами делянка	2,722	2,532	$p < 0,05$
Б. Сраживание			
Видовое разнообразие			
Бедная видами делянка	1,069	1,375	н/з
Богатая видами делянка	1,783	1,302	$p < 0,05$

подтверждается лабораторными исследованиями простых сообществ инфузорий (Hairston et al., 1968). Низший трофический уровень был представлен одним, двумя или тремя видами бактерий, которых поедали один, два или три вида парамеций (*Paramecium*). По мере роста разнообразия бактерий процент культур, в которых инфузории не вымерли, увеличивался. Однако вероятность вымирания наиболее редкого вида парамеции была наибольшей при совместном разведении всех трех, а не двух их видов.

Наконец, в ряде работ авторы задавались вопросом, не является ли уровень «наблюдаемой устойчивости» (т. е. колебаний численности) примерно одинаковым для всех сообществ, или здесь имеются какие-нибудь заметные тенденции? Например, было проанализировано большое количество данных по межгодовым колебаниям в тропических, умеренных и субарктических областях численности популяций насекомых (Wolda, 1978). Согласно общепринятому ранее взгляду, более разнообразные сообщества насекомых в тропиках устойчивее (т. е. ме-

нее изменчивы) относительно обедненных сообществ умеренной и субарктической зон. Однако был сделан вывод, что в среднем в тропиках изменчивость такая же, как и в умеренном климате. Даже немногочисленные работы по субарктической энтомофауне свидетельствуют об аналогичном диапазоне колебаний численности. Подобные же выводы сделали Ли (Leigh, 1975) в отношении травоядных позвоночных и Биггер (Bigger, 1976) по сельскохозяйственным вредителям.

21.2.4. Итоговая оценка

Свойства популяций в составе сообщества могут делать его свойства более выраженными.

Зависимость между сложностью сообщества и его устойчивостью остается неясной. По всей видимости, связь может быть разной и зависит от особенностей конкретных сообществ, способов и путей их нарушения, а также метода оценки устойчивости. И все же *основная* тенденция, по всей видимости, заключается в возрастании устойчивости по мере уменьшения сложности.

Прослеживается также тенденция существования в относительно стабильной среде сложных, но хрупких сообществ, а в относительно изменчивой — только более простых и более прочных. Вследствие этого не ясно, каким образом диапазон популяционных колебаний численности меняется при переходе от простых сообществ к сложным.

Представляется также правдоподобным (и мы привели в подтверждение этого некоторые факты), что сложные и хрупкие сообщества относительно постоянных сред (в частности, в тропиках) более уязвимы для внешнего, неприродного вмешательства (и больше нуждаются в охране), чем более простые и прочные сообщества, сравнительно «привычные» к нарушениям (например, в умеренных областях).

Наконец, стоит отметить, что, по всей видимости, свойства сообщества и входящих в него популяций во многом сходны. В стабильной среде на популяции действует достаточно сильный K -отбор (гл. 14), а в изменчивой — относительно интенсивный r -отбор. K -стратеги (с высокими конкурентоспособностью и врожденной выживаемостью при низкой результативности размножения) будут *сопротивляться* нарушению, однако, если оно все же происходит, с трудом восстанавливаются (низкая упругость). И напротив, r -стратеги отличаются низким сопротивлением при высокой упругости. (Отметьте эту важную обратную зависимость между сопротивлением и упругостью.) Силы, действующие на входящие в сообщество популяции, будут,

следовательно, подчеркивать его собственные свойства, а именно хрупкость (низкую упругость) в стабильных средах и прочность — в изменчивых.

21.3. Расчлененность сообществ

В ряде моделей усиление расчлененности стимулирует устойчивость, однако это доказано только для разделения по разным местообитаниям.

В связи с проблемой взаимосвязи сложности и устойчивости в ряде теоретических работ высказывалось предположение, что устойчивость возрастает при разделении сообщества на отдельные «блоки» (см., например, May, 1972; Goh, 1979). Иными словами, при постоянных значениях S , C и β оно устойчивее, если организовано в виде отдельных субъединиц, внутри которых взаимодействия сильны, а между которыми слабы. В то же время Пимм (Pimm, 1979a), исключая биологически бессмысленные элементы из своих моделей пищевых сетей, не обнаружил очевидной связи между устойчивостью и расчлененностью.

Он обратил также внимание (Pimm, 1982) на то, что следует ожидать расчлененности любых крупных сообществ, хотя бы из-за существования их одновременно в нескольких различных местообитаниях, каждое из которых включает специфический комплекс организмов, сильнее взаимодействующих между собой, чем с представителями других комплексов. Разумеется, невозможно провести однозначные границы между местообитаниями в рамках одного сообщества: для каждого конкретного вида, они свои. И все же это не исключает тенденции «блоков» соответствовать местообитаниям. Пимм и Лотон (Pimm, Lawton, 1980; Pimm, 1982) дали обзор данных в пользу существования «блоков», охватывающих местообитания или присутствующих внутри них.

В работах по крупным, четко отграниченным местообитаниям прослеживается тенденция к их совпадению с «блоками». Так, на рис. 21.5 показаны основные взаимодействия между тремя взаимосвязанными местообитаниями на о. Медвежий в Северном Ледовитом океане и внутри них (Summerhayes, Elton, 1923). Пимм и Лотон (Pimm, Lawton, 1980) показали, что между местообитаниями количество взаимодействий оказывается существенно меньшим, чем было бы при случайном распределении. С другой стороны, когда местообитания обособлены не столь четко, наличие «блоков», как правило, подтверждается плохо. Например, исследовали (Shure, 1973) два вида растений, доминирующих на ранних стадиях залежной сукцес-

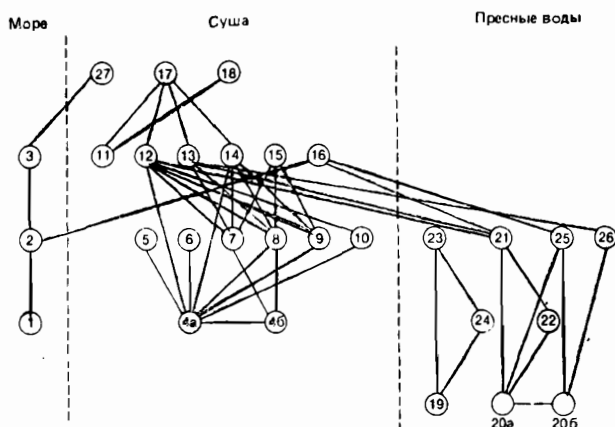


Рис. 21.5. Важнейшие взаимодействия внутри трех взаимосвязанных местобитаний о. Медвежий (Северный Ледовитый океан) и между ними: 1 — планктон; 2 — морские животные; 3 — тюлени; 4а — растения; 4б — мертвые растения; 5 — черви; 6 — гуси; 7 — ногохвостки; 8 — двукрылые; 9 — клещи; 10 — перепончатокрылые; 11 — морские птицы; 12 — пуночка; 13 — морской песочник; 14 — куропатка; 15 — пауки; 16 — утки и гагары; 17 — песок; 18 — поморник и большая полярная чайка; 19 — планктонные водоросли; 20а — бейтосиые водоросли; 20б — разлагающееся вещество; 21 — простейшие А; 22 — простейшие Б; 23 — беспозвоночные А; 24 — двукрылые; 25 — беспозвоночные Б; 26 — микроскопические ракообразные; 27 — белый медведь (Pimm, Lawton, 1980)

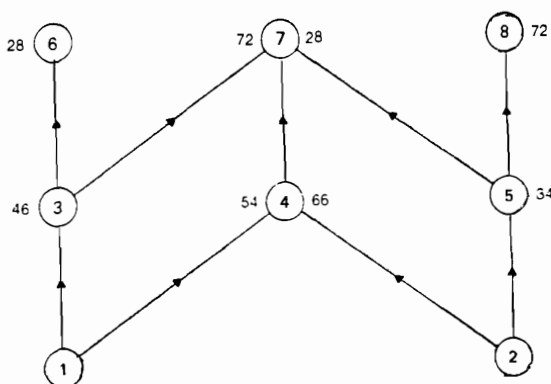


Рис. 21.6. Расчлененность пищевой сети. Перемещения метки ^{32}P из растений двух видов в залежном сообществе. Цифры в кружках: 1 — амброзия; 2 — дикая редька; 3 — фитофаги, питающиеся только (1); 4 — фитофаги, общие для обоих растений; 5 — фитофаги, питающиеся только (2); 6 — хищники, питающиеся только (3); 7 — хищники, питающиеся (4) и/или (3) и (5); 8 — хищники, питающиеся только (5). Числа рядом с кружками — процент метки, проходящей по указанным путям; слева — если она получена из амброзии, справа — если получена из дикой редьки (по Shure, 1973, из Pimm, Lawton, 1980)

сии, амброзию и дикую редьку. Их метили радиоактивным фосфором ^{32}P и измеряли количество этого изотопа в организме растительноядных и хищных насекомых на протяжении последующих недель. Результаты, представленные на рис. 21.6, с трудом поддаются однозначному истолкованию, поскольку не позволяют четко различить расчлененную и нерасчлененную системы. Однако, поскольку в среднем 50% (и более) метки переходит к общим для обоих растений консументам каждого уровня, гипотеза о наличии двух обособленных «блоков», по-видимому, не подтверждается.

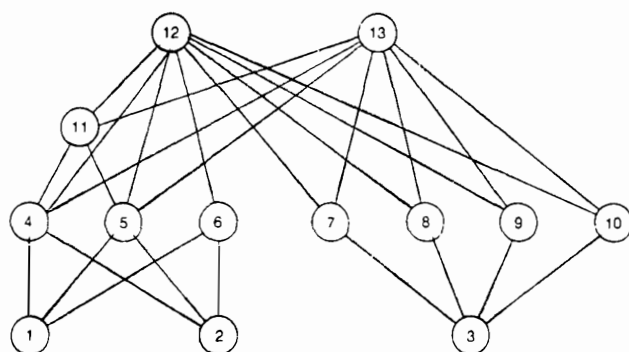
Еще с большими трудностями сталкиваются авторы, пытающиеся доказать наличие (или отсутствие) расчленения *внутри* местообитаний. Выводы из анализа модельных пищевых сетей оказываются двусмысленными и уж во всяком случае не дают никаких аргументов в пользу гипотезы о том, что расчленение способствует сохранению той или иной сети питания благодаря устойчивости, которую оно ей придает.

21.4. Число трофических уровней

В большинстве сообществ три-четыре трофических уровня.

Еще один важный признак пищевых сетей — число трофических звеньев, соединяющих продуцентов с верховными хищниками. В табл. 21.2 приводятся данные по среднему количеству трофических уровней для разных типов сообществ (Briand, 1983). Эти значения определялись следующим образом. *Максимальная пищевая цепь* представляет собой последовательность видов, начиная от какого-либо продуцента к питающемуся им виду, далее к третьему виду, питающемуся вторым, и так далее вплоть до верховного хищника (которого уже ни один вид не поедает). Например, от продуцента 1 (на рис. 21.7) можно наметить четыре возможных трофических пути через вид 4 к верховному хищнику: 1-4-11-12, 1-4-11-13, 1-4-12 и 1-4-13. Отсюда мы получаем четыре значения длины максимальной цепи: 4, 4, 3 и 3 звена. На рис. 21.7 приведены длины еще 21 цепи, начинающейся видами 1, 2 и 3. Среднее значение всех их составляет 3,32. Эта цифра отражает число трофических уровней, свойственных пищевой цепи. Сравнение величин, помещенных в табл. 21.2, показывает, что в типичном случае в сообществе бывает от двух до пяти трофических уровней, но чаще всего их три или четыре. Это совпадает с результатами других оценок длин пищевых цепей. Синэкологи часто задавались вопросом: почему цепи так коротки?

Еще раз напомним: параметры устойчивости различных модельных сообществ иногда помогают прогнозировать структуру



Максимальные пищевые цепи

1	4	11	12
1	4	11	13
1	4	12	
1	4	13	
1	5	11	12
1	5	11	13
1	5	12	
1	5	13	
1	6	12	
2	4	11	12
2	4	11	13
2	4	12	
2	4	13	
2	5	11	12
2	5	11	13
2	5	12	
2	5	13	
2	6	12	
3	7	12	
3	7	13	
3	8	12	
3	8	13	
3	9	12	
3	9	13	
3	10	13	

Рис. 21.7. Структура сообщества открытой каменистой литорали в шт. Вашингтон, США (Menge, Sutherland, 1976) (см. табл. 21.2 № 12). Перечислены все возможные варианты максимальных цепей питания. 1 — детрит; 2 — планктон; 3 — бентосные водоросли; 4 — морские желуди; 5 — мидия; 6 — *Pollicipes*; 7 — хитоны; 8 — блюдечки; 9 — *Tegula*; 10 — *Littorina*; 11 — *Thais*; 12 — *Pisaster*; 13 — *Leptasterias* (по Briand, 1983)

реальных пищевых сетей. Однако следует принимать во внимание не только гипотезу «устойчивости», но и другие гипотезы, основанные на фундаментальных экологических принципах.

21.4.1. Гипотеза потока энергии

Прогноз, не получивший подтверждения. — Объяснение на основе энергии все же не стоит отвергать полностью.

Уже давно высказывалось мнение, что энергетические соображения ограничивают число трофических уровней, возможных в данной среде. Из всего количества лучистой энергии, достигающей земли, лишь незначительная часть связывается посредством фотосинтеза в доступной для организмов форме — живых тканей для фитофагов или мертвого органического материала для детритофагов. Однако энергии, доступной для потребления, намного меньше ее количества, связанного с растениями, так как сами они совершают работу (рост и процессы обмена), а, кроме того, часть энергии теряется из-за низкой

эффективности процессов ее превращения (см. гл. 17). Каждое звено пищевой цепи среди гетеротрофов характеризуется одной и той же особенностью: от силы 30%, а то и всего лишь 1% энергии, потребленной на одном трофическом уровне, доступно для поглощения с пищей на следующем. Таким образом, наблюдаемые в природе трех- и четырехуровневые пищевые цепи теоретически могут объясняться тем, что дополнительные трофические уровни просто не смогут существовать за счет имеющейся энергии.

Данная гипотеза, очевидно, позволяет строить прогнозы, вполне поддающиеся проверке. Так, системы с более высокой первичной продуктивностью, по-видимому, могут включать большее число трофических уровней. Однако в действительности, несмотря на разницу первичной продукции различных наземных, пресноводных и морских сообществ на три-четыре порядка (Pimm, 1982), нет никаких надежных доказательств увеличения числа трофических уровней в более продуктивных средах. В малопродуктивных арктических озерах и тундре пищевые цепи практически не короче, чем в озерах и травяных формациях умеренного и тропического поясов. И лишь при крайне низких уровнях первичной продукции энергетические ограничения, по-видимому, действительно определяют верхний предел числа трофических уровней. Например, в озере Вангалин (Антарктика) с чрезвычайно низкой продуктивностью, вероятно, отсутствует третий трофический уровень (Goldman et al., 1967).

Очевидно, придется отказаться от классического энергетического объяснения длины пищевых цепей; некоторые экологи уже отвергли эту гипотезу. Однако не следует забывать и о том, что видовое разнообразие, как правило, существенно выше в высокопродуктивных регионах (гл. 22), а каждый консумент питается, вероятно, лишь узким кругом видов нижнего трофического уровня. Объем энергии, проходящий через одну пищевую цепь в высокопродуктивном регионе (большое количество энергии, но распределенное между многими подсистемами), не может сильно отличаться от объема, протекающего по одной пищевой цепи в малопродуктивной системе (где число отдельных подсистем меньше). Таким образом, энергетическое объяснение не может быть принято безоговорочно, но мы не можем и полностью отбросить его.

21.4.2. Динамическая хрупкость модельных пищевых цепей

Исследуя параметры устойчивости различных типов модели Лотки — Вольтерры, Пимм и Лотон (Pimm, Lawton, 1977) показали, что в сетях с длинными пищевыми цепями (т. е. с большим числом трофических уровней) колебания численно-

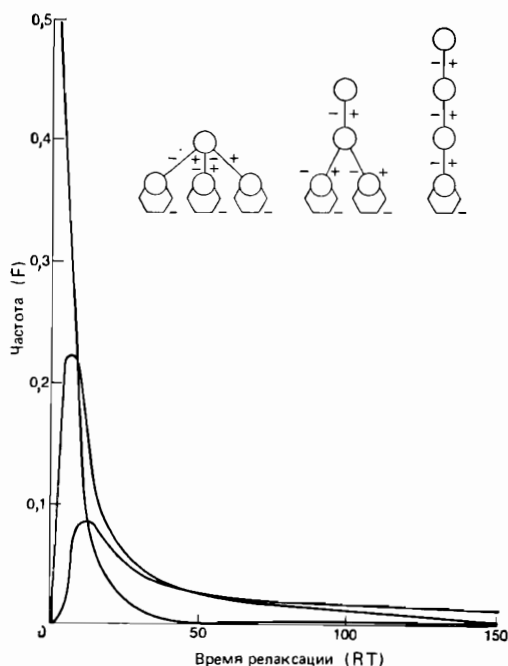


Рис. 21.8. Вероятностное распределение (F) периодов релаксации (RT , произвольный масштаб) для моделей сообществ с двумя, тремя и четырьмя трофическими уровнями (схематически показаны вверху). При малом числе трофических уровней релаксация идет быстрее, т. е. подобные системы более упруги (по Pimm, Lawton, 1977)

сти популяций, как правило, настолько значительны, что вымирание верховных хищников здесь вероятнее, чем при более коротких пищевых цепях. Часть полученных этими авторами результатов приведена на рис. 21.8. Время релаксации после возмущения оказалось намного короче для четырехвидовых моделей с двумя трофическими уровнями, чем для трех- или четырехуровневых. Так как менее упругие системы, по-видимому, неспособны существовать в изменчивой среде, Пимм и Лотон предположили, что в природе чаще всего встречаются сообщества с немногими трофическими уровнями. Отметим, что три эти модели пищевых сетей различаются числом не только уровней, но и связей между уровнями 1 и 2. Сокращение времени релаксации вполне может оказаться следствием увеличения числа связей, а не сокращения количества уровней.

21.4.3. Ограничения в строении и поведении консументов

Чтобы поедать добычу определенного трофического уровня, консумент должен иметь достаточно крупные размеры, соответствующую маневренность и силу. В типичном случае он крупнее своей жертвы (это не распространяется, правда, на растительноядных насекомых и паразитов), причем размеры тела возрастают по мере повышения трофического уровня. Вполне можно допустить наличие верхнего предела, накладывающего запрет на формирование следующего звена пищевой цепи. Иначе говоря, почти невозможно вообразить себе хищника, который одновременно достаточно подвижен, велик и силен, чтобы поймать и убить орла. Конечно, проверить такую гипотезу нельзя, ибо о возможностях эволюции мы способны судить только исходя из ее реальных результатов.

Следующий вопрос касается плотности популяции верховных хищников. Поскольку они, как правило, крупные, а эффективность поиска жертвы и превращения ее в биомассу хищника меньше 100%, их обязательно должно быть намного меньше, чем особей-жертв, и для прокорма им требуется куда более обширная территория. Должны существовать некие пределы размеров необходимой кормовой территории и плотности популяции, которые позволяли бы особям противоположного пола время от времени встречаться. Если бы длина пищевых цепей ограничивалась площадью кормовой территории, следовало бы ожидать меньшего числа трофических уровней в сообществах, занимающих небольшое пространство, например, на островах. И в самом деле, известны случаи отсутствия крупных хищных птиц на мелких островах, в результате чего остальные птицы часто кажутся на удивление «обеспеченными».

Следует также рассмотреть вопрос о выборе оптимального рациона. Представим себе появление в сообществе нового хищника. Растительноядными или же хищными организмами, уже обитавшими здесь, станет он питаться? Трофический уровень фитофагов предоставляет более богатый энергией источник пищи, поскольку число стадий, на которых происходили ее потери, в этом случае минимально. Значит, преимущества питания нижними звеньями пищевой цепи достаточно очевидны. Однако, если так кормятся все виды, усиливается конкуренция, так что питание на более высоких уровнях позволит ее снизить.

Обобщая проблему, можно сказать, что трудно представить себе верховного хищника, строго следующего правилу «питаться только видами предыдущего трофического уровня», тем более что такая добыча, по-видимому, будет представлена более крупными, сильными и редкими формами по сравнению с представителями нижележащих уровней. Действительно, вряд ли животные считают свой мир такой жесткой трофической струк-

турой, как это делают экологи. Вероятнее всего хищники будут нападать на всякую потенциальную добычу независимо от ее трофического уровня — лишь бы она оказалась подходящего размера и встретилась в нужном месте. Если это так, пищевые цепи часто будут короче, чем в противном случае.

21.4.4. Итоговая оценка

Еще одна особенность, не имеющая общепринятого истолкования.

Специалисты предполагают несколько приемлемых гипотез для объяснения малой длины пищевых цепей. Можно ли определить, какая из них верна? Проще всего ответить «нет». Как заметил Мей (May, 1981), проблема длины пищевых цепей типична для анализа структуры сообществ вообще: «Эмпирических описаний множество, они подробно документированы, но вместо общепринятого объяснения есть только набор требующих изучения возможностей».

Одно из следствий гипотезы устойчивости, которое в принципе можно проверить, это то, что в средах с менее предсказуемым поведением пищевые цепи должны быть короче, поскольку в них, по-видимому, сохраняются лишь наиболее упругие пищевые сети, а у коротких цепей упругость выше. Брайанд (Briand, 1983) разделил 40 пищевых сетей (по собранным им данным) на связанные с изменчивой (позиции 1—28 в табл. 21.2) и постоянной (позиции 29—40) средами. Достоверных различий в средней длине максимальных пищевых цепей между этими группами не обнаружилось: число трофических уровней составило 3,66 и 3,60 соответственно (рис. 21.9). Эти положения еще нуждаются в критической проверке.

21.5. Устойчивость, не связанная с демографическими аспектами

Устойчивость продукции и биомассы. — Упругость на фоне нарушений потоков энергии и биогенных элементов. — Упругость, вероятно, зависит от скорости потока энергии через сообщество и от природы биогенного элемента, затронутого при нарушении.

Устойчивость сообществ можно, наконец, рассмотреть и не с чисто демографической точки зрения.

Вначале вспомним работу Мак-Нотона (McNaughton, 1978) (см. с. 336). В табл. 21.3 показаны реакции богатых видами

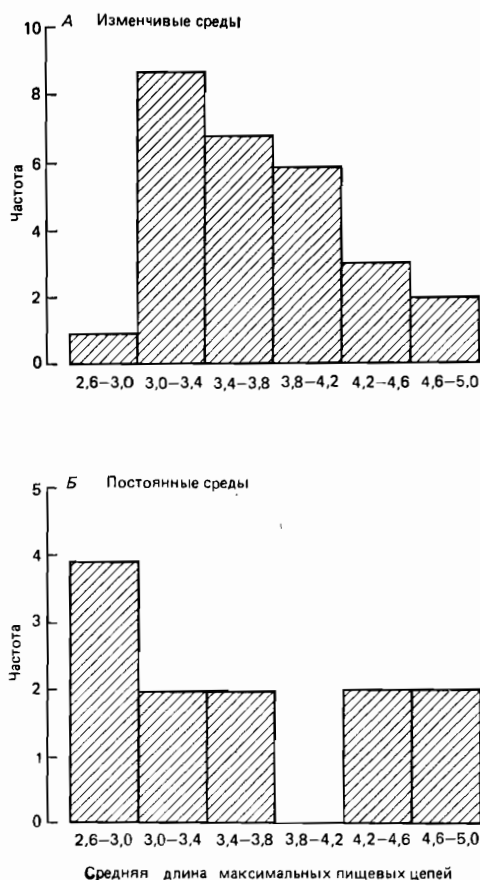


Рис. 21.9. Гистограммы частотного распределения средних длин максимальных пищевых цепей в сообществах (А) изменчивой и (Б) постоянной сред. Общие средние значимо не различаются (3,66 звеньев в первом случае и 3,60 — во втором) (по данным Briand, 1983)

травяных сообществ на нарушения; отмечается резкое сокращение видового разнообразия, не наблюдавшееся в бедных видами сообществах. В то же время, если рассматривать последствия нарушений с функциональной (первичная продукция) и структурной (биомасса на корню) точек зрения, эффект окажется совершенно иным. Внесение удобрений существенно повысило первичную продукцию бедного видами поля шт. Нью-Йорк (на 53%) и только в слабой степени — флористически богатого (на 16%). Аналогичным образом скармливание пастбищ в Серенгети в бедных видами формациях существенно снижало биомассу на корню (на 69%), а в богатых видами — лишь не-

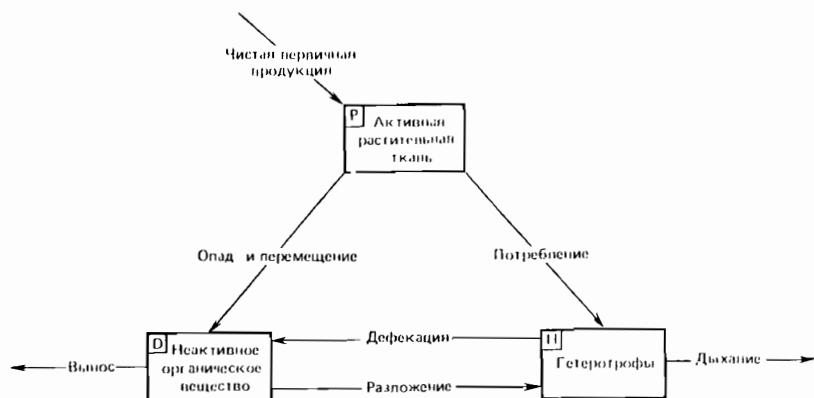


Рис. 21.10. Простая модель сообщества. Три блока соответствуют компонентам системы, а стрелками обозначен перенос энергии между ними (O'Neill, 1976)

значительно (на 11%). Иными словами, использование не демографических, а иных критериев приводит к выводу о том, что усложнение структуры повышает устойчивость этих сообществ.

В нескольких работах было показано, что структура пищевой цепи может влиять на ее упругость (быстроту возвращения к равновесному состоянию) в условиях колебаний притока энергии и биогенных элементов. О'Нил (O'Neill, 1976) рассматривал сообщество как трехкомпонентную систему, состоящую из активной растительной ткани (*P*), гетеротрофных организмов (*H*) и неактивного мертвого органического вещества (*D*) (рис. 21.10). Скорость изменения биомассы каждого из этих блоков зависит от переноса энергии между ними. Так, у *P* она пополняется от одного источника (чистая первичная продукция) и теряется двумя путями (потребление гетеротрофами и переход к *D* в виде подстилки). Изменения *H* определяются двумя способами как поступления (поглощение биомассы живых растений и мертвого органического вещества), так и потеря (дефекация и расходы на дыхание). Наконец, биомасса блока *D* также двумя путями пополняется (растительный спад и дефекация) и расходуется (потребление гетеротрофами и физический вынос за пределы системы). Подставляя в расчеты реальные данные по шести сообществам, характеризующим тундру, тропический лес, листопадный лес умеренного пояса, соленый марш, пресноводный ручей и пруд, О'Нил изучал на моделях этих сообществ стандартные нарушения (сокращение исходной биомассы на корню активной растительной ткани на 10%). Он следил за скоростями восстановления систем до равновесного состояния, сопоставляя их с притоком энергии на единицу биомассы живой ткани (рис. 21.11).

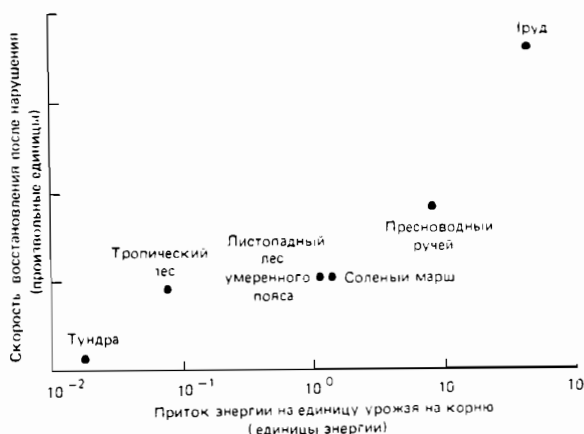


Рис. 21.11. Зависимость скорости восстановления (показатель упругости) после нарушения от притока энергии на единицу биомассы на корню для моделей шести различных сообществ. Наиболее упругой системой оказался пруд, наименее — тундра (по данным O'Neill, 1976)

Наиболее упругой при стандартном нарушении оказалась прудовая система с относительно низкой биомассой и высокой скоростью ее обновления. Большая часть популяций здесь представлена короткоживущими организмами и может быстро наращивать численность. Солёный марш и леса характеризовались промежуточной упругостью, а скорость восстановления тундры оказалась самой низкой. Упругость четко зависит от притока энергии на единицу наличной биомассы что, по-видимому, отчасти связано с относительной ролью гетеротрофов в системе. В наиболее упругой (пруд) биомасса гетеротрофов больше, чем у автотрофов, в 5,4 раза (это отношение отражает низкую продолжительность жизни и быстрое обновление фитопланктона,

Таблица 21.4. Время пребывания (лет) единиц азота и кальция в каждом из четырех блоков и в целом сообществе листопадного леса умеренного пояса (Reiche et al., 1975)

Компонент системы	Азот	Кальций
Почва	109	32
Лесная биомасса	88	8
Подстилка	<5	<5
Редуценты	0,02	0,02
Всего	1815	445

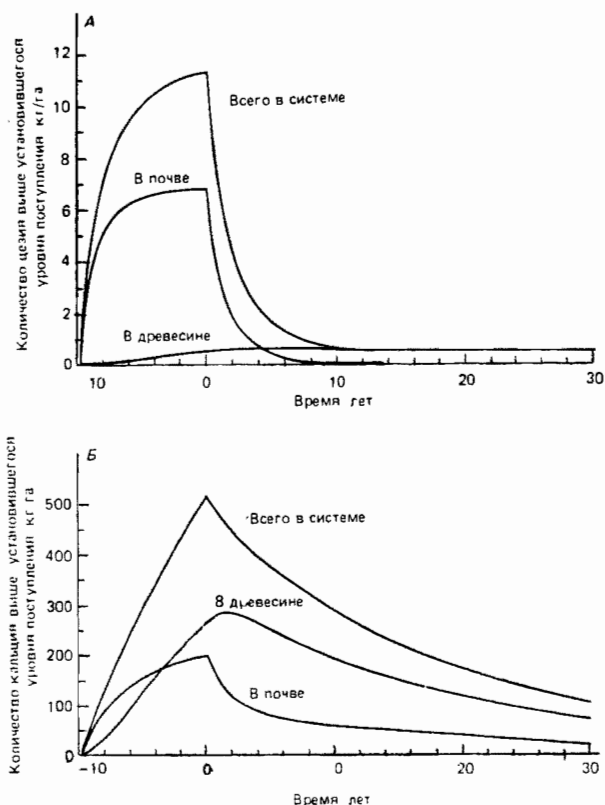


Рис. 21.12. Динамика содержания цезия (А) и кальция (Б) в различных компонентах модели пуэрториканского дождевого тропического леса на протяжении 30 лет после продолжавшегося 10 лет нарушения (удвоения устойчивого уровня поступления соответствующего элемента в систему) (Jordan et al., 1972)

доминирующего автотрофного компонента этого сообщества), в то время как в наименее упругой (тундра) этот коэффициент составляет лишь 0,004.

Таким образом, поток энергии через систему оказывает значительное влияние на ее упругость. Чем он больше, тем быстрее будут «вымываться» последствия нарушения. К совершенно аналогичному выводу пришел и Де Ангелис (DeAngelis, 1980), рассматривая не поток энергии, а круговорот биогенов.

И наконец, интересная закономерность была установлена при исследовании времени пребывания некоторых биогенных элементов в различных компонентах лесных сообществ. В табл. 21.4 приводятся такие данные по азоту и кальцию в почве, лес-

ной биомассе, подстилке и детритофагах. Например, единица азота обычно сохраняется в почве в среднем 109 лет, захватывается лесной биомассой на 88 лет, переходя в подстилку, содержится в ней до 5 лет, потребляется детритофагами на срок порядка нескольких дней — все это, чтобы вторично включиться в состав лесной биомассы. Благодаря такому замкнутому характеру своего цикла, азот имеет тенденцию очень долго оставаться в системе (1815 лет), прежде чем утратится за счет выщелачивания. Кальций также сохраняется продолжительное время (445 лет). Данные по этим элементам сильно отличаются от тех, что получены для элементов, менее связанных с биологическими циклами, например для цезия.

В модели круговорота кальция и цезия, основанные на структуре и измеренных интенсивностях их потоков в дождевом тропическом лесу Пуэрто-Рико, вводили нарушение, состоявшее в удвоении устойчивого притока биогенов на срок 10 лет. Возвращение систем к равновесному состоянию имитировалось для последующего 30-летнего периода (Jordan et al., 1972). Лишний цезий быстро вымывался из сообщества (рис. 21.12). Это обстоятельство было подтверждено и изучением периода полураспада радиоактивного цезия-137 из атмосферных осадков; изотоп в основном выводился из экосистемы дождевого тропического леса при опадении листвы (Kline, 1970). В отличие от этого модель круговорота кальция показала гораздо меньшую упругость (рис. 21.12).

Короче говоря, ясно одно: такой вещи, как устойчивость сообщества, вообще попросту не существует. Этот параметр зависит от исследуемого компонента системы и характера нарушения.

Закономерности видового разнообразия

22.1. Введение

Географические факторы. — Другие первичные факторы. — Вторичные факторы.

В этой последней главе мы решили обратиться к ряду центральных проблем, которые встают не только перед синэкологами, но и перед каждым, кто наблюдает и осмысливает происходящее в природе. Почему одни сообщества богаче видами, чем другие? Существуют ли закономерности или градиенты видового разнообразия? Если да, то на чем они основаны? На эти вопросы есть вполне правдоподобные и обоснованные варианты ответов, но все они имеют свои слабые стороны. Такая ситуация должна не столько обескураживать, сколько мобилизовать силы будущих исследователей. Основная прелесть экологии как раз в том, что существует много важных, очевидных для каждого проблем, а их решение по-прежнему от нас ускользает.

Видовое богатство сообщества мы могли бы связать с целым рядом факторов, относящихся к нескольким категориям. Во-первых, это, так сказать, «географические» в широком смысле слова, а именно широта, высота над уровнем моря и (в водной среде) глубина. Их часто связывали с видовым богатством, как это будет рассмотрено ниже, однако сами по себе они, вероятно, не могут его определять. Если оно меняется с широтой, значит, должен быть еще какой-то фактор, зависящий от нее и непосредственно влияющий на сообщества.

Следующая группа факторов как раз имеет тенденцию коррелировать с широтой и т. п., однако корреляция эта не абсолютна. В той мере, в какой она прослеживается, ими можно часто объяснить широтный и другие градиенты. Однако из-за неполноты корреляции они же затрудняют толкование зависимости от других градиентов. К таким факторам относятся продуктивность среды, климатическая изменчивость, возможно, также «возраст» местообитания и «суровость» среды (хотя последнее понятие, как будет показано далее, едва ли поддается определению).

Третья группа факторов характеризуется географической изменчивостью, не связанной с широтой, и т. п. По этой причи-

не они, как правило, маскируют или извращают зависимость между видовым разнообразием и средовыми параметрами. Это относится к масштабам физических нарушений, испытываемых местообитанием (гл. 19), изоляции, или островному характеру, экотопа (гл. 20) и степени его физической и химической неоднородности.

Наконец, ряд факторов представляет собой биологические свойства сообщества, но при этом оказывает существенное влияние на его структуру. Среди них особенно важны интенсивность хищничества (гл. 19) и конкуренции (гл. 18), пространственная или «архитектоническая» неоднородность, обусловленная самими организмами, а также положение сообщества в сукцессионном ряду (гл. 16). Эти факторы можно было бы назвать «вторичными», поскольку сами они определяются внешними для сообщества влияниями, тем не менее все они способны мощно воздействовать на формирование его окончательного облика.

Некоторые из перечисленных факторов уже рассматривались подробно в предшествующих главах: конкуренция, хищничество, нарушения и изоляция. В этой главе мы продолжим их обсуждение (разд. 22.3), исследуя зависимость между видовым богатством и рядом других факторов, влияющих на него, как можно предположить, самостоятельно; имеются в виду продуктивность, пространственная неоднородность, изменчивость климата, суровость среды и возраст местообитания (т. е. время, имевшееся на данном участке для эволюции и заселения). После этого мы сможем рассмотреть (в разд. 22.4) тенденции, связанные с широтой, высотой, глубиной, сукцессией и положением в геологической летописи. Но начнем все же с построения вслед за Мак-Артуром (MacArthur, 1972) простой теоретической схемы, которая поможет проанализировать изменения видового разнообразия.

22.2. Простая модель

Роль конкуренции.— Роль хищничества.— Роль островов.

Допустим сразу для простоты, что доступные сообществу ресурсы могут быть описаны как одномерный континуум длины R единиц (рис. 22.1). Каждый из видов способен использовать только часть этого континуума, определяющую ширину видовой ниши (параметр n); средняя ширина ниши в сообществе равна $\bar{n}$. По меньшей мере между некоторыми из ниш возможно перекрывание, которое для соседних видов измеряется величиной o (следовательно, среднее перекрывание ниш внутри сообщества составит $\bar{o}$).

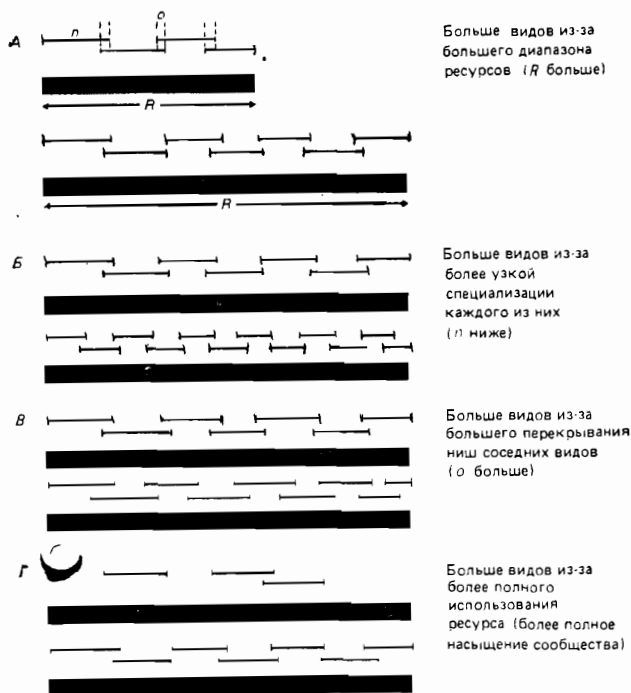


Рис. 22.1. Простая модель видового богатства. Каждый вид использует долю n доступного ресурса R ; перекрытие с соседними видами составляет o . В одном сообществе может быть больше видов, чем в другом, из-за того, что: (A) диапазон ресурсов шире (R больше); (Б) виды более специализированы (n меньше); (В) перекрытие между соседними видами сильнее (o больше); (Г) спектр ресурсов используется полнее

Теперь рассмотрим, за счет чего одни сообщества будут содержать больше видов, чем другие. Во-первых, при заданных $\bar{n}$ и $\bar{o}$ видов тем больше, чем больше R , т. е. чем обширнее диапазон ресурсов (рис. 22.1, А). Это утверждение справедливо, когда в сообществе преобладает конкуренция и виды «делят» ресурсы (гл. 18). Но оно, по-видимому, применимо и к ситуации с относительно слабой конкуренцией: более широкий спектр ресурсов обеспечит существование большего набора видов независимо от того, взаимодействуют они между собой или нет.

Во-вторых, данный диапазон ресурсов сумеет использовать больше видов, если уменьшится $\bar{n}$, иначе говоря, если виды сильнее специализируются в отношении своих потребностей

(рис. 22.1, Б). Альтернативный вариант: при том же самом континууме ресурсов сможет сосуществовать больше видов, если их ниши будут сильнее перекрываться (больше $\bar{\delta}$; рис. 22.1, В). Наконец, сообщество включает тем больше видов, чем оно полнее насыщено; и напротив, когда часть континуума ресурсов вовсе не эксплуатируется, видов меньше (рис. 22.1, Г).

Теперь снова можно рассмотреть различные факторы и процессы, описанные в предыдущих главах. Если в сообществе преобладает межвидовая конкуренция (гл. 18), его ресурсы будут скорее всего использоваться полностью. Следовательно, видовое богатство будет в этом случае зависеть от их диапазона, степени специализации видов и допустимого перекрывания ниш (рис. 22.1, А, Б, В). Остановимся на некоторых эффектах трех перечисленных параметров.

Последствия хищничества в сообществах неоднозначны. Во-первых, многими полевыми исследованиями самых различных местообитаний было показано, что хищники могут полностью изымать из сообщества определенные виды-жертвы (Holt, 1984; Jeffries, Lawton, 1984, 1985). В отсутствие последних сообщество, по-видимому, окажется не полностью насыщенным, т. е. часть доступных ресурсов останется неиспользуемой (рис. 22.1, Г). Во-вторых, из-за хищничества численность вида может держаться почти все время на уровне, более низком, чем предельная плотность насыщения. Это снижает интенсивность и значение прямой межвидовой конкуренции за ресурсы, создавая условия для гораздо большего перекрывания ниш и повышения видового разнообразия по сравнению с сообществом, в котором сильна конкуренция (рис. 22.1, В). (Заметим, что аналогичное влияние может оказывать и физическое нарушение; см. гл. 19.) В-третьих, благодаря хищничеству иногда возникает структура сообщества, сходная с формируемой конкуренцией. Теоретически было показано (Holt, 1977, 1984; Jeffries, Lawton, 1984, 1985), как виды жертв могут конкурировать за «пространство, свободное от врагов». Такая «кажущаяся конкуренция» означает, что поселению и стабильному сосуществованию видов жертвы в каком-либо местообитании благоприятствуют достаточно сильные отличия друг от друга. Другими словами, должны существовать пределы сходства совместно обитающих видов-жертв (эквивалентные пределам сходства сосуществующих конкурентов, с. 222).

И наконец, можно считать, что обедненные островные сообщества (гл. 20), с одной стороны, отражают сужение диапазона ресурсов, соответствующее сокращению площади (рис. 22.1, А), а с другой — являются примером пониженного уровня насыщения (рис. 22.1, Г) вследствие повышенной тенденции видов к вымиранию в сочетании с меньшей вероятностью поселения всех форм, потенциально способных здесь существовать.

22.3. Связь видового богатства с различными факторами

В следующих разделах рассматривается зависимость между видовым богатством и некоторыми факторами, которые теоретически могут влиять на структуру сообществ. Мы увидим, что зачастую крайне трудно составить однозначные прогнозы и разработать «чистые» тесты для проверки гипотез, касающихся такой сложной системы, как сообщество.

22.3.1. Продуктивность

Различия в продуктивности. — Гипотеза о корреляции продуктивности и видового богатства и доказательства этой связи. — Доказательства снижения видового богатства при росте продуктивности и «горбатой» формы кривой этой зависимости. — Объяснения спада видового богатства при росте продуктивности. — Большое количество ресурсов или их разнообразие? — Увеличение освещенности может вести к большему разнообразию световых режимов.

Для растений продуктивность среды может зависеть от любого наиболее сильно лимитирующего рост ресурса или условия. В общем наблюдается повышение первичной продукции от полюсов к тропикам (гл. 17) по мере увеличения освещенности, средних температур и продолжительности вегетационного периода. В наземных сообществах снижение температуры и сокращение продолжительности вегетационного периода с высотой приводят в целом к уменьшению продукции, в то время как в водоемах последняя, как правило, падает с глубиной параллельно с температурой и освещенностью. Часто отмечается резкое сокращение продукции в аридных условиях, где рост может лимитироваться недостатком влаги, и возрастание ее почти всегда, когда усиливается приток основных биогенных элементов, таких, как азот, фосфор и калий. Если говорить в самом широком смысле, то продуктивность среды для животных следует тем же самым закономерностям, поскольку зависит от количества ресурсов в основании пищевой цепи, температуры и других условий.

Если рост продукции ведет к расширению диапазона доступных ресурсов, он, вероятно, способствует и повышению видового богатства (рис. 22.1, А). Однако среды с разной продуктивностью могут различаться лишь количеством (интенсивностью поступления) одних и тех же ресурсов при одинаковом их ассортименте. Значит, разница между ними будет не в числе видов, а лишь в размерах популяций каждого из них. С другой стороны, возможно, что даже при одном и том же об-

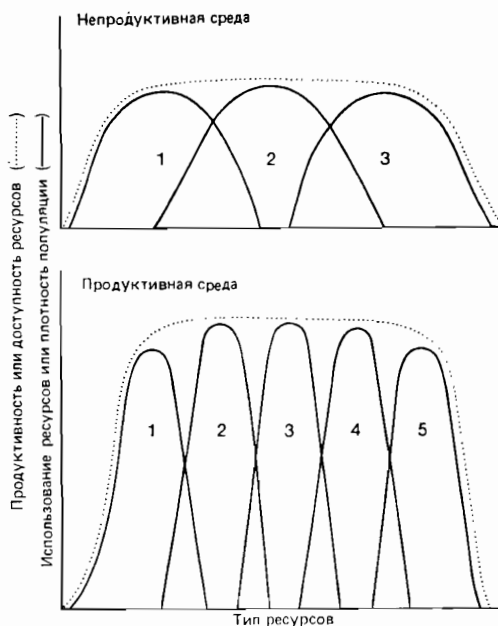


Рис. 22.2. Более продуктивная среда способна обеспечить существование большего числа более специализированных видов (n при равновесном состоянии меньше)

шем ассортименте ресурсов некоторые редко встречавшиеся их категории (или малопродуктивные участки их спектра), недостаточные для обеспечения видов в непродуктивной среде, станут настолько обильными в продуктивной, что в сообщество смогут включиться дополнительные виды. Рассуждая аналогичным образом, можно прийти к выводу, что если в сообществе преобладает конкуренция, то повышение количества ресурсов будет способствовать сужению специализации (т. е. уменьшению $\bar{n}$); при этом плотность популяций отдельных специализированных видов не обязательно сильно понизится (рис. 22.2 и 22.1, Б).

Таким образом, в целом можно ожидать повышения видового богатства по мере роста продуктивности. Это и было четко показано Брауном и Дейвидсон (Brown, Davidson, 1977), обнаружившими очень хорошие корреляции между числом видов и уровнем атмосферных осадков и у семенных муравьев, и у семенных грызунов в пустынях юго-запада США (рис. 22.3). В этих аридных областях среднегодовое количество осадков тесно связано с первичной продукцией и, следовательно, с количеством имеющихся запасов семян. Особенно

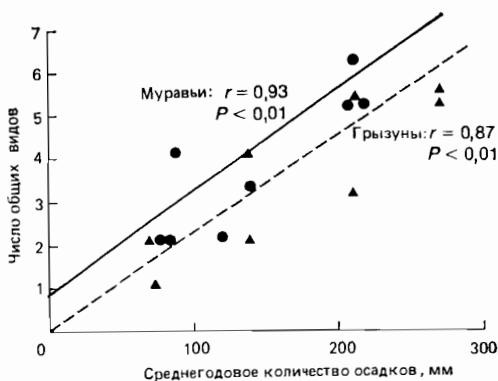


Рис. 22.3. Связь видового богатства семеноядных грызунов (треугольники) и муравьев (кружки) на песчаных почвах с географическим градиентом выпадающих осадков и продуктивности (по Brown, Davidson, 1977)

примечательно (Davidson, 1977), что в богатых видами местностях среди муравьев больше очень крупных (потребляющих крупные семена) и очень мелких (питающихся мелкими семенами) видов. Тут же встречается больше видов очень мелких грызунов. Видимо, в более продуктивных сообществах либо шире размерный диапазон семян, либо их так много, что могут прокормиться дополнительные виды консументов.

Еще какие-нибудь однозначные зависимости между видовым богатством и продуктивностью указать нелегко, потому что, хотя оба этих параметра часто изменяются параллельно (например, с широтой или высотой над уровнем моря), обычно вместе с ними меняются и другие факторы (см. ниже), т. е. обнаруживаемая корреляция может быть обусловлена именно ими. Тем не менее описана (Pianka, 1967) прямая зависимость между числом видов ящериц в пустынях юго-запада США и продолжительностью вегетационного периода — важного фактора продуктивности аридных сред (рис. 22.4, А); Браун и Гибсон (Brown, Gibson, 1983), используя данные из работы Уайтсайда и Хармсуорта (Whiteside, Harmsworth, 1967), показали, что разнообразие планктонных ветвистоусых рачков-хидорид в 14 незагрязненных озерах шт. Индиана положительно коррелирует с общей продукцией этих водоемов, выраженной в граммах углерода за год (рис. 22.4, Б).

С другой стороны, рост разнообразия с увеличением продуктивности никак нельзя считать всеобщей закономерностью. Это демонстрирует, например, уникальный «газонный» эксперимент, проводимый с 1856 г. до наших дней на Ротамстедской опытной станции (Англия). Пастбище площадью около 2 га поделили на 20 делянок; две из них служили контролем, ос-

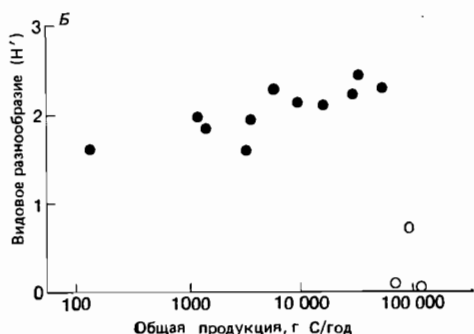
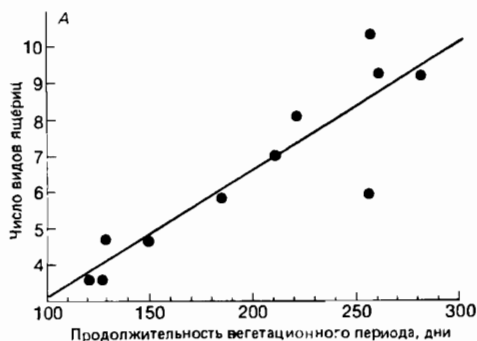


Рис. 22.4. А. Зависимость видового богатства ящериц в 11 пунктах юго-запада США от продолжительности вегетационного периода (по Pianka, 1967). Б. Зависимость видового разнообразия (H') ветвистоусых рачков-хидрид от первичной продукции озера в целом для 14 озер шт. Индиана, США. Белые кружки относятся к трем сильно загрязненным озерам (данные Whiteside, Harmsworth, 1967, анализ Brown, Gibson, 1983)

тальные раз в год удобрялись. На рис. 22.5 показано, как в период с 1856 по 1949 г. менялись видовое разнообразие (H , индекс Шеннона, с. 120) и выровненность (J) сообщества травянистых растений на контрольных и получавших полный набор удобрений делянках. В то время как первые оставались практически неизменными, на вторых наблюдалось постепенное сокращение показателей H и J . Такой спад разнообразия (названный «парадоксом обогащения» среды; Rosenzweig, 1971) был выявлен и в некоторых других геоботанических исследованиях. Аналогичным образом антропогенное эвтрофирование озер, рек, эстуариев и районов морских побережий приводит к снижению разнообразия фитопланктона (параллельно росту первичной продукции). Следует упомянуть и то, что два типа сообществ, относящихся в мире к наиболее богатым видами, развиваются на крайне бедных питательными веществами почвах (речь идет о южноафриканском «финбоше»¹⁾ и австралийском «бушленде»¹⁾), тогда как по соседству с ними, на более

¹⁾ Местные названия зарослей жестколистных кустарников в условиях климата, близкого к средиземноморскому. — *Прим. ред.*

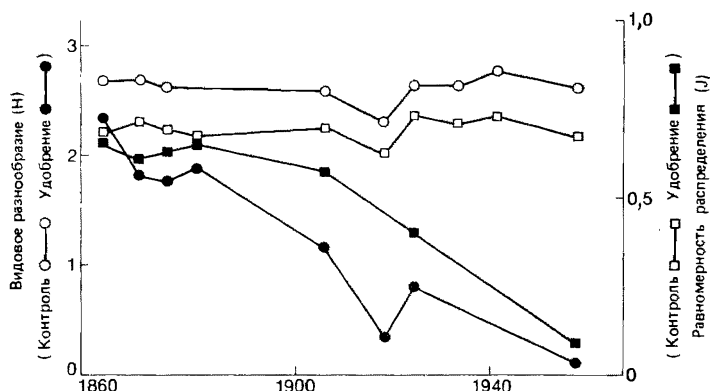


Рис. 22.5. Разнообразие (H) и выровненность (J) видов на контрольной и удобряемой делянках газона на Ротамстедской опытной станции (по Tilman, 1982)

плодородных почвах, разнообразие растительности куда меньше (обзор см. Tilman, 1982).

Кроме того, постоянно растет количество работ, приводящих к выводу о том, что максимальные значения видового разнообразия или богатства должны соответствовать промежуточному уровню продуктивности. Так, кривые зависимости числа древесных пород на единице площади в малайских дождевых лесах от концентрации в почве фосфора и калия, отражающей богатство почвенных ресурсов (рис. 22.6, А), и видового богатства пустынных грызунов от количества атмосферных осадков и, следовательно, продуктивности территории в Израиле (рис. 22.6, Б) имеют «горбатый» вид. Сообщается (Whittaker, Niering, 1975), что максимум разнообразия сосудистых растений вдоль высотного градиента в Аризоне (США) совпадает с промежуточным увлажнением и средним уровнем первичной продукции.

Как уже объяснялось, нетрудно понять, почему разнообразие может возрастать с продуктивностью (либо на всем диапазоне значений, либо только в левой части «горбатой» кривой). Объяснить сокращение его при увеличении продуктивности не так просто. Один из возможных ответов состоит в том, что высокая продуктивность ведет к быстрому росту популяций, а это в свою очередь ускоряет возможное конкурентное исключение (Huston, 1979). При более низкой продуктивности больше вероятность того, что среда изменится еще до его завершения, став более благоприятной для менее конкурентоспособного вида.

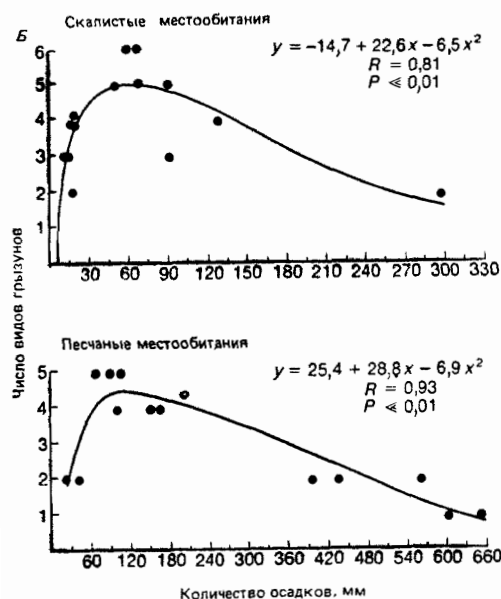
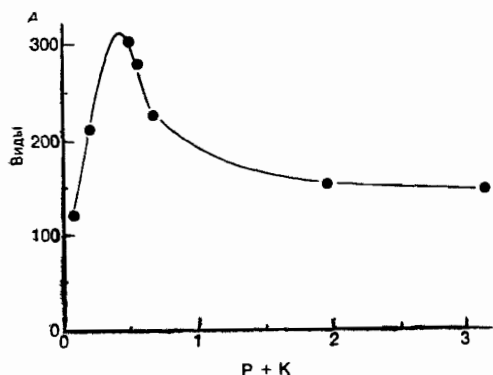


Рис. 22.6. А. Зависимость видового богатства древесных пород в некоторых дождевых лесах Малайзии от концентрации фосфора и калия в почве (Tilman, 1982). Б. Зависимость между видовым богатством пустынных грызунов в Израиле и количеством выпадающих дождей для каменистых (вверху) и песчаных (внизу) местообитаний (Abramsky, Rosenzweig, 1983)

Второе объяснение гласит, что параллельно с продуктивностью изменяются какие-то другие факторы, и именно они, а не она сама как таковая влияют на видовое богатство. Так, по поводу данных, приводимых на рис. 22.6, Б, отмечается (Abramsky, Rosenzweig, 1983), что градиент количества осадков и продуктивности совпадает с градиентом нарушенности естественных условий. Так что вид кривой может отражать пик разнообразия при промежуточном уровне нарушения (с. 274).

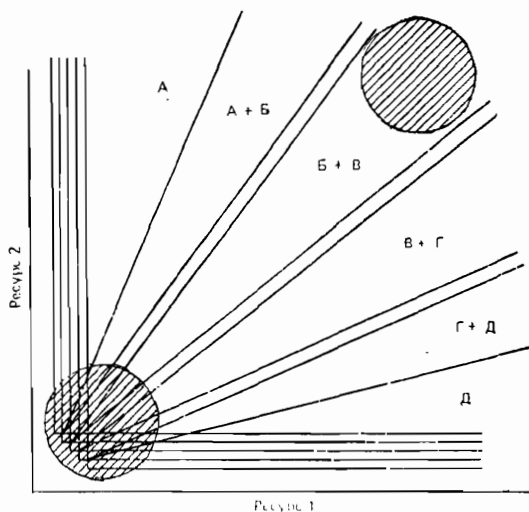


Рис. 22.7. При возрастании продуктивности видовое богатство может сокращаться. Снабжение двумя ресурсами (1 и 2) позволяет сосуществовать пяти видам (А—Д), согласно работе Тилмана (Tilman, 1982), рассмотренной в гл. 18 (рис. 18.7,Б). Темный круг внизу слева показывает снабжение ресурсами в относительно малопродуктивной среде, позволяющее сосуществовать всем пяти видам. Темный круг вверху справа соответствует относительно высокопродуктивной среде (но с таким же диапазоном различных значений снабжения); здесь могут сосуществовать лишь два вида

Тилман (Tilman, 1982) дает и третье объяснение «горбатой» форме таких кривых. По его теории (с. 227), на рис. 22.7 отражена ситуация с конкуренцией пяти видов за два ресурса. Кружок слева внизу обозначает относительно малопродуктивную среду; он охватывает только низкие концентрации обоих ресурсов. В этой области могут сосуществовать все пять видов. Кружок же вверху справа, напротив, соответствует относительно высокопродуктивной области; здесь имеются условия для сосуществования только двух видов из пяти. Это вытекает из того, что размеры второго кружка такие же, как у первого, «непродуктивного». Иными словами, несмотря на более высокие средние концентрации ресурсов в продуктивной среде, их общие диапазоны остаются прежними, а диапазон отношений ресурсов вследствие этого уменьшается. А поскольку именно он обеспечивает сосуществование нескольких видов, в более продуктивных условиях разнообразие будет ниже.

Таким образом, объяснение Тилмана опирается на предположение, что диапазон концентраций ресурсов в продуктивных средах увеличивается несколько медленнее, чем средние их значения. По всей видимости, это вполне логично. Таким объяснением легче пользоваться и в том случае, когда оба ресурса

относятся к незаменимым (см. разд. 3.6). К нему удобнее обращаться также, если организмы неподвижны, поскольку высокая подвижность приблизила бы к оптимальной единственную точку получения всех необходимых ресурсов. Другими словами, объяснение Тилмана в большей степени применимо к растениям, чем к животным.

Исходя из всех рассмотренных соображений, логично допустить, что когда повышение продуктивности означает расширение диапазона ресурсов, следует ожидать увеличения видового богатства (по меньшей мере некоторые наблюдения это подтверждают). В частности, в более продуктивном и разнообразном по составу растительном сообществе скорее всего будет богаче фауна фитофагов и т. д. до конца пищевой цепи. Зато, когда повышенная продуктивность обусловлена усиленным поступлением ресурсов, а не расширением их ассортимента, теория допускает возможность как повышения, так и сокращения видового богатства. Факты, особенно из области геоботаники, свидетельствуют, что чаще всего увеличение доступности ресурсов ведет к сокращению числа видов или же, если рассматривать весь диапазон продуктивности, к «горбатой» кривой видового богатства.

В связи со всем этим нелишне еще раз остановиться на свойствах света как ресурса для растений. В высокопродуктивных системах (типа тропических лесов), куда он поступает очень интенсивно, происходит его отражение и рассеяние на протяжении мощной толщи растительного покрова. Поэтому здесь существует не только высокая исходная освещенность, но и длинный плавный градиент ее снижения, а также, возможно, широкий набор частотных спектров света (см. 3.2). Таким образом, повышение интенсивности солнечной радиации, по-видимому, непременно связано с большим разнообразием световых режимов, за счет чего увеличивается возможность специализации и, следовательно, роста видового богатства. Еще один вывод из этого состоит в том, что наиболее высокие формы должны быть способны функционировать во всем диапазоне освещенности, поскольку они растут от уровня почвы до вершины полога.

22.3.2. Пространственная неоднородность

Неоднородность абиотической среды. — Богатство фауны и пространственная неоднородность растительности.

Мы уже видели, как пятнистый характер среды при агрегированном распределении организмов может обеспечить сосуществование конкурирующих видов (Atkinson, Shorrocks, 1981). Вдобавок к этому в средах с большей пространственной неоднородностью можно ожидать более высокого видового богатства.

ва из-за того, что в них разнообразнее микроместообитания, шире диапазон микроклиматических условий, больше типов укрытий от хищников и т. д. Словом, расширяется спектр ресурсов (рис. 21.1, А). (Сообщества, подвергающиеся «пятнистому» нарушению, также становятся пространственно неоднородными, но здесь мы будем говорить только о неоднородности как таковой, не вдаваясь в ее причины.)

В некоторых случаях удалось показать связь между видовым богатством и пространственной неоднородностью абиотической среды. Так, при исследовании пресноводных моллюсков в 348 водоемах, в том числе придорожных канавах, болотах, реках и озерах, число их видов сопоставлялось с оцениваемым числом типов имеющих минеральных и органических субстратов (Hagman, 1972). Как показывает рис. 22.8, получена убедительная положительная корреляция. Аналогичным образом растительное сообщество, занимающее целый ряд почв и форм рельефа, почти наверняка (при прочих равных условиях) будет богаче флористически, чем фитоценоз на ровном участке с однородной почвой.

Однако большинство работ по пространственной неоднородности связывает видовое богатство животных со структурным разнообразием окружающих растений. На рис. 22.9, А, например, прослеживается положительная корреляция между числом видов пресноводных рыб и индексом пространственной неоднородности растений в озерах севера шт. Висконсин. Рис. 22.9, Б показывает сходную зависимость для птиц местообитаний средиземноморского типа в Калифорнии, центре Чили и на юго-западе Африки. Трудность интерпретации подобных данных заключается в том, что разнообразие фауны может оказаться обусловленным тем же самым фактором, что и разнообразие растительности. Например, что касается результатов, отраженных на рис. 22.9, А, само разнообразие растений связано как с размерами озера, так и с концентрацией в воде питательных для них веществ.

Вот почему доводы в пользу большой роли пространственной неоднородности среды в формировании фаунистического богатства выглядят куда более убедительными, если оно коррелирует со *структурным* разнообразием растений гораздо сильнее, чем с *видовым* богатством флоры. Это было показано на примере птиц и пустынных ящериц юго-запада США (рис. 22.10). Ящерицы различных видов кормятся на разной высоте растений, используя «засидки» в характерных для каждого вида местах, откуда наблюдают за добычей, конкурентами, половыми партнерами и хищниками. Независимо от того, обусловлена пространственная неоднородность абиотической средой или биологическими компонентами сообщества, ее увеличение может способствовать росту видового богатства.

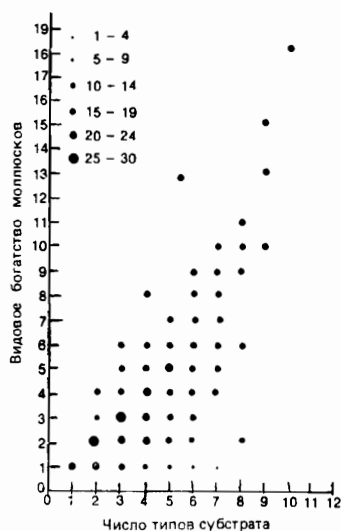


Рис. 22.8. Зависимость между видовым богатством пресноводных моллюсков и пространственной неоднородностью (числом типов субстрата). Размеры кружков отражают число обследованных участков, попадающих в данную категорию (Hagman, 1972)

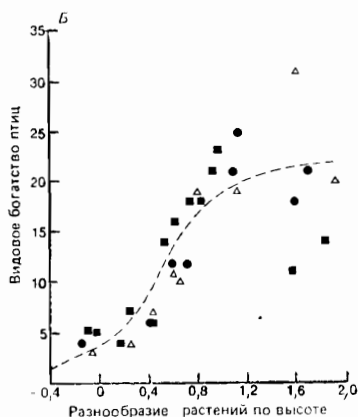
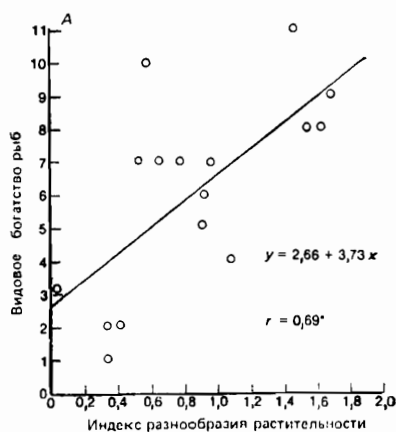


Рис. 22.9. Зависимость между видовым богатством животных и структурным разнообразием растительности для: (А) пресноводных рыб 18 озер шт. Висконсин (по Топп, Magnuson, 1982); (Б) птиц местообитаний средиземноморского типа в Калифорнии (треугольники), центре Чили (кружки) и на юго-западе Африки (квадраты) (по Cody, 1975)

22.3.3. Климатические колебания

Временное расхождение ниш в сезонных местообитаниях. — Специализация в несезонных средах. — Неустойчивость климата может повышать или снижать разнообразие биоты, однако надежных доказательств того или иного ее воздействия нет.

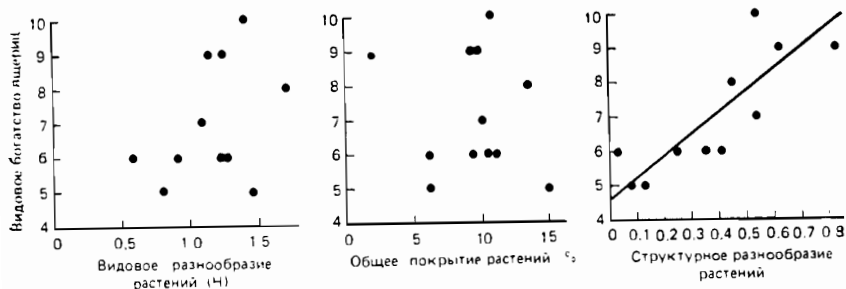


Рис. 22.10. Зависимость между видовым богатством ящериц и тремя характеристиками растительности в пустыне юго-запада США (по Pianka, 1967)

Влияние климатических колебаний на видовое разнообразие зависит от того, являются они предсказуемыми или непредсказуемыми (во временных масштабах, существенных для конкретных организмов). В предсказуемой среде с регулярной сменой сезонов разные виды могут быть приспособлены к жизни в разное время года. Поэтому следует ожидать, что в сезонном климате может сосуществовать больше видов, чем в неизменных условиях среды. К примеру, разные однолетники в умеренных областях всходят, растут, цветут и дают семена в различные моменты сезонного цикла; здесь же в крупных озерах происходит сезонная сукцессия фито- и зоопланктона с поочередным доминированием то одних, то других видов — по мере того как меняющиеся условия и ресурсы становятся для них наиболее подходящими.

С другой стороны, в несезонных местообитаниях существуют возможности специализации, отсутствующие в среде с выраженной сезонностью. Например, долгоживущему облигатно плодоядному организму было бы трудно выжить в климате, где плоды доступны лишь в определенное, весьма непродолжительное время года. А вот в несезонной тропической среде, где постоянно присутствуют плоды то одного, то другого растения, подобная специализация весьма обычна.

Непредсказуемые климатические колебания могут оказать на видовое богатство различное влияние. С одной стороны, (1) в стабильных условиях возможно существование специализированных видов, которые скорее всего не выживут там, где условия или ресурсы подвержены внезапным колебаниям (рис. 22.1, Б); (2) в устойчивой среде более вероятно насыщение видами (рис. 22.1, Г) и (3) из теоретических соображений (с. 375) вытекает, что в более постоянных средах перекрывание ниш будет сильнее (рис. 22.1, В). Все это может увеличить видовое богатство. С другой стороны, именно в стабильной среде выше вероятность того, что популяции достигнут своих предельных

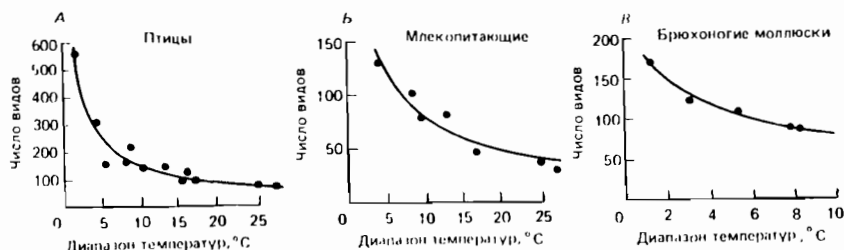


Рис. 22.11. Зависимость между видовым богатством и диапазоном перепадов температуры в различных точках западного побережья Северной Америки для (А) птиц, (Б) млекопитающих, (В) брюхоногих моллюсков (по MacArthur, 1975)

плотностей, в сообществах обострится конкуренция и, следовательно, произойдет конкурентное исключение ($\bar{b}$ меньше; см. рис. 22.1, В). Поэтому логично будет считать непредсказуемые климатические колебания одной из форм нарушения, а видовое богатство, по-видимому, будет максимально при ее «промежуточных» уровнях, т. е. оно может как возрастать, так и сокращаться при увеличении нестабильности климата.

Отдельные исследования, кажется, подтверждают мнение о росте числа видов при ослаблении климатических колебаний. Например, Мак-Артур (MacArthur, 1975), изучая птиц, млекопитающих и брюхоногих моллюсков западного побережья Северной Америки (от Панама до Аляски), обнаружил достоверную отрицательную корреляцию между видовым богатством и диапазоном среднемесячных температур (рис. 22.11). Однако на этом расстоянии меняется и множество других параметров, так что такая зависимость может быть лишь косвенной. Другие исследования климатических колебаний также не привели к однозначным выводам.

22.3.4. Суровость среды

Что значит «суровость»? — Видимо, в суровых условиях бедная биота, однако понятие «суровость» трудно определить, поэтому факты трудно истолковать.

Среду, в которой господствует какой-то экстремальный абиотический фактор (часто ее называют суровой), распознать не так просто, как кажется на первый взгляд. С чисто человеческой точки зрения «экстремальными» окажутся и очень холодные, и очень жаркие местообитания, и необычно соленые озера, и сильно загрязненные реки. Тем не менее возникли виды, обитающие в таких местообитаниях, и то, что нам пред-

ставляется страшно холодным и экстремальным, пингвину должно казаться подходящим и вполне обычным.

Более объективное определение можно дать, выделив для каждого фактора на непрерывной шкале его значений крайние — максимальное и минимальное. Однако будет ли относительная влажность, близкая к 100% (насыщенный водяным паром воздух), столь же «экстремальной», как нулевая? Можно ли назвать экстремальной минимальную концентрацию загрязнителя? Конечно же, нет.

Можно вовсе обойти проблему, предоставив организму «решать ее самому». Ту или иную среду мы назовем в этом случае «экстремальной», если организмы окажутся неспособными обитать в ней. Но коль скоро требуется доказать, что видовое богатство в экстремальных условиях низкое, такое определение приводит к тавтологии.

Может быть, наиболее разумное определение экстремальных условий подразумевает наличие у всякого организма, способного их переносить, специальных морфологических структур или биохимических механизмов, отсутствующих у ближайших видов и требующих определенных затрат — либо энергетических, либо в виде компенсаторных изменений биологии организма, потребовавшихся для приспособления к такой среде. Например, растения, живущие на очень кислых почвах, могут страдать либо непосредственно от воздействия ионов водорода, либо от обусловленного низким рН дефицита доступных биогенов, например фосфора, магния и кальция. Кроме того, растворимость алюминия, марганца и тяжелых металлов может при этом возрасти до токсичного уровня, нарушая активность микоризы и азотфиксацию. Растения способны переносить низкие значения рН, лишь располагая специальными структурами или механизмами, позволяющими им избежать указанных эффектов или противостоять им.

На необрабатываемых лугах северной Англии среднее число видов растений на площадке 1 м² наименьшее при низком рН почвы (рис. 22.12, А). Аналогичным образом разнообразие бентосных беспозвоночных в ручьях леса Ашдаун (южная Англия) в более кислых водах заметно снижалось (рис. 22.12, Б). К экстремальным местообитаниям с низким видовым разнообразием относятся горячие источники, пещеры и очень соленые водоемы (например, Мертвое море). Однако трудность состоит в том, что они имеют и другие особенности, сопутствующие низкому богатству видов. Многие такие системы малопродуктивны и (вероятно, как следствие) пространственно относительно однородны. Часто они малопротяженны (пещеры, горячие источники) или по крайней мере редки по сравнению с другими типами сред (лишь малая доля проточных водоемов в южной Англии — кислые). Таким образом, часто «экстремальные» местообитания

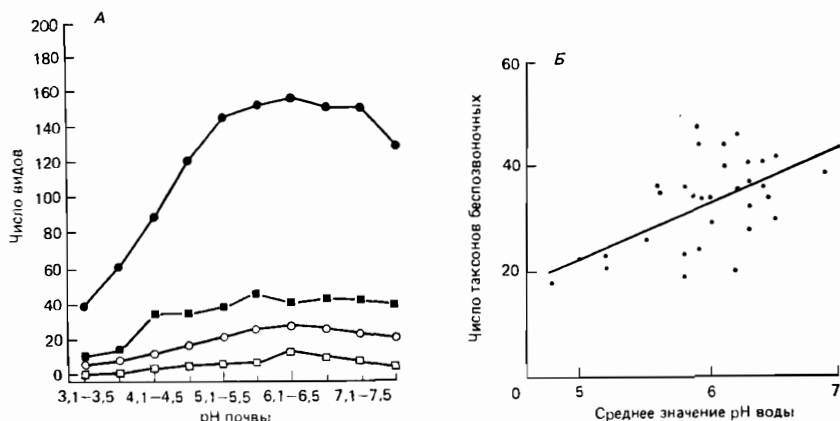


Рис. 22.12. А. Среднее (белые кружки), максимальное (темные квадраты) и минимальное (белые квадраты) видовое богатство растений на 1 м², а также общее число видов (темные кружки) для различных категорий рН поверхности почвы необрабатываемых лугов северной Англии (Grime, 1973). Б. Связь числа таксонов беспозвоночных в проточных водоемах леса Ашдаун на юге Англии с рН воды (Townsend et al., 1983)

можно рассматривать как мелкие и изолированные островки. Хотя логично предполагать, что в среде с экстремальными свойствами выдержат лишь немногие виды, подтвердить это в высшей степени трудно.

22.3.5. Возраст сообщества: эволюционное время

Различные пути восстановления сообществ после оледенений. — Стабильные тропики и восстанавливающиеся умеренные зоны?

Мысль о том, что относительно небольшое видовое богатство сообщества может быть обусловлено недостатком времени для заселения территории или эволюции на ней, мы уже обсуждали в связи с проблемой островных систем (гл. 20). Кроме того, говорилось, что несбалансированная структура многих сообществ в нарушенных местообитаниях представляет собой результат их незавершенной реколонизации (гл. 19). Однако часто высказывалось предположение, что отдельные виды могут отсутствовать и в занимающих обширные территории и «нарушаемых» достаточно редко сообществах именно вследствие того, что они еще не достигли экологического или эволюционного равновесия (ср., например, Stanley, 1979). Отсюда вытекает, что сообщества могут различаться по видовому богатству из-за того, что одни ближе к состоянию равновесия, чем другие, и, следовательно, полнее насыщены видами (рис. 22.1, Г).

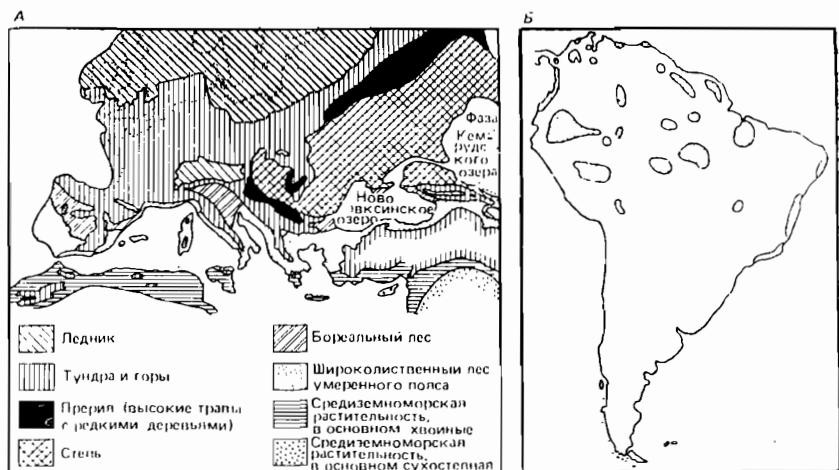


Рис. 22.13. А. Реконструкция зон растительности Европы во время максимального оледенения (18 000 лет назад). Основные типы растительности были сдвинуты к югу от их нынешнего положения на 10—20°, а предшественники Черного и Каспийского морей соединялись между собой (по Flint, 1971). Б. Плейстоценовые лесные рефуги Амазонии. В ледниковые эпохи большая часть бассейна Амазонки была занята саваннами или степями, а дождевые тропические леса встречались изолированными пятнами, как показано на карте (по Prance, 1981)

Идея эта чаще всего выдвигалась в связи с восстановлением экосистем после плейстоценовых оледенений. Например, низкое разнообразие лесных пород в Европе по сравнению с Северной Америкой объясняли тем обстоятельством, что важнейшие горные хребты в первом случае простираются в широтном направлении (Альпы и Пиренеи), а во втором — в долготном (Аппалачи, Скалистые горы, Сьерра-Невада). Поэтому в Европе деревья оказались зажаты между ледниками и горами и, попав в своего рода западню, вымерли; а в Америке попросту отступили к югу. Прошедшего с тех пор времени в эволюционном отношении недостаточно для достижения европейскими деревьями равновесного разнообразия. По-видимому, даже в Северной Америке в межледниковые эпохи равновесие не успевало восстанавливаться; послеледниковое расселение вытесненных ледником пород идет слишком медленно (разд. 1.2.2).

В более широком смысле часто предполагалось, что тропики богаче, чем умеренные области (см. ниже), по крайней мере отчасти из-за того, что долго непрерывно эволюционируют, тогда как области ближе к полюсам до сих пор не восстановились после плейстоценовых (или даже более древних) оледенений. Однако не исключено, что экологи в прошлом сильно преувеличивали долгосрочную стабильность тропиков. Когда клима-

тические и природные зоны умеренных областей сдвигались во время оледенений к экватору (рис. 22.13), тропический лес, по всей видимости, сокращался до нескольких небольших рефугий, окруженных травяными формациями (рис. 22.13, Б; более подробно все это обсуждается в разд. 1.2.2). Поэтому упрощенно противопоставлять неизменные тропики нарушаемым и восстанавливающимся умеренным поясам нельзя. Если мы хотим хотя бы частично приписать бедность приполярной биоты состоянию, далекому от эволюционного равновесия, придется прибегнуть к сложной (и недоказанной) аргументации. (Возможно, смещение умеренных зон на совершенно иные широты приводило к вымиранию гораздо большего числа форм, нежели сокращение площади тропических систем без изменения их широтного распространения.) Проблему помогла бы решить подробная геологическая летопись, показывающая, что тропики всегда характеризовались примерно таким же видовым богатством, а в умеренных областях либо было гораздо больше видов в прошлом, либо сейчас их число здесь заметно растет. К несчастью, таких доказательств у нас нет. Итак, по всей вероятности, одни сообщества, действительно дальше от равновесия, чем другие, но точно или хотя бы с уверенностью говорить об относительной близости к нему при современных знаниях не представляется возможным.

22.4. Градиенты видового богатства

Как видно из разд. 22.3, *объяснения* различий в видовом богатстве трудно формулировать и проверять. Зато *закономерности* его распределения легко проследить. Этим мы и займемся в данном разделе.

22.4.1. Широта

Видовое богатство падает с увеличением широты. — Выведание как «вторичное» объяснение. — Продуктивность как комплексное объяснение. — Климатические изменения как комплексное объяснение. — Полное объяснение должно быть комплексным, ...а может быть, простым?

Пожалуй, самая известная закономерность видового разнообразия — его увеличение от полюсов к тропикам. Это можно видеть на самых разных группах организмов — деревьях, морских двустворчатых моллюсках, муравьях, ящерицах и птицах (рис. 22.14). Кроме того, такая закономерность наблюдается и в наземных, и в морских, и в пресноводных местообитаниях. Обнаружено, например (Stout, Vandermeer, 1975), что в небольших реках тропической Америки обитает обычно 30—60

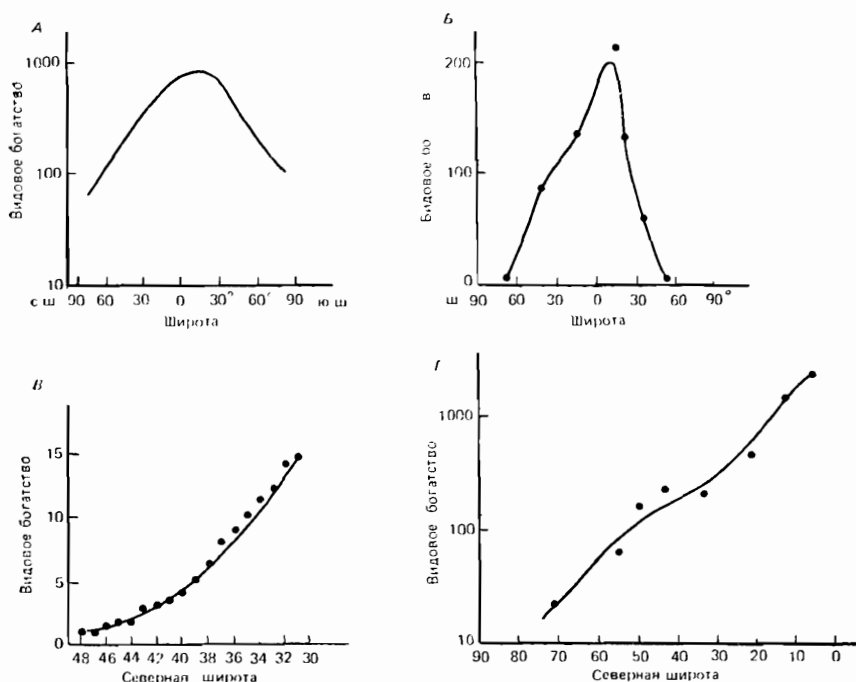


Рис. 22.14. Широтное распределение видового богатства: (А) морских двустворчатых моллюсков (по Stehli et al., 1967); (Б) муравьев (по Kuznezov, 1957); (В) ящериц в США (по Pianka, 1983); (Г) гнездящихся птиц Северной и Центральной Америки (по Dobzhansky, 1950)

видов насекомых, а в умеренной зоне США в аналогичных водоемах — 10—30 видов. Подобный рост разнообразия заметен при сравнении не только обширных географических регионов, но и небольших территорий. Так, на одном гектаре дождевого тропического леса может произрастать 40—100 различных древесных пород, в листопадных лесах востока Северной Америки — обычно 10—30, а в тайге на севере Канады всего 1—5 (Brown, Gibson, 1983). Конечно, есть и исключения. Отдельные группы, например пингвины или тюлени, наиболее разнообразны как раз в приполярных областях, а хвойные деревья и наездники-ихневмониды — в умеренных широтах. Однако на каждую такую группу приходится множество других, обитающих только в тропиках, например плодядные рукокрылые Нового Света и гигантские двустворчатые моллюски Индийского и Тихого океанов.

Предлагался целый ряд объяснений этой общей закономерности, но ни одно из них нельзя принять без оговорок. Прежде всего, богатство тропических сообществ приписывали интен-

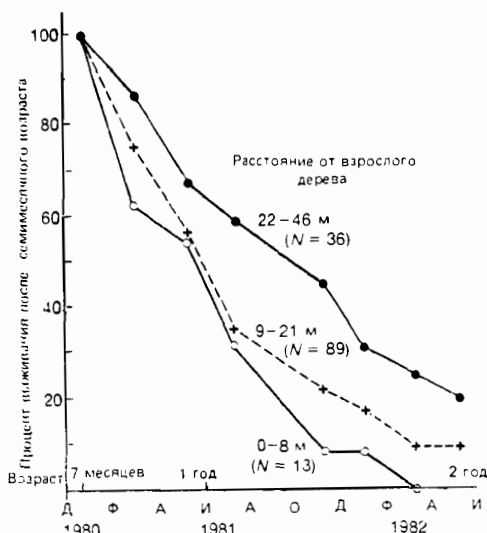


Рис. 22.15. Приживаемость всходов дерева *Dipterocarpus papuensis* возрастом от 7 месяцев до 2 лет в зависимости от расстояния до ближайшей взрослой особи (Clark D. A., Clark D. B., 1984)

сивному выеданию. Высказывалось предположение (Zanzen, 1970; Connell, 1971), что естественные враги могут быть основным фактором поддержания высокого разнообразия древесных пород в тропических лесах: вблизи взрослых деревьев должна наблюдаться непропорционально высокая гибель подроста того же вида, поскольку родительское дерево — богатый источник видоспецифичных фитофагов. Это утверждение было подкреплено целым рядом работ (Clark D. A., Clark D. B., 1984; ср., например, рис. 22.15). Если рядом со взрослым деревом вероятность возобновления этой же породы низка, возрастают шансы поселения здесь других видов, а следовательно, и повышения разнообразия сообщества. Отметим, однако, что, если специализированное на определенном типе пищи выедание и благоприятствует разнообразию тропических экосистем, оно все же не будет основной его причиной, ибо само является их свойством.

Кроме того — и это звучит более убедительно, — разнообразие связывали с возрастанием продуктивности от полюсов к тропикам. В случае гетеротрофных компонентов сообщества это, по-видимому, верно: понижение широты означает более широкий ассортимент ресурсов, т. е. больший выбор их типов, представленных в достаточном для эксплуатации количестве. Но справедливо ли такое объяснение для растений?

Если повышенная продуктивность тропических областей означает «то же самое в большем количестве» (например, свет), то здесь следовало бы ожидать сокращения, а не повышения видového богатства (см. разд. 22.3.1). В то же время большее количество света может означать и расширение диапазона световых режимов, а за счет этого возрастание разнообразия, но это всего лишь предположение (с. 364). С другой стороны, продукция растений определяется не только одним светом. В тропиках почвы, как правило, беднее биогенными элементами, чем в умеренном поясе, поэтому можно было бы считать тропическое богатство видов результатом *низкой* продуктивности среды. Тропическая почва обеднена питательными веществами, так как основная их часть заключена в огромной биомассе, а разложение и высвобождение биогенных элементов протекает здесь относительно быстро (гл. 17). Так что довод, связанный с «продуктивностью», следовало бы формулировать следующим образом. Освещенность, температура и водный режим тропиков обуславливают наличие большой (но не обязательно разнообразной) биомассы растений. Это приводит к формированию бедных почв и, возможно, к широкому ассортименту световых режимов, что в свою очередь — к большому разнообразию флоры. Разумеется, это уже не просто объяснение широтных тенденций разнообразия «продуктивностью».

Некоторые экологи причиной высокого видového разнообразия в тропиках считали климат. Конечно, в экваториальных областях нет столь выраженной сезонности, как в умеренном поясе (хотя в тропиках, вообще говоря, выпадение дождей может подчиняться строгому сезонному циклу), и для многих организмов здешние условия, вероятно, более предсказуемы (хотя это допущение чрезвычайно трудно проверить, поскольку от размеров тела и времени генерации каждого вида в значительной степени зависит «предсказуемость» для него среды). Утверждение, что климат с меньшими сезонными колебаниями способствует более узкой специализации организмов (т. е. формированию более узких ниш, рис. 22.1, Б), за последнее время неоднократно проверялось. Карр (Carrr, 1971), к примеру, сравнил сообщества птиц шт. Иллинойс (умеренный климат) и тропической Панамы. Как в кустарниковых формациях, так и в лесах тропиков обитает намного больше размножающихся видов, чем в сравнимых экосистемах умеренного пояса, причем от 25 до 50% прироста видového богатства приходится на долю специализированных плодоядных форм, а другая его часть — на птиц, питающихся крупными насекомыми, которые только в тропиках доступны в течение всего года. Таким образом, наличие некоторых источников пищи создает дополнительные возможности для специализации тропической орнитофауны. В противоположность птицам две группы жуков, а именно короеды

Ч. 4. Сообщества

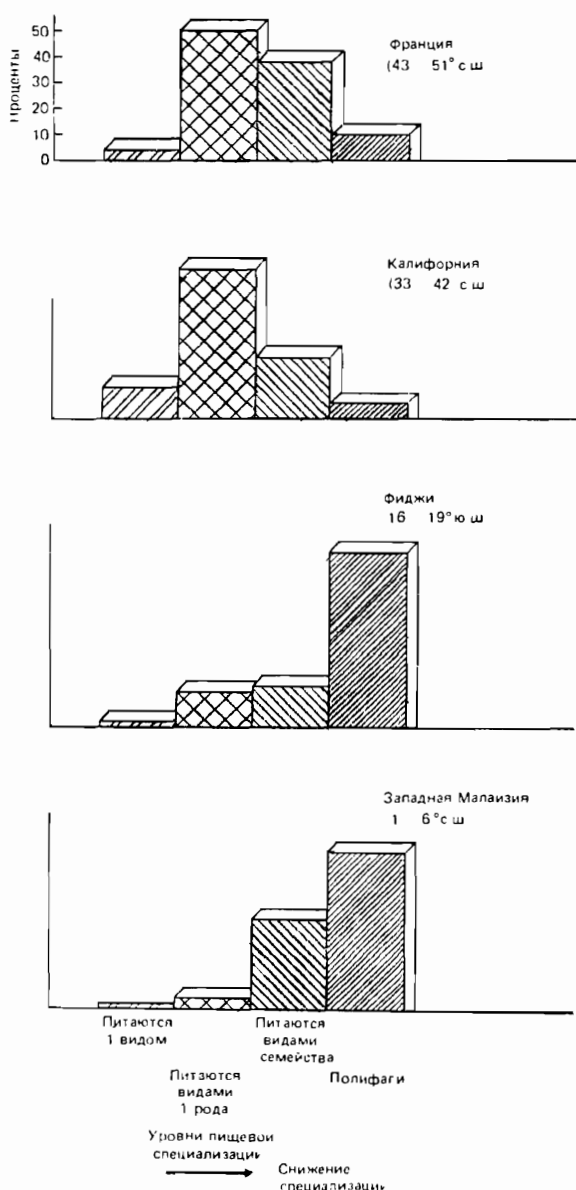


Рис. 22.16. Суммарное число видов жуков семейств Scolytidae и Platypodidae по категориям пищевой специализации. В высоких широтах специализация этих насекомых, как правило, уже (данные из Beaver, 1979)

и древесинники (семейства Scolytidae и Platypodidae) в тропиках не столь узко специализированы по кормовым растениям, как в умеренных областях, несмотря на то что число их видов в тропиках гораздо больше (рис. 22.16). Наконец, резко различные закономерности наблюдаются среди паразитов морских рыб. У дигенетических сосальщиков специализация, если судить по проценту видов, развивающихся только на одном виде хозяина, выше поблизости от экватора (рис. 22.17).

Зато уровень специализации моногенетических сосальщиков одинаков на всех широтах, несмотря на большее видовое разнообразие в экваториальном поясе. Итак, при любом объяснении широтного распределения разнообразия климатические различия следует анализировать, но истинная их роль остается при этом неясной.

Наконец, в качестве причины высокого видового богатства тропических сообществ выдвигали их больший эволюционный возраст. Как уже говорилось выше, эта теория достаточно правдоподобна, но ее справедливость еще требует доказательств.

В общем и целом четко и однозначно объяснить наличие широтного градиента видового богатства пока не удастся. Вряд ли стоит этому удивляться. Элементы возможного объяснения — тенденции, связанные с продуктивностью, стабильностью климата и т. п., — сами по себе до сих пор далеко не полностью понятны нам, а ведь на разных широтах они различным образом взаимодействуют друг с другом и с другими, подчас противоположно направленными силами. Тем не менее объяснение может оказаться очень простым — и вот почему. Представим, что существует некий внешний фактор, способствующий установлению широтного градиента видового богатства — скажем, среди растений. Тогда увеличение объема, разнообразия и неоднородности распределения ресурсов будет стимулировать рост видового богатства фитофагов. Следовательно, усилятся их влияние на растения (вызывающее дальнейшее повышение разнообразия последних) и увеличится разнообразие ресурсов для плотоядных форм, что в свою очередь усилит давление хищничества на фитофагов и т. д. Короче, небольшая внешняя сила может породить каскадный эффект, приводящий в конечном итоге к хорошо выраженному градиенту разнообразия. Однако

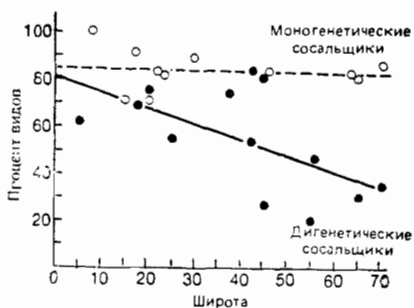


Рис. 22.17. Процент видов моногенетических и дигенетических сосальщиков, паразитирующих лишь на одном виде рыб-хозяев, для различных широт (данные из Rohde, 1978)

пока у нас нет убедительных данных о том, что бы могло запустить подобную реакцию.

Часть проблемы заключается в многочисленных исключениях из общей закономерности. Понятно, что объяснить их наличие так же важно, как и общую тенденцию. Одна из крупных категорий таких уклоняющихся сообществ, — острова. Кроме того, пустыни очень бедны видами даже вблизи тропиков, возможно, из-за их крайне низкой продуктивности (связанной с недостатком влаги) и экстремальных климатических условий. Относительно бедны видами соленые марши и горячие источники, хотя продукция этих сообществ высока; судя по всему, дело здесь в суровости абиотической среды (а в случае источников также в «островном» характере этих мелких местообитаний). Как было показано еще в гл. 19, видовое богатство соседних сообществ может различаться просто потому, что они с разной интенсивностью подвергаются физическим нарушениям.

22.4.2. Высота

В наземных местообитаниях сокращение видового богатства с высотой представляет собой столь же распространенный феномен, как и снижение его по мере удаления от экватора. Человек, поднимающийся в гору вблизи экватора, сначала минует тропические местообитания у подножья, затем поочередно пройдет через климатические и биотические пояса, сильно напоминающие природу Средиземноморья, умеренных и арктических областей. Если альпинист окажется к тому же экологом, он скорее всего заметит, как по мере подъема сокращается количество видов. На рис. 22.18 это проиллюстрировано на примере птиц Новой Гвинеи и сосудистых растений непальских Гималаев.

Следовательно, по крайней мере часть факторов, обуславливающих широтный градиент разнообразия, должна играть определенную роль и в формировании зависимости разнообразия от высоты (это, видимо, не относится к эволюционному возрасту и менее вероятно для стабильности климата). Разумеется, проблемы, возникающие при объяснении широтной тенденции, остаются и здесь, причем к ним прибавляется еще одно обстоятельство. Дело в том, что высокогорные сообщества практически всегда занимают меньшую площадь, чем соответствующие равнинные биомы, и, как правило, сильнее изолированы от сходных экосистем, не образуя протяженных непрерывных зон. Естественно, ограниченная поверхность и изоляция не могут не способствовать сокращению видового богатства с высотой.

На примере ландшафта с незначительным перепадом высот рис. 22.19 показывает, сколь резко может различаться число видов в понижениях и на буграх сильно пересеченного луга в

Англии. Стоит обратить внимание на то, какие серьезные колебания в составе и разнообразии биоты могут отмечаться на очень небольшом участке, т.е., по-видимому, внутри одного сообщества.

22.4.3. Глубина

В водной среде изменения в разнообразии видов с глубиной происходят практически так же, как на суше с высотой. Естественно, в холодных, темных и бедных кислородом глубинах крупных озер меньше видов, чем в тонком приповерхностном слое воды. Точно так же в морях растения встречаются только в эвфотической зоне (где возможен фотосинтез), редко заходящей глубже 30 м. Поэтому в открытом океане происходит быстрый спад разнообразия с глубиной, нарушаемый только некоторыми, часто причудливой формы животными, обитающими на дне. Интересно, однако, что изменение с глубиной видового богатства бентосных беспозвоночных не следует гладкому градиенту: на глубине около 2000 м наблюдается пик разнообразия, примерно соответствующий границе континентального склона (рис. 22.20). Считается, что он отражает рост предсказуемости среды от 0 до 2000 м глубины (Sanders, 1968). Глубже, за пределами континентального склона, видовое богатство вновь снижается, вероятно, из-за крайне скудных кормовых ресурсов абиссальной зоны.

22.4.4. Сукцессия

Каскадный эффект.

В ряде геоботанических работ указывается на постепенное возрастание видового богатства в ходе сукцессии вплоть до климакса или до определенной стадии, после которой следует

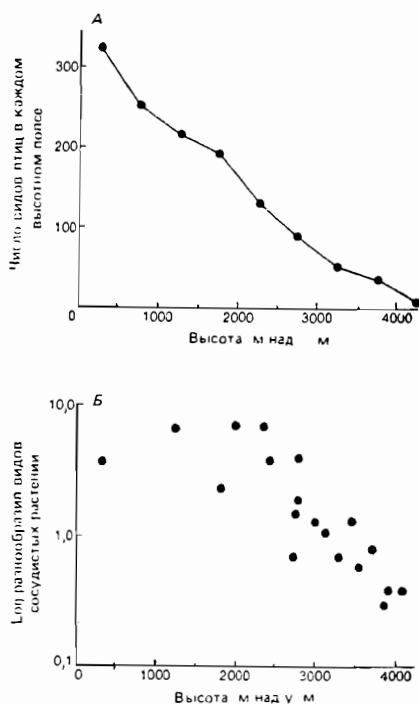


Рис. 22.18. Зависимость между видовым богатством и высотой над уровнем моря для (А) птиц Новой Гвинеи (по Kikkawa, Williams, 1971) и (Б) сосудистых растений непальских Гималаев (по Whittaker, 1977, данные К. Yoda)

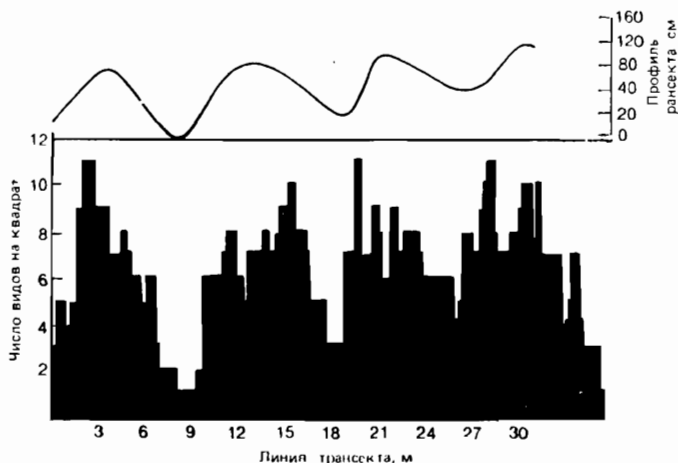


Рис. 22.19. Гистограмма зависимости между числом видов и рельефом сильно пересеченного луга в Марстоне (Англия)

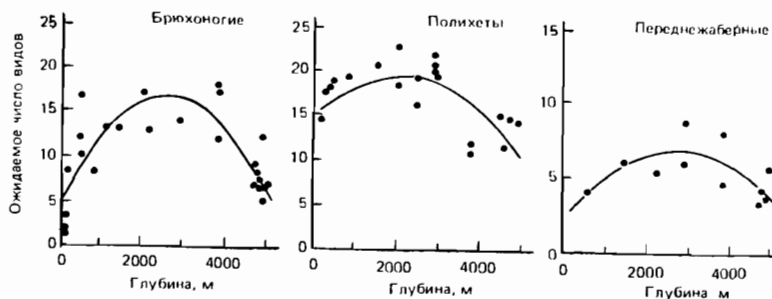


Рис. 22.20. Изменения видового богатства (в выборках из 50 особей) донных животных с увеличением глубины океана (по Rex, 1981)

обеднение флоры по мере исчезновения некоторых позднесукцессионных видов. На рис. 22.21 показано, как изменяется число видов в ходе залежной сукцессии с момента забрасывания поля. По мере возрастания видового богатства кривая рангового распределения численности все больше отклоняется от геометрического типа, отражающего четкое доминирование нескольких таксонов. Распределение площади покрытия видов становится более равномерным, и доминанты уже не так выделяются. Немногочисленные работы, посвященные изменению фауны в процессе сукцессии, свидетельствуют о параллельном увеличении разнообразия животных. Рис. 22.22 иллюстрирует это на примере птиц и насекомых, связанных с различными залежными сукцессиями.

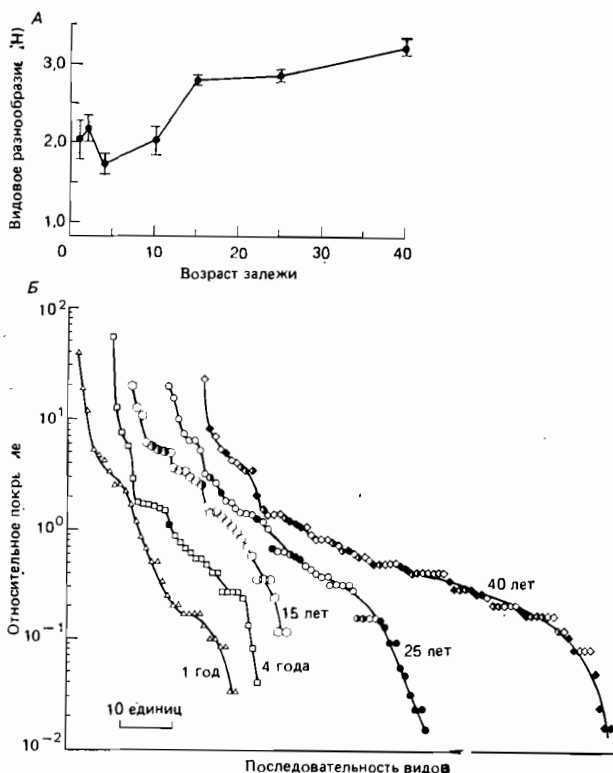


Рис. 22.21. А. Изменения видового разнообразия растений (H) по ходу залежной сукцессии на юге шт. Иллинойс, США. Б. Кривые рангового распределения растений для пяти залежей разного возраста. Белые значки — травы, наполовину темные — кустарники, темные — деревья (Bazzaz, 1975)

Сукцессионный градиент видового богатства до определенной степени представляет собой закономерное следствие постепенного заселения участка видами из окружающих сообществ, находящихся на более поздних стадиях сукцессии, т. е. увеличение насыщенности видами (рис. 22.1, Г). Однако это далеко не полное объяснение, поскольку суть сукцессии не в простом добавлении видов, а в их смене.

Как и в случае других градиентов, при сукцессии неизбежен каскадный эффект. Фактически можно представить, что она и есть этот каскадный эффект в действии. Первыми видами будут те, которые лучше других способны заселять свободные пространства и конкурировать за них. Они сразу являют собой ранее отсутствовавшие ресурсы и обеспечивают неоднород-

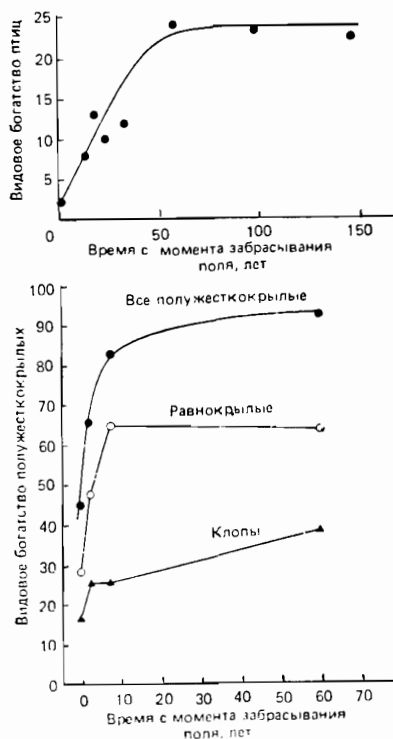


Рис. 22.22. Возрастание видового богатства в ходе залежной сукцессии для (А) птиц (по Johnstons, Odum, 1956) и (Б) полужесткокрылых (данные Brown, Southwood, 1983)

ность среды. Так, пионерные растения создают обедненные биогенными элементами участки почвы, повышая пространственную неоднородность концентрации питательных для растений веществ. Сами растения расширяют набор микроместообитаний и кормовой спектр для животных-фитофагов. Усиление выедания, а затем и хищничества путем обратной связи может способствовать дальнейшему росту видового богатства, обеспечивающего все больший выбор пищевых ресурсов, усиление неоднородности среды и т. д. Вдобавок температура, влажность и скорость ветра в лесу значительно менее изменчивы, чем в раннесукцессионных сообществах, а увеличение постоянства среды может обеспечивать стабильность условий и ресурсов, что позволяет поселиться и закрепиться специализированным видам. Действительно, ряд данных подтверждает эту концепцию (см., например, Parrish, Bazzaz, 1979, 1982; Brown, Southwood, 1983).

Как и в случае других градиентов, взаимодействие множества факторов часто не позволяет

отделить причину от следствия. И все же при формировании сукцессионного градиента разнообразия тесное переплетение причин и следствий, по всей видимости, составляет самое существо проблемы.

22.4.5. Богатство фауны и флоры по данным палеонтологической летописи

Кембрийский взрыв разнообразия — сосуществование, опосредованное эксплуатацией? — Пермский спад разнообразия и отношение число видов — площадь. — Конкурендное замещение среди основных групп растений. — Постепенное обогащение биоты в ходе эволюции или ее стабильное разнообразие?

Неполнота палеонтологической летописи всегда была основным препятствием для изучения эволюции по ископаемым ос-

таткам. Плохая сохранность, непропорциональное распределение находок по разным группам организмов, таксономические трудности — все это превращает раскрытие эволюционных закономерностей изменения видового разнообразия в сложнейшую задачу. И все-таки некоторые общие тенденции уже проступают; на рис. 22.23 сведены соответствующие данные по трем крупным группам организмов.

Примерно 600 млн. лет назад всего за несколько миллионов лет в палеонтологическую летопись попали почти все типы морских беспозвоночных (рис. 22.23, А). В течение предшествующих 2500 млн. лет мир был, судя по всему, заселен только бактериями и водорослями. Конечно, мы никогда не сможем точно сказать, отчего произошел этот кембрийский «взрыв» разнообразия. Станли (Stanley, 1976), полагающий, что появление более высокого трофического уровня способно повысить разнообразие на предыдущем уровне, видит причину этого события в первых растительноядных простейших. Появление свободного пищевого пространства за счет выедания «монокультуры» водорослей в сочетании с доступностью только что возникших эукариотических клеток, должно быть, вызвало мощнейшую за всю историю Земли вспышку эволюционной активности (Gould, 1981). Размышляя о причинах столь же резкого сокращения числа семейств мелководных беспозвоночных в пермское время (рис. 22.23, А), Шопф (Schopf, 1974) отмечал, что в конце этого периода произошло слияние материков с образованием единственного суперконтинента — Пангеи. Это заметно сократило площадь мелководных морей по окраинам материков и тем самым пространство, пригодное для беспозвоночных мелководья. Таким образом, объяснить снижение разнообразия этой фауны можно с помощью хорошо знакомого соотношения между числом видов и площадью. Аналогичным образом возрастание фаунистического богатства в послепермское время может отражать увеличение площади мелководных морей по мере нового расхождения материков.

Анализ ископаемых остатков наземных сосудистых растений (рис. 22.23, Б) показывает четыре обособленные фазы эволюции: (1) рост разнообразия древнейших сосудистых растений в силуре — среднем девоне; (2) последующее расхождение в позднем девоне и карбоне нескольких ветвей папоротниковидных; (3) появление семенных растений в позднем девоне и адаптивная радиация с формированием флоры голосеменных; (4) возникновение цветковых и завоевание ими господства в мелу и третичном периоде. По-видимому, после выхода на сушу рост разнообразия каждой группы совпадал с его сокращением у группы, доминировавшей перед этим. Никлас и его соавторы (Niklas et al., 1983) полагают, что два подобных перехода (от древнейших форм к голосеменным и от голосемен-

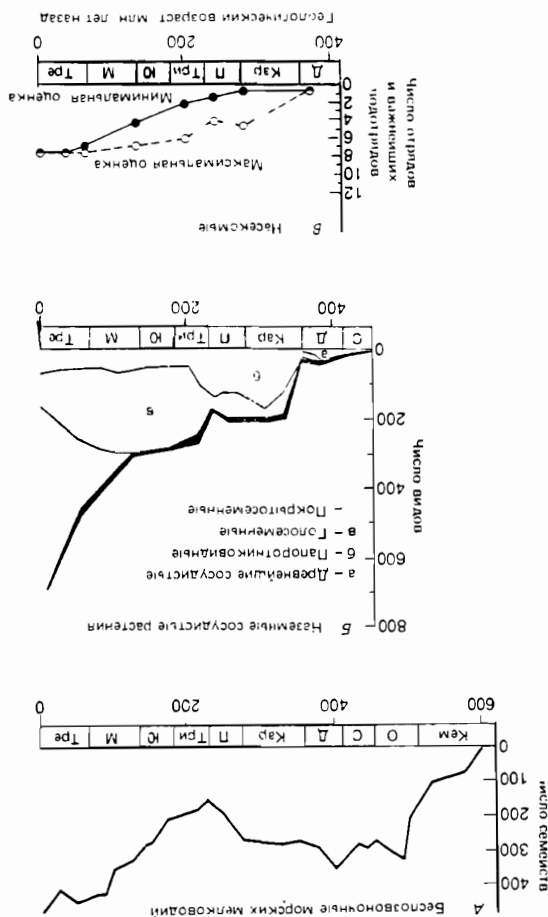


Рис. 22.23. Кривые, отражающие изменение разнообразия палеонтологических остатков для различных групп: (А) семейства мелководных морских беспозвоночных (Valentine, 1970); (Б) виды наземных растений четырех групп: древнейшие сосудистые, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные (Niklas et al., 1983); (В) важнейшие отряды и подотряды насекомых. Минимальные значения соответствуют имеющимся ископаемым находкам, максимальные взяты с учетом «возможных» находок (Strong et al., 1984). Сокращения геологических периодов: Кем — кембрий, О — ордовик, С — силур, Д — девон, Кар — карбон, П — пермь, Три — триас, Ю — юра, М — мел, Тре — третичный период

ных к цветковым) отражают конкурентное вытеснение более древних, менее специализированных таксонов более новыми и предположительно более специализированными. С другой стороны, переход от папоротниковидных к голосеменным совпадал по времени с крупными изменениями среды обитания и мог

оказаться следствием частичного вымирания первых и адаптивной радиации вторых в освободившееся экологическое пространство.

Первые, несомненно растительноядные, насекомые известны из каменноугольного периода. После этого постепенно возникали современные отряды (рис. 22.23, В), из которых последними появились чешуекрылые, что совпало с расцветом покрытосеменных. По мнению Стронга с соавт. (Strong et al., 1984), это непрерывное возрастание количества отрядов при параллельном росте числа видов заставляет сомневаться в том, что разнообразие насекомых в настоящее время достигло плато, или равновесного состояния. Козволюция растений и растительноядных насекомых почти наверняка была и продолжает оставаться важнейшим механизмом, обеспечивающим рост видового богатства обеих этих групп на протяжении всей их эволюции.

Что говорят нам ископаемые находки о степени насыщения видами современных сообществ? Наблюдаемую в настоящее время картину можно сопоставить с двумя крайними возможностями. Во-первых, существует ли в эволюции тенденция постепенно обогащать сообщества все новыми и новыми видами (это отрицало бы какие-либо пределы видового разнообразия и важность межвидовых взаимодействий)? Или, напротив, число ниш остается все время приблизительно одним и тем же, а разные виды по очереди их занимают (что согласуется с гипотезой об экологических взаимодействиях, ограничивающих видовое богатство)? Вообще говоря, ответ отражает, по-видимому, компромисс между этими альтернативами. Эволюционные «прорывы» были скорее всего связаны с открытием новых важных измерений ниш, создававших условия для резких скачков видового разнообразия, за которыми следовали удивительно долгие периоды примерно постоянного видового разнообразия.

22.5. Относительное обилие мелких и крупных форм

Структура сообщества имеет еще один аспект, на который обычно не обращалось особого внимания: среди животных отмечена тенденция существования гораздо большего числа мел-

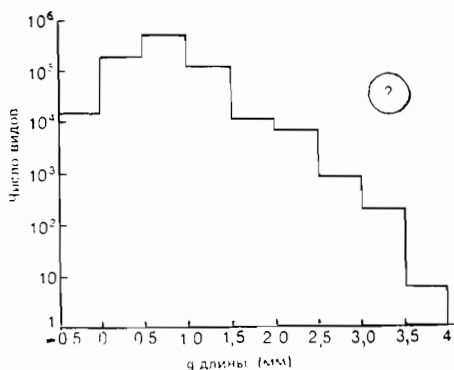


Рис. 22.24. Число видов наземных животных по классам размеров тела (длины). Знак вопроса означает, что это чисто прикладная гистограмма, основанная на самых грубых оценках (May, 1978)

ких видов, чем крупных (Stearns, 1977; May, 1978; Huston, 1979). Проводилась, например, приблизительная оценка общего числа видов наземной фауны по классам физических размеров, в частности — длины (May, 1978; рис. 22.24). Если учесть, что огромное число мелких членистоногих и других беспозвоночных до сих пор не открыто, складывается общее впечатление об удивительной редкости крупных видов животных.

В каком-то смысле это парадоксально. Согласно теории, касающейся эволюции особенностей жизненных циклов, на уровне особи естественный отбор должен способствовать возникновению крупных долгоживущих форм, и в рамках некоторых эволюционных ветвей действительно просматривается общая тенденция к увеличению размеров тела («правило Копа»). Однако этому, вероятно, противодействует обычно повышенная скорость вымирания более крупных видов с большим временем генерации. Фаулер и Мак-Маон (Fowler, MacMahon, 1982) считают, что эта скорость выше у видов с низкой эволюционной пластичностью, а она обратно пропорциональна времени генерации. Поскольку размеры тела положительно коррелируют с последним параметром, скорость вымирания крупных видов будет, как правило, более высокой, чем у мелких форм. Из этого вытекает следующее важное следствие: большая эволюционная пластичность присуща мелким видам с малым временем генерации. Можно ожидать, что у них не только ниже скорость вымирания, но и выше скорость видообразования. Фаулер и Мак-Маон приходят к заключению, что наблюдаемое распределение видового богатства животных по размерным классам может объясняться динамическим равновесием между процессами *эволюции и селективного вымирания*.

22.6. Общее заключение

Поиск закономерностей видового разнообразия и объяснений для них отчетливо продемонстрировал некоторые общие трудности, с которыми приходится сталкиваться при проверке экологических теорий. Чтобы разрешить эти проблемы, приходится прибегать к аргументам из области эволюции (например, гл. 1—3, 14) и привлекать данные по динамике популяций (гл. 4—7, 10, 15) и популяционным взаимодействиям (гл. 8, 9, 11—13, 16—21). Экология сообществ — один из самых трудных и малоизученных разделов современной экологии. Очевидно, что здесь зачастую крайне сложно предложить однозначный прогноз или тест для проверки гипотезы; все это потребует большой изобретательности от будущего поколения экологов.

Литература

Раздел(ы), в котором приводится ссылка, указан(ы) после нее.

- Abbott I.* (1978). Factors determining the number of land bird species on islands around south-western Australia, *Oecologia*, **33**, 221—223.
20.3.1
- Abrahamson W. G.* (1975). Reproductive strategies in dewberries, *Ecology*, **56**, 721—726.
8.2.3
- Abrams P.* (1976). Limiting similarity and the form of the competition coefficient, *Theoretical Population Biology*, **8**, 356—375.
7.5
- Abramsky Z., Rosenzweig M. L.* (1983). Tilman's predicted productivity-diversity relationship shown by desert rodents, *Nature (London)*, **309**, 150—151.
22.3.1
- Abramsky Z., Sellah C.* (1982). Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment, *Ecology*, **63**, 1242—1247.
7.10.1
- Abramsky Z., Tracy C. R.* (1979). Population biology of a «noncycling» population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles, *Ecology*, **60**, 349—361.
15.4.2
- Agricultural Research Council* (1965). The Nutritional Requirements of Farm Livestock, 2. Ruminants, Agricultural Research Council, London.
8.4
- Alatalo R. V.* (1982). Bird species distributions in the Galapagos and other archipelagoes: competition or chance? *Ecology*, **63**, 881—887.
18.4.3
- Albertson F. W.* (1937). Ecology of mixed prairie in west central Kansas, *Ecological Monographs*, **7**, 481—547.
3.3.2
- Alicata J. E., Jindrak K.* (1970). Angiostrongylosis in the Pacific and Southeast Asia, C. C. Thomas, Springfield, Illinois.
12.4
- Allee W. C.* (1931). Animal Aggregations. A Study in General Sociology, University of Chicago Press, Chicago.
10.5
- Allen K. R.* (1972). Further notes on the assessment of Antarctic fin whale stocks, Report of the International Whaling Commission, **22**, 43—53.
6.4
- Alphey T. W.* (1970). Studies on the distribution and site location of *Nippostrongylus brasiliensis* within the small intestine of laboratory rats, *Parasitology*, **61**, 449—460.
12.4

- Anderson J. M.* (1975). Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter, *Journal of Animal Ecology*, **44**, 475—495.
11.3.1
- Anderson J. M.* (1978). Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and diversity of soil and microhabitats, *Oecologia*, **32**, 341—348.
11.2.2
- Anderson R. M.* (1979). The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth. In: *Population Dynamics*, R. M. Anderson, B. D. Turner and L. R. Taylor eds, pp. 245—281, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.5.5, 12.6.5
- Anderson R. M.* (1981). Population ecology of infectious disease agents. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 318—355, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.6.5, 19.2.5
- Anderson R. M.* (1982). Epidemiology. In: *Modern Parasitology*, F. E. G. Cox ed., pp. 204—251, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.3.1, 12.3.2, 12.4, 12.6.1, 12.6.3
- Anderson R. M., May R. M.* (1978). Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes, *Journal of Animal Ecology*, **47**, 219—249.
12.6.1
- Anderson R. M., May R. M.* (1980). Infectious diseases and population cycles of forest insect, *Science*, N. Y., **210**, 658—661.
12.6.5
- Anderson R. M., Jackson H. C., May R. M., Smith A. M.* (1981). Population dynamics of fox rabies in Europe, *Nature* (London), **289**, 765—771.
12.6.5
- Andrewartha H. G., Birch L. C.* (1954). *The Distribution and Abundance of Animals*, University of Chicago Press, Chicago.
15.2.1
- Andrewartha H. G., Birch L. C.* (1960). Some recent contributions to the study of the distribution and abundance of insects, *Annual Review of Entomology*, **5**, 219—242.
15.2.1
- Andrews R. V., Ryan K., Strohben R., Ryan-Klein M.* (1975). Physiological and demographic profiles of brown lemmings during their cycle of abundance, *Physiological Zoology*, **48**, 64—83.
15.4.2
- Antonovics J., Bradshaw A. D.* (1970). Evolution in closely adjacent plant populations. VIII. Clinal patterns at a mine boundary, *Heredity*, **25**, 349—362.
1.5.1
- Arnold G. W.* (1964). Factors within plant associations affecting the behaviour and performance of grazing animals. In: *Grazing in Terrestrial and Marine Environments*, D. J. Crisp ed., pp. 133—154, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.2.2
- Arthur W.* (1982). The evolutionary consequences of interspecific competition, *Advances in Ecological Research*, **12**, 127—187.
7.10.2
- Ashby W. R.* (1960). *Design for a Brain*, 2nd edn. Chapman and Hall, London.
19.4.1
- Askew R. R.* (1961). On the biology of the inhabitants of oak galls of the Cynipidae (Hymenoptera) in Britain, *Transactions of the British Society for Entomology*, **14**, 237—268.
12.4, 12.5.4

- Askew R. R. (1971). Parasitic Insects, American Elsevier, New York.
12.5.4
- Ashmole N. P. (1971). Sea bird ecology and the marine environment. In: Avian Biology, Volume 1, D. S. Farner and J. R. King eds., Academic Press. New York.
14.14
- Atkinson W. D., Shorrocks B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model, Journal of Animal Ecology, 50, 461—471.
7.6.5, 11.4, 18.2.2, 22.3.2
- Ausmus B. S., Edwards N. T., Witkamp M. (1976). Microbial immobilisation of carbon, nitrogen, phosphorus and potassium: implications for forest ecosystem processes. In: The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes, J. M. Anderson and A. MacFadyen eds., pp. 397—416, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.2.3
- Bailey J. A., Mansfield J. W. (1982). Phytoalexins, Blackie, Glasgow.
12.5.3
- Bailey W. S. (1972). *Spirocerca lupi*: a continuing enquiry, Journal of Parasitology, 58, 3—22.
12.4
- Baker H. G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California, Ecology, 53, 997—1010.
14.7.4
- Baker R. R. (1978). The Evolutionary Ecology of Animal Migration, Hodder and Stoughton, London.
5.4.1
- Baker R. R. (1982). Migration: Paths Through Time and Space, Hodder and Stoughton, London.
5.3.3, 5.4.1
- Bakker K. (1961). An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*, Archives neerlandaises de Zoologie, 14, 200—281.
6.6
- Baltensweiler W., Benz G., Bovey P., Delucchi V. (1977). Dynamics of larch budmoth populations, Annual Review of Ecology and Systematics, 22, 79—100.
8.2.3
- Barkalow F. S., Hamilton R. B., Soots R. F. (1970). The vital statistics of an unexploited gray squirrel population, Journal of Wildlife Management, 34, 489—500.
14.3
- Bärlocher F., Kendrick B. (1975). Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda) feeding on fungal mycelium or autumn-shed leaves, Oikos, 26, 55—59.
11.3.1
- Barnard C., Thompson D. B. A. (1985). Gulls and Plovers: The Ecology and Behaviour of Mixed Species Feeding Groups, Croom Helm, London.
9.6
- Barnes H. (1957). The northern limits of *Balanus balanoides* (L.), Oikos, 8, 1—15.
2.4
- Barnes R. S. K., Hughes R. N. (1982). An Introduction to Marine Ecology, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
17.3.3
- Baross J. A., Dahm C. N., Ward A. K., Lilley M. D., Sedell J. R. (1982). Initial microbial response in lakes to the Mt. St. Helens eruption, Nature (London), 296, 49—52.
19.1.2

- Bartholomew G. A. (1982). Body temperature and energy metabolism. In: Animal Physiology, M. S. Gordon ed., Macmillan, New York.
2.2.1, 2.2.2, 2.2.11
- Baskin J. M., Baskin C. C. (1979). Studies on the autecology and population biology of the monocarpic perennial *Grindelia lanceolata*, American Midland Naturalist, **41**, 290—299.
4.8
- Bateson P. P. G. (1978). Sexual imprinting and optimal outbreeding, Nature (London), **273**, 659—660.
5.6
- Bateson P. P. G. (1980). Optimal outbreeding and the development of sexual preferences in the Japanese quail, Zeitschrift für Tierpsychologie, **53**, 231—244.
5.6
- Battarbee P. W. (1984). Diatom analysis and the acidification of lakes, Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, **305**, 451—477.
2.6
- Batzli G. O. (1983). Responses of arctic rodent populations to nutritional factors, Oikos, **40**, 396—406.
10.3, 15.4.2
- Batzli G. O., White R. G., MacLean S. F., Pitelka F. A., Collier B. D. (1980). The herbivore based trophic system. In: An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska, J. Brown, P. C. Miller, L. L. Tieszen and F. L. Bunnell eds., Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
15.4.2
- Batzli G. O., Jung H. G., Guntenspergen G. (1981). Nutritional ecology of microtine rodents: linear forage-rate curves for brown lemmings, Oikos, **37**, 112—116.
9.5.2
- Bazzaz F. A. (1975). Plant species diversity in oldfield successional ecosystem in southern Illinois, Ecology, **56**, 485—488.
22.4.4
- Bazzaz F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession, Annual Review of Ecology and Systematics, **10**, 351—371.
16.4.3, 16.4.4
- Beaver R. A. (1979). Host specificity of temperature and tropical animals, Nature (London), **281**, 139—141.
22.4.1
- Beddington J. R., Free C. A., Lawton J. H. (1978). Modelling biological control: on the characteristics of successful natural enemies, Nature (London), **273**, 513—519.
10.4.1
- Begon M. (1976). Temporal variations in the reproductive condition of *Drosophila obscura* Fallen and *D. subobscura* Collin, Oecologia, **23**, 31—47.
5.7.1
- Begon M. (1979). Investigating Animal Abundance: Capture-Recapture for Biologists, Edward Arnold, London.
4.3
- Begon M. (1985). A general of life-history variation. In: Behavioural Ecology, R. M. Sibly and R. H. Smith eds., pp. 91—97, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.6.2
- Begon M., Mortimer M. (1981). Population Ecology: A Unified Study of Animals and Plants, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2
- Begon M., Firbank L., Wall R. (1986). Is there a self-thinning rule for animal populations? Oikos, **46**, 122—124.
6.12.

- Bekoff M.** (1977). Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes, *American Naturalist*, **111**, 715—732.
5.5.4
- Bellows T. S. Jr.** (1981). The descriptive properties of some models for density dependence, *Journal of Animal Ecology*, **50**, 139—156.
6.3, 6.8.2, 6.8.4
- Benjamin R. K., Shorer L.** (1952). Sex of host specificity and position specificity of certain species of *Laboulbenia* on *Bembidion picipes*, *American Journal of Botany*, **39**, 125—131.
12.4
- Benson J. F.** (1973a). The biology of Lepidoptera infesting stored products, with special reference to population dynamics, *Biological Reviews*, **48**, 1—26.
6.6
- Benson J. F.** (1973b). Population dynamics of cabbage root fly in Canada and England, *Journal of Applied Ecology*, **10**, 437—446.
6.6
- Bentley B. L.** (1977). Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **8**, 407—427.
13.2.5
- Beringer J. E., Brewin N., Johnston A. W. B., Schulman H. M., Hopwood D. A.** (1979). The *Rhizobium*-legume symbiosis, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **204**, 219—233.
13.10.1
- Beven G.** (1976). Changes in breeding bird populations of an oak-wood on Bookham Common, Surrey, over twenty-seven years, *London Naturalist*, **55**, 23—42.
20.3.4
- Beverley S. M., Wilson A. C.** (1985). Ancient origin for Hawaiian *Drosophilinae* inferred from protein comparisons, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.*, **82**, 4753—4757.
1.2.3
- Beverton R. J. H., Holt S. J.** (1957). On the dynamics of exploited fish populations, *Fishery Investigations, London (Series II)*, **19**, 1—533.
10.8.6
- Bigger M.** (1976). Oscillations of tropical insect populations, *Nature (London)*, **259**, 207—209.
21.2.3
- Biggers J. D.** (1981). In vitro fertilization and embryo transfer in human beings, *New England Journal of Medicine*, **304**, 336—342.
4.5.1
- Black J. N.** (1963). The interrelationship of solar radiation and leaf area index in determining the rate of dry matter production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*), *Australian Journal of Agricultural Research*, **14**, 20—38.
3.2.3
- Black J. N.** (1964). An analysis of the potential production of swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) at Adelaide, South Australia, *Journal of Applied Ecology*, **1**, 3—18.
8.3
- Blueweiss L., Fox H., Kudzma V., Nakashima D., Peters R., Sams S.** (1978). Relationships between body size and some life history parameters, *Oecologia*, **37**, 257—272.
14.14.1
- Boray J. C.** (1969). Experimental fascioliasis in Australia, *Advances in Parasitology*, **7**, 85—210.
2.5.5
- Bormann F. H., Likens G. E., Melillo J. M.** (1977). Nitrogen budget for an

- aggrading northern hardwood forest ecosystem, Science, N. Y., 196, 981—983.
17.5
- Botkin D. B., Jordan P. A., Dominski A. S., Lowendorf H. S., Hutchinson G. E. (1973). Sodium dynamics in a northern ecosystem (moose, wolves, plants), Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A., 70, 2745—2748.
14.4.5
- Boucher D. H., James S., Kesler K. (1984). The ecology of mutualism, Annual Review of Ecology and Systematics, 13, 315—347.
13.1
- Bowers M. A., Brown J. H. (1982). Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? Ecology, 63, 391—400.
18.4.2
- Box E. O. (1981). Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modelling in Phytogeography, Junk, The Hague.
1.4.1
- Bradley D. J. (1977). Human pest disease problems: contrasts between developing and developed countries. In: Origins of Pest, Parasite, Disease and Weed Problems, J. M. Cherrett and G. R. Sagar eds., pp. 329—346, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.5.5
- Bradshaw A. D. (1959). Population differentiation in *Agrostis tenuis* Sibth. II. The incidence and significance of infection by *Epichloe typhina*, New Phytologist, 58, 310—315.
12.5.4
- Bradshaw A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants, Advances in Genetics, 13, 115—155.
1.6
- Bradshaw A. D. (1972). Some of the evolutionary consequences of being a plant, Evolutionary Biology, 5, 25—47.
1.5
- Bradshaw A. D., McNeilly T. (1981). Evolution and Pollution, Edward Arnold, London.
2.11
- Branch G. M. (1975). Intraspecific competition in *Patella cochlear* Born, Journal of Animal Ecology, 44, 263—281.
6.5, 6.6, 6.10
- Breznak J. A. (1975). Symbiotic relationships between termites and their intestinal biota. In: Symbiosis, D. H. Jennings and D. L. Lee eds., pp. 559—580, Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.5.2
- Briand F. (1983). Environmental control of food web structure, Ecology, 64, 253—263.
21.2.2, 21.2.3, 21.4, 21.4.4
- Brower L. P., Corvino J. M. (1967). Plant poisons in a terrestrial food chain, Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A., 57, 893—898.
3.4.3
- Brown J. H., Everett K. R., Webber P. J., MacLean S. E., Murray D. F. (1980). The coastal tundra at Barrow. In: An Arctic Ecosystem: The Coastal Tundra at Barrow, Alaska, J. Brown, P. C. Miller, L. L. Tieszen and F. L. Bunnell eds., Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania.
15.4.2
- Brown J. H., Davidson D. W. (1977). Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems, Science, N. Y., 196, 880—882.
7.10.2, 18.3.1, 22.3.1

- Brown J. H., Gibson A. C.* (1983). Biogeography, C. V. Mosby, St. Louis.
22.3.1, 22.4.1
- Brown J. H., Reichman O. J., Davidson D. W.* (1979). Granivory in desert ecosystems, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 201—227.
- Brown K. M.* (1982). Resource overlap and competition in pond snails: an experimental analysis, *Ecology*, **63**, 412—422.
7.6.4
- Brown V. K., Southwood T. R. E.* (1983). Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insects in a secondary succession, *Oecologia*, **56**, 220—225.
22.4.4
- Browne R. A.* (1981). Lakes as islands: biogeographic distribution, turnover rates, and species composition in the lakes of central, New York, *Journal of Biogeography*, **8**, 75—83.
19.1, 20.3.2
- Bryant J. P., Kuropat P. J.* (1980). Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 261—285.
8.2.3, 9.2.2
- Brylinski M., Mann K. H.* (1973). An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs, *Limnology and Oceanography*, **18**, 1—14.
17.2, 17.4, 17.4.1
- Buchanan G. A., Crowley R. H., Street J. E., McGuire J. A.* (1980). Competition of sicklepod (*Cassia obtusifolia*) and redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) with cotton (*Gossypium hirsutum*), *Weed Science*, **28**, 258—262.
7.9.2
- Bunnell F. L., Tait D. E. N., Flanagan P. W., Van Cleve K.* (1977). Microbial respiration and substrate weight loss. I. A general model of the influences of abiotic variables, *Soil Biology and Biochemistry*, **9**, 33—40.
17.5
- Burdon J. J.* (1980). Intraspecific diversity in a natural population of *Trifolium repens*, *Journal of Ecology*, **68**, 717—735.
1.5.2
- Burdon J. J., Chilvers G. A.* (1975). Epidemiology of damping off disease (*Pythium irregulare*) in relation to density of *Lepidium sativum* seedlings, *Annals of Applied Biology*, **81**, 135—143.
12.3.1
- Burdon J. J., Chilvers G. A.* (1977). The effect of barley mildew on barley and wheat competition in mixtures, *Australian Journal of Botany*, **25**, 59—65.
19.2.5
- Burnett T.* (1958). Dispersal of an insect parasite over a small plot, *Canadian Entomologist*, **90**, 279—283.
9.6
- Buss L. W.* (1979). Bryozoan overgrowth interactions—the interdependence of competition for food and space, *Nature (London)*, **281**, 475—477.
7.3
- Cain A. J., Sheppard P. M.* (1954). Natural selection in *Cepaea*, *Genetics*, **39**, 89—116.
1.5.2
- Callaghan T. V.* (1976). Strategies of growth and population dynamics of plants: 3. Growth and population dynamics of *Carex bigelowii* in an alpine environment, *Oikos*, **27**, 402—413.
4.6.4
- Calow P.* (1981). Resource utilization and reproduction. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*, C. R. Townsend and P. Calow eds., pp. 245—270, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.7.3
- Cantlon J. E.* (1969). The stability of natural populations and their sensitivity

- to technology. In: Diversity and Stability in Ecological Systems, G. M. Woodwell ed., Brookhaven Symposium in Biology, 22, 197—203.
19.2.5
- Carne P. B. (1969). On the population dynamics of the eucalypt-defoliating chrysomelid *Paropsis atomaria* Ol, Austral. Journ. of Zool., 14, 647—672.
8.3
- Carson H. L., Kaneshiro K. Y. (1976). *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics, Annual Review of Ecology and Systematics, 7, 311—345.
1.2.3
- Caswell H. (1978). Predator-mediated coexistence: a non-equilibrium model, American Naturalist, 112, 127—154.
19.4.1
- Caughley G., Lawton J. H. (1981). Plant-herbivore systems. In: Theoretical Ecology: Principles and Applications, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 132—166, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.3, 10.4.1, 15.6.5
- Charlesworth B. (1980). Evolution in Age-Structured Populations, Cambridge University Press, London.
14.3
- Charnov E. L. (1976a). Optimal foraging: attack strategy of a mantid, American Naturalist, 110, 141—151.
9.3.1
- Charnov E. L. (1976b). Optimal foraging: the marginal value theorem, Theoretical Population Biology, 9, 129—136.
9.11.1
- Charnov E. L., Finnerty J. (1980). Vole population cycles; a case for kin-selection? Oecologia, 45, 1—2.
5.5.4, 15.4.2
- Chater E. H. (1931). A contribution to the study of the natural control of gorse, Bulletin of Entomological Research, 22, 225—235.
8.2.2
- Chew R. M., Chew A. E. (1965). The primary productivity of a desert shrub (*Larrea tridentata*) community, Ecological Monographs, 35, 355—375.
4.6.4
- Chitty D. (1960). Population processes in the vole and their relevance to general theory, Canadian Journal of Zoology, 38, 99—113.
15.4.2
- Christensen B. M. (1978). *Dirofilaria immitis*: Effects on the longevity of *Aedes trivittatus*, Experimental Parasitology, 44, 116—123.
12.5.5
- Christian J. J. (1950). The adreno-pituitary system and population cycles in mammals, Journal of Mammalogy, 31, 247—259.
15.4.2
- Christian J. J. (1970). Social subordination, population density, and mammalian evolution, Science, N. Y., 168, 84—90.
5.5.4
- Clapham W. B. (1973). Natural Ecosystems, Collier-Macmillan, New York.
7.2.4
- Claridge M. F., Wilson M. R. (1976). Diversity and distribution patterns of some mesophyll-feeding leaf-hoppers of temperate woodland canopy, Ecological Entomology, 1, 231—250.
20.3.3
- Claridge M. F., Wilson M. R. (1978). British insects and trees: a study in island biogeography or insect/plant coevolution? American Naturalist, 112, 451—456.
20.3.3
- Clark C. W. (1976). Mathematical Bioeconomics: The Optimal Management of Renewable Resources, Wiley-Interscience, New York.
10.8.1

- Clark C. W. (1981). Bioeconomics. In: Theoretical Ecology: Principles and Applications, 2nd edn., R. M. May, ed., pp. 387—418, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.8.1, 10.8.2, 10.8.5
- Clark D. A., Clark D. B. (1984). Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model, *American Naturalist*, **124**, 769—788.
22.4.1
- Clark L. R. (1962). The general biology of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) and its abundance in relation to weather and parasitism, *Australian Journal of Zoology*, **10**, 537—586.
10.6.1
- Clark L. R. (1964). The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae), *Australian Journal of Zoology*, **12**, 362—380.
10.6.1
- Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. (1941). Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races, Carnegie Institute of Washington Publication, No. 242, Washington D. C.
1.5.1
- Clements F. E. (1916). Plant succession: Analysis of the development of vegetation, Carnegie Institute of Washington Publications, No. 242, Washington D. C.
16.3.3, 16.4.5
- Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. (1979). Comparison and adaptation, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **205**, 547—565.
14.14.4
- Glutton-Brock T., Guinness F. E., Albon S. D. (1983). The costs of reproduction to red deer hinds, *Journal of Animal Ecology*, **52**, 367—383.
14.4.3
- Cody M. L. (1968). On the methods of resource division in grassland bird communities, *American Naturalist*, **102**, 107—148.
18.3.1
- Cody M. L. (1975). Towards a theory of continental species diversities. In: Ecology and Evolution of Communities, M. L. Cody and J. M. Diamond eds., pp. 214—257, Belknap, Cambridge, Massachusetts.
22.3.2
- Cody M. L., Mooney H. A. (1978). Convergence versus non-convergence in Mediterranean climate ecosystems, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, 265—321.
1.4.1
- Coe M. J. (1978). The decomposition elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya, *Journal of Arid Environments*, **1**, 71—86.
11.3.2
- Coe M. J., Cumming D. H., Phillipson J. (1976). Biomass and production of large African herbivores in relation to rainfall and primary production, *Oecologia*, **22**, 341—354.
17.4
- Colwell R. K., Winkler D. W. (1984). A null model for null models in biogeography. In: Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence, D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds., pp. 344—359, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.3
- Connell J. H. (1961). The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*, *Ecology*, **42**, 710—723.
7.2.3
- Connell J. H. (1963). Territorial behaviour and dispersion in some marine invertebrates, *Researches on Population Ecology*, **5**, 87—101.
6.10
- Connell J. H. (1970). A predator-prey system in the marine intertidal region.

1. *Balanus glandula* and several predatory species of *Thais*, Ecological Monographs, **40**, 49—78.
4.6.1, 4.7
- Connell J. H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Dynamics of Populations, P. J. den Boer and G. R. Gradwell eds., pp. 298—310, Proceedings of the Advanced Study Institute in Dynamics of Numbers in Populations, Oosterbeek, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
22.4.1
- Connell J. H. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Ecology and Evolution of Communities, M. L. Cody and J. M. Diamond eds., Belknap, Cambridge, Massachusetts.
19.2.6
- Connell J. H. (1978). Diversity in tropical rainforests and coral reefs, Science, N. Y., **199**, 1302—1310.
19.3.4
- Connell J. H. (1979). Tropical rainforests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In: Population Dynamics, R. M. Anderson, B. D. Turner and L. R. Taylor eds., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
19.2.3
- Connell J. H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past, Oikos, **35**, 131—138.
7.10.2
- Connell J. H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments, American Naturalist, **122**, 661—696.
7.9, 18.2
- Connell J. H., Slatyer R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation, American Naturalist, **111**, 1119—1144.
16.4.3, 16.4.4
- Connor E. F., Simberloff D. S. (1979). The assembly of species communities: chance or competition? Ecology, **60**, 1132—1140.
18.4.3
- Cooper J. P. (ed.) (1975). Photosynthesis and Productivity in Different Environments, Cambridge University Press, Cambridge.
17.2, 17.3.1
- Coquillat M. (1951). Sur les plantes les plus communes à la surface du globe, Bull. Soc. Mens. Linnéene Lyon, **20**, 165—170.
15.7.1
- Cornell H. V., Washburn J. O. (1979). Evolution of the richness-area correlation for cynipid gall wasps on oak trees: a comparison of two geographic areas, Evolution, **33**, 257—274.
19.1, 20.3.3
- Cowie R. J. (1977). Optimal foraging in great tits *Parus major*, Nature (London), **268**, 137—139.
9.11.2
- Cox C. B., Healey I. N., Moore P. D. (1976). Biogeography, 2nd edn., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
2.4, 2.7, 16.3.4
- Cox F. E. G. (1982). Immunology. In: Modern Parasitology, F. E. G. Cox ed., pp. 173—203, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
12.2.2, 12.5.2
- Crawley M. J. (1983). Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions, Blackwell Scientific Publication, Oxford.
8.2.1, 8.2.6, 8.3, 8.4, 9.2.2, 9.5.2, 9.7, 9.8, 10.1

- Crisp D. J. (1961). Territorial behaviour in barnacle settlement, *Journal of Experimental Biology*, **38**, 429—446.
6.1.1.
- Crisp D. J. (1976). The role of the pelagic larva. In: *Perspectives in Experimental Biology*, P. Spencer Davies ed., Vol. 1 (Zoology), pp. 145—155, Pergamon Press, Oxford.
5.4.7.
- Crisp M. D., Lange R. T. (1976). Age structure distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkittii*, *Oikos*, **27**, 86—92.
4.6.1, 4.6.2.
- Crocker R. L., Major J. (1955). Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska, *Journal of Ecology*, **43**, 427—448.
16.4.3.
- Croll N. A., Anderson R. M., Gyorkos T. W., Ghadirian E. (1982). The population biology and control of *Ascaris lumbricoides* in a rural community in Iran, *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, **76**, 187—197.
12.4.1.
- Cromartie W. J. (1975). The effect of stand size and vegetational background on the colonization of cruciferous plants by herbivorous insects, *Journal of Applied Ecology*, **12**, 517—533.
9.7.3.
- Crombie A. C. (1945). On competition between different species of graminivorous insects, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **132**, 362—395.
6.4.
- Culver D., Holsinger J. R., Baroody R. (1973). Toward a predictive cave biogeography: the Greenbriar Valley as a case study, *Evolution*, **27**, 689—695.
19.1.
- Cummins K. W. (1974). Structure and function of stream ecosystems, *BioScience*, **24**, 631—641.
11.2.2, 11.3.1.
- Dahl E. (1979). Deep-sea carrion feeding amphipods: evolutionary patterns in niche adaptation, *Oikos*, **33**, 167—175.
11.3.2.
- Daly H. V., Doyer J. T., Ehrlich P. R. (1978). *Introduction to Insect Biology and Diversity*, McGraw Hill, New York.
3.4.1.
- Darlington C. D. (1960). Cousin marriage and the evolution of the breeding system in man, *Heredity*, **14**, 297—332.
5.6.
- Darwin C. (1859). *The Origin of Species by Means of Natural Selection*, 1st edn., John Murray, London.
1.1.1, 8.2.4, 19.2.1.
- Darwin C. (1888). *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*, John Murray, London.
11.2.2.
- Dash M. C., Hota A. K. (1980). Density on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles, *Ecology*, **61**, 1025—1028.
6.5.
- Davidson D. W. (1977). Species diversity and community organization in desert seed-eating ants, *Ecology*, **58**, 711—724.
7.10.2, 22.3.1.
- Davidson D. W. (1978). Size variability in the worker caste of a social insect (*Veromessor pergandei* Mayr) as a function of the competitive environment, *American Naturalist*, **112**, 523—532.
7.10.2.
- Davidson J. (1938). On the growth on the sheep population in Tasmania, *Transactions of the Royal Society of South Australia*, **62**, 342—346.
4.3.

- Davidson J. (1944). On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures, *Journal of Animal Ecology*, **13**, 26—38.
2.2.4
- Davidson J., Andrewartha H. G. (1948a). Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera), *Journal of Animal Ecology*, **17**, 193—199.
15.2, 15.2.1
- Davidson J., Andrewartha H. G. (1948b). The influence of rainfall, evaporation and atmospheric temperature on fluctuations in the size of a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera), *Journal of Animal Ecology*, **17**, 200—222.
15.2, 15.2.1
- Davies N. B. (1977). Prey selection and social behaviour in wagtails (Aves: Motacillidae), *Journal of Animal Ecology*, **46**, 37—57.
9.2.2
- Davies N. B. (1978). Ecological questions about territorial behaviour. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 317—350, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.11
- Davies N. B., Houston A. I. (1984). Territory economics. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn., J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 148—169, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.11
- Davis M. B., Brubaker L. B., Webb T. III (1973). Calibration of absolute pollen influx. In: *Quaternary Plant Ecology*, H. J. B. Birks and R. G. West eds., pp. 9—25, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.2.2
- Davis M. G. (1976). Pleistocene biogeography of temperate deciduous forests, *Geoscience and Man*, **13**, 13—26.
1.2.2
- Dawkins R. (1976). *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford.
5.3.6
- DeAngelis D. L. (1975). Stability and connectance in food web models, *Ecology*, **56**, 238—243.
21.5
- DeAngelis D. L. (1980). Energy flow, nutrient cycling and ecosystem resilience, *Ecology*, **61**, 764—771.
21.2.2
- DeBach P. (ed.) (1964). *Biological Control of Insect Pests and Weeds*, Chapman and Hall, London.
9.1
- Deevey E. S. (1947). Life tables for natural populations of animals, *Quarterly Review of Biology*, **22**, 283—314.
4.5.1
- Dempster J. P. (1983). The natural control of populations of butterflies and moths, *Biological Reviews*, **58**, 461—481.
10.2.3
- Dempster J. P., Lakhani K. H. (1979). A population model for cinnabar moth and its food plant, ragwort, *Journal of Animal Ecology*, **48**, 143—164.
10.1
- Denholm-Young P. A. (1978). Studies on decomposing cattle dung and its associated fauna, D. Phil. thesis, Oxford University.
11.3.2
- Diamond J. M. (1972). Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of South-west Pacific islands, *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **69**, 3199—3203.
20.3.2

- Diamond J. M.* (1973). Distributional ecology of New Guinea birds, *Science*, N. Y., **179**, 759—769.
5.4.1
- Diamond J. M.* (1975). Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities*, M. L. Cody and J. M. Diamond eds., Belknap, Cambridge, Massachusetts.
7.10., 18.3.3, 18.4.2, 18.4.3, 20.3.5
- Diamond J. M.* (1983). Taxonomy by nucleotides, *Nature* (London), **305**, 17—18.
1.2.1
- Diamond J. M., Gilpin M. E.* (1982). Examination of the «null» model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands, *Oecologia*, **52**, 64—74.
18.4.3
- Diamond J. M., Marshall A. G.* (1977). Distributional ecology of new Hebridean birds: a species kaleidoscope, *Journal of Animal Ecology*, **46**, 703—727.
18.4.3
- Diamond J. M., May R. M.* (1976). Island biogeography and the design of natural reserves. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, R. M. May ed., pp. 228—252, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.4.1, 20.4
- Diamond J. M., Mayr E.* (1976). The species-area relation for birds of the Solomon Archipelago, *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, **73**, 262—266.
19.1
- Dirzo R., Harper J. L.* (1982). Experimental studies of slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field, *Journal of Ecology*, **70**, 119—138.
1.5.2, 3.4.3
- Dixon A. F. G.* (1971). The role of aphids in wood formation. II. The effect of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* L. (Aphididae), on the growth of lime *Tilia* × *vulgaris* Hayne, *Journal of Applied Ecology*, **8**, 383—399.
8.2.2
- Dobben W. H. van* (1952). The food of the cormorants in the Netherlands, *Ardea*, **40**, 1—63.
12.5.5
- Dobzhansky T.* (1950). Evolution in the tropics, *American Scientist*, **38**, 209—221.
22.4.1
- Dodd A. P.* (1940). The Biological Campaign Against Prickly Pear, Commonwealth Prickly Pear Board, Government Printer, Brisbane.
8.2.2, 15.6.5
- Donald C. M.* (1951). Competition among pasture plants. I. Intra-specific competition among annual pasture plants, *Australian Journal of Agricultural Research*, **2**, 335—376.
6.5
- Donaldson A. I.* (1983). Quantitative data on airborne foot-and-mouth disease virus: its production, carriage and deposition, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **302**, 529—534.
12.3.1
- Douglas A., Smith D. C.* (1984). The green hydra symbiosis. VIII. Mechanisms in symbiont regulation, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **221**, 291—319.
13.8
- Downs C., McQuilkin W. E.* (1944). Seed production of Southern Appalachian oaks, *Journal of Forestry*, **42**, 913—920.
4.6.3
- Drift J. van der, Witkamp M.* (1959). The significance of the breakdown of oak litter by *Eniocyla pusilla* Burm, *Archives néerlandaises de Zoologie*, **13**, 486—492.
11.2.3

- Duncan W. G., Loomis R. S., Williams W. A., Honau R. (1967). A model for simulating photosynthesis in plant communities, *Hilgardia*, 38, 181—205.
17.3.1
- Dunn E. (1977). Predation by weasels (*Mustela nivalis*) on breeding tits (*Parus* spp.) in relation to the density of tits and rodents, *Journal of Animal Ecology*, 46, 634—652.
6.11
- Dyne G. M. van, Brockington N. R., Szocs Z., Duek J., Ribic C. A. (1980). Large herbivore subsystem. In: *Grasslands, Systems Analysis and Man*, A. I. Breymer and G. M. van Dyne eds., pp. 269—537, Cambridge University Press, Cambridge.
10.8.5
- Edmunds M. (1974). *Defence in Animals: A Survey of Anti-predator Defences*, Longman, Harlow, Essex.
3.4.3
- Einarsen A. S. (1945). Some factors affecting ring-necked pheasant population density, *Murrelet*, 26, 39—44.
6.4
- Eis S., Garman E. H., Ebel L. F. (1965). Relation between cone production and diameter increment of douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), grand fir (*Abies grandis* Dougl.), and western white pine (*Pinus monticola* Dougl.), *Canadian Journal of Botany*, 43, 1553—1559.
14.4.1
- Eisner T., Meinwald J. (1966). Defensive secretions of arthropods, *Science*, N.Y., 153, 1341—1350.
3.4.3
- Elliott J. M. (1976). Body composition of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to temperature and ration size, *Journal of Animal Ecology*, 45, 273—289.
4.2.1
- Elliott J. M. (1984). Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream 1966—83, *Journal of Animal Ecology*, 53, 327—350.
6.4
- Elner R. W., Hughes R. N. (1978). Energy maximisation in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas* (L.), *Journal of Animal Ecology*, 47, 103—116.
9.2.2
- Elner R. W., Raffaelli D. G. (1980). Interactions between two marine snails, *Littorina radis* Maton and *Littorina nigrolineata* Gray, a predator, *Carcinus maenas* (L.), and a parasite, *Microphallus similis* Jagerskiold, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 43, 151—160.
14.11
- Elton C. (1927). *Animal Ecology*, Sidgwick and Jackson, London.
17.4
- Elton C. S. (1958). *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*, Methuen, London.
21.2.1
- Elton C. S., Nicholson A. J. (1942). The ten year cycle in numbers of the lynx in Canada, *Journal of Animal Ecology*, 11, 215—244.
15.4.1
- Emiliani C. (1966). Isotopic palaeotemperatures, *Science*, N.Y., 154, 851—857.
1.2.2
- Emmons L. H. (1980). Ecology and resource partitioning among nine species of African rain forest squirrels, *Ecological Monographs*, 50, 31—54.
18.3.1, 18.4.2
- Emson R. H., Faller-Fritsch R. J. (1976). An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size structure in a population

- of *Littorina radis* (Maton): Gastropoda; Prosobranchia, Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 23, 285—297.
14.11
- Eriksson O., Hansen A., Sunding P. (1974). Flora of Macronesia: Checklist of vascular plants, University of Umeå, Sweden.
19.1
- Erlinge S., Göransson G., Högstedt G., Jansson G., Liberg O., Loman J., Nilsson I. N., von Schantz T., Sylven M. (1984). Can vertebrate regulate their prey? American Naturalist, 123, 125—133.
10.5
- Errington P. L. (1945). Some contributions of a fifteen-year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena, Ecological Monographs, 15, 1—34.
10.6.1
- Errington P. L. (1946). Predation and vertebrate populations, Quarterly Review of Biology, 21, 144—177.
8.3
- Evans L. T. (1971). Evolutionary, adaptive and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assessment. In: Photosynthesis and Photorespiration, M. D. Hatch, C. B. Osmond, R. O. Slatyer eds., John Wiley and Sons, New York.
3.3.2
- Faaborg J. (1976). Patterns in the structure of West Indian bird communities, American Naturalist, 111, 903—916.
20.3.5
- Feeny P. (1976). Plant apparency and chemical defence, Recent Advances in Phytochemistry, 10, 1—40.
3.4.3
- Fenchel T. (1975). Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae), Oecologia, 20, 19—32.
7.10.2
- Fenchel T., Kofoed L. (1976). Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae), Oikos, 27, 367—376.
7.10.2
- Fenchel T., Kolding S. (1979). Habitat selection and distribution patterns of five species of the amphipod genus *Gammarus*, Oikos, 33, 316—322.
18.3.1
- Fenner F. (1983). Biological control as exemplified by smallpox eradication and myxomatosis, Proceedings of the Royal Society of London, B, 218, 259—285.
12.7
- Ferguson R. G. (1958). The preferred temperature of fish and their midsummer distribution in temperate lakes and streams, Journal of the Fisheries Research of Board of Canada, 15, 607—624.
2.2.1
- Fernando M. H. J. P. (1977). Predation of the glasshouse red spider mite by *Phytoseiulus persimilis* A. — H. Ph. D. thesis, University of London.
9.6
- Finlayson L. H. (1949). Mortality of *Laemophloeus* (Coleoptera, Cucujidae) infected with *Mattesia dispersa* Naville (Protozoa, Schizogregarinaria), Parasitology, 40, 261—264.
12.6.3
- Firth R., Davidson J. W. (1945). Pacific Islands, Vol. 1, General Survey, Naval Intelligence Division, London.
20.3.5
- Fisher R. A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford.
14.3
- Fitter A. H., Hay R. K. M. (1981). Environmental Physiology of Plants, Academic Press, London.
3.2.4, 17.3.1

- Flint R. F. (1971). *Glacial and Quarternary Geology*, John Wiley and Sons, New York.
22.3.5
- Flor H. H. (1960). The inheritance of X-ray induced mutations to virulence in a ureidiospore culture of race 1 of *Melampsora lini*, *Phytopathology*, 50, 628—634.
12.7
- Flor H. H. (1971). Current status of the gene-for-gene concept, *Annual Review of Phytopathology*, 60, 628—634.
12.7
- Flower R. J., Battarbee R. W. (1983). Diatom evidence for recent acidification of two Scottish lochs, *Nature (London)*, 305, 130—133.
2.6
- Ford E. B. (1940). Polymorphism and taxonomy. In: *The New Systematics*, J. Huxley ed., pp. 493—513, Clarendon Press, Oxford.
1.5.2
- Ford E. B. (1945). *Butterflies*, William Collins, London.
13.3.2
- Ford R. G., Pitelka F. A. (1984). Resource limitation in the California vole, *Ecology*, 65, 122—136.
15.4.2
- Forman R. T. T. (1964). Growth under controlled conditions to explain the hierarchical distributions of a moss, *Tetraphis pellucida*, *Ecological Monographs*, 34, 1—25.
2.5
- Fowler C. W. (1981). Density dependence as related to life history strategy, *Ecology*, 62, 602—610.
6.3
- Fowler C. W., MacMahon J. A. (1982). Selective extinction and specification: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems, *American Naturalist*, 119, 480—498.
22.5
- Fowler S. V., Lawton J. H. (1982). The effects of host-plant distribution and local abundance on the species richness of agromyzid flies attacking British umbellifers, *Ecological Entomology*, 7, 257—265.
20.3.3
- Franklin R. T. (1970). Insect influences in the forest canopy. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle ed., pp. 86—99, Springer-Verlag, New York.
8.2.5
- Free C. A., Beddington J. R., Lawton J. H. (1977). On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation, *Journal of Animal Ecology*, 46, 543—554.
9.7.2
- Fretwell S. D., Lucas H. L. (1970). On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds, *Acta Biotheoretica*, 19, 16—36.
9.8
- Fricke H. W. (1975). The role of behaviour in marine symbiotic animals. In: *Symbiosis*, D. H. Jennings and D. L. Lee eds., pp. 581—594, Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.2.2, 13.2.3
- Fridriksson S. (1975). *Surtsey: Evolution of Life on a Volcanic Island*, Butterworths, London.
20.13
- Fryer G., Iles T. D. (1972). *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa*, Oliver and Boyd, Edinburgh.
20.4

- Futuyma D. J.* (1973). Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In: *Coevolution*, D. J. Futuyma and M. Slatkin eds., pp. 207—31, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
3.4.3
- Futuyma D. J., Gould F.* (1979). Associations of plants and insects in a deciduous forest, *Ecological Monographs*, **49**, 33—50.
20.3.3
- Futuyma D. J., Slatkin M. (eds.)* (1983). *Coevolution*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
9.2.4
- Gadgil M.* (1971). Dispersal: population consequences and evolution, *Ecology*, **52**, 253—61.
5.4.2
- Gadgil P. M., Solbrig O. T.* (1972). The concept of *r* and *K* selection. Evidence from some wild flowers and theoretical considerations, *American Naturalist*, **106**, 14—31.
14.7.2
- Gaines M. S., McClenaghan L. R.* (1980). Dispersal in small mammals, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 163—96.
5.4.3, 5.5.1, 5.5.4
- Gaines M. S., Vivas A. M., Baker C. L.* (1979). An experimental analysis of dispersal in fluctuating vole populations: demographic parameters, *Ecology*, **60**, 814—828.
15.4.2
- Garrod D. J., Jones B. W.* (1974). Stock and recruitment relationship in the N. E. Atlantic cod stock and the implications for management of the stock, *Journal Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **173**, 128—144.
10.8.6
- Gartside D. W., McNeilly T.* (1974). The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. II. Copper tolerance in normal populations of different plant species, *Heredity*, **32**, 335—348.
2.11
- Gass C. L., Angehr G., Centa J.* (1976). Regulation of food supply by feeding territorially in the rufous hummingbird, *Canadian Journal of Zoology*, **54**, 2046—2054.
6.11
- Gates D. M., Porter W. P.* (1970). The energy budget of animals. In: *Physiological and Behavioural Temperature Regulation*, J. D. Hardy, A. P. Gagge and J. A. J. Stolwijk eds., C. C. Thomas, Springfield, Illinois.
- Gauch H. G.* (1982). *Multivariate Analysis in Community Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge.
16.3.2
- Gause G. F.* (1934). *The Struggle for Existence*, Williams and Wilkins, Baltimore (Reprinted 1964 by Haffner, New York).
7.2.4
- Gause G. F.* (1935). Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillation in the numbers of animals, *Journal of Experimental Biology*, **12**, 44—48.
7.2.4
- Gauthreaux S. A.* (1978). The structure and organization of avian communities in forests. In: *Proceedings of the Workshop on Management of Southern Forests for Nongame Birds*, R. M. DeGraaf ed., pp. 17—37, Southern Forests Station, Asheville, North Carolina.
16.4.5
- Geiger R.* (1955). *The Climate Near the Ground*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
2.3
- Gibson A. H., Jordan D. C.* (1983). Ecophysiology of nitrogen fixing systems. In: *Physiological Plant Ecology III. Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series 12 c., O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler eds.,

- pp. 300—390, Springer-Verlag, Berlin.
13.10
- Gilbert L. E. (1984). Biology of butterfly communities. In: *The Biology of Butterflies*, R. Vane-Wright and P. Ackery eds., Academic Press, New York.
7.7
- Gilbert N. (1984). Control of fecundity in *Pieris rapae* II. Differential effects on temperature, *Journal of Animal Ecology*, **53**, 589—597.
2.2.4
- Gill L. S. (1957). Dwarf mistletoe on lodgepole pine, United States Department of Agriculture and Forest Service Forest Pest Leaflet, 18.
12.2.2
- Gilpin M. E., Diamond J. M. (1982). Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands, *Oecologia*, **52**, 75—84.
18.4.3
- Gilpin M. E., Diamond J. M. (1984). Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypothesis useful in community ecology? In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds., pp. 297—315, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.3
- Gleason H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association, *Torrey Botanical Club Bulletin*, **53**, 7—26.
16.3.3
- Glick P. A. (1939). The distribution of insects, spiders and mites in the air, *Technical Bulletin, United States Department of Agriculture*, **673**, 150 pp.
- Goh B. S. (1979). Robust stability concepts for ecosystem models. In: *Theoretical Systems in Ecology*, E. Halfon ed., pp. 467—487, Academic Press, New York.
21.3
- Goldman C. R., Mason D. T., Hobbie J. E. (1967). Two antarctic desert lakes, *Limnology and Oceanography*, **12**, 295—310.
21.4
- Goodall D. W. (1967). Computer simulation of changes in vegetation subject to grazing, *Journal of the Indian Botanical Society*, **46**, 356—362.
3.3.1
- Gorham E., Vitousek P. M., Reiners W. A. (1979). The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 53—84.
17.5
- Gorman M. L. (1979). *Island Ecology*, Chapman and Hall, London.
19.1
- Goss-Custard J. D. (1970). Feeding dispersion in some overwintering wading birds. In: *Social Behaviour in Birds and Mammals*, J. H. Crook ed., pp. 3—34, Academic Press, London.
9.7.1
- Gould S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biological Reviews*, **41**, 587—640.
14.14.2, 14.14.3
- Gould S. J. (1981). Paleontology plus ecology as paleobiology. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 295—317, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
22.4.5
- Gould S. J., Lewontin R. C. (1979). Spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm — a critique of the adaptationist program, *Proceedings of the Royal Society, B*, **205** (1161), 581—598.
1.1.2
- Grace J. (1983). *Plant — Atmosphere Relationships*, Chapman and Hall, London.
3.2.4
- Grace J. B., Wetzel R. G. (1981). Habitat partitioning and competitive displace-

- ment in cattails (*Typha*): experimental field studies, *American Naturalist*, **118**, 463—474.
7.3
- Grant V. (1963). *The Origin of Adaptations*, Columbia University Press, New York.
13.4
- Gray J. S. (1981). *The Ecology of Marine Sediments: An Introduction to the Structure and Function of Benthic Communities*, Cambridge University Press, Cambridge.
16.3.3
- Grant P. R., Abbott I. (1980). Interspecific competition, island biogeography and null hypothesis, *Evolution*, **34**, 332—341.
18.4.2
- Green T. R., Ryan C. A. (1972). Wound-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insect, *Science*, N. Y., **175**, 776—777.
8.2.3
- Greenbank D. O. (1957). The role of climate and dispersal in the initiation of outbreaks in the spruce budworm in New Brunswick. II. The role of dispersal, *Canadian Journal of Zoology*, **35**, 385—403.
5.4.3
- Greenwood D. J. (1969). Effect of oxygen distribution in the soil on plant growth. In: *Root Growth*, W. J. Whittingham ed., pp. 202—223, *Proceedings of the 15th Easter School of Agricultural Science*, Nottingham, 1968.
3.3.4
- Greenwood P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals, *Animal Behaviour*, **28**, 1140—1162.
5.5.2
- Greenwood P. J., Harvey P. H., Perrins C. M. (1978). Inbreeding and dispersal in the great tit, *Nature* (London), **271**, 52—4.
5.4.3, 5.6
- Gregor J. W. (1930). Experiments on the genetics of wild populations. I. *Plantago maritima*, *Journal of Genetics*, **22**, 15—25.
1.5.1
- Greig-Smith P. (1983). *Quantitative Plant Ecology*, 3rd edn., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.2
- Griffiths K. J. (1969). Development and diapause in *Pleolophus basizonus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Canadian Entomologist*, **101**, 907—914.
9.5.1
- Griffiths M., Barker R. (1966). The plants eaten by sheep and by kangaroos grazing together in a paddock in south-western Queensland, C.S.I.R.O. Wildlife Research, **11**, 145—167.
1.3
- Grime J. P. (1973). Control of species density in herbaceous vegetation, *Journal of Environmental Management*, **1**, 151—167.
22.3.4
- Grime J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies, *Nature* (London), **250**, 26—31.
14.10.2
- Grime J. P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*, John Wiley and Sons, Chichester.
14.10.2, 19.3.2
- Grime J. P., Lloyd P. S. (1973). *An Ecological Atlas of Grassland Plants*, Edward Arnold, London.
16.3.1
- Groves R. H., Williams J. D. (1975). Growth of skeleton weed (*Chondrilla juncea* L.) as affected by growth of subterranean clover (*Trifolium subterraneum*

- L.) and infection by *Puccinia chondrilla* Bubak and Syd, Australian Journal of Agricultural Research, 26, 975—983.
7.3
- Grubb P. (1977). The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche, Biological Reviews, 52, 107—145.
18.3.2, 19.3.2
- Gulland J. A. (1971). The effect of exploitation on the numbers of marine animals. In: Dynamics of Populations, P. J. den Boer and G. R. Gradwell eds., pp. 450—468, Centre for Agricult. Publish. and Document. Wageningen.
4.3, 10.8.2
- Haefner P. A. (1970). The effect of low dissolved oxygen concentrations on temperature-salinity tolerance of the sand shrimp *Crangon septemspinosa*, Physiological Zoology, 43, 30—37.
2.12.
- Haines E. (1979). Interaction between Georgia salt marshes and coastal waters: a changing paradigm. In: Ecological Processes in Coastal and Marine Systems, R. J. Livingston ed., Plenum Press, New York.
17.3.3
- Hainsworth F. R. (1981). Animal Physiology, Addison-Wesley, Reading, Massachusetts.
2.2.2, 2.2.11
- Hairston N. G. (1980). The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders, Ecology, 61, 817—826.
7.2.1
- Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B. (1960). Community structure, population control, and competition, American Naturalist, 44, 421—425.
18.2.1
- Hairston N. G., Allan J. D., Colwell R. K., Futuyma D. J., Howell J., Lubin M. D., Mathias J., Vandermeer J. H. (1968). The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria, Ecology, 49, 1091—1101.
21.2.3
- Hagner S. (1965). Cone crop fluctuations in Scots Pine and Norway Spruce, Stud. For. succ. Skogshogski, 33, 1—21.
4.6.3
- Haldane J. B. S. (1949). Disease and evolution, Symposium sui fattori ecologici e genetici della speciazione negli animali, Rio. Sci., 19 (suppl.), 3—11.
4.5.1
- Haldane J. B. S. (1953). Animal populations and their regulation, New Biology (published by Penguin Books, London), 15, 9—24.
15.2.2
- Hamilton W. D. (1971). Geometry for the selfish herd, Journal of Theoretical Biology, 31, 295—311.
5.3.6
- Hamilton W. D., May R. M. (1977). Dispersal in stable habitats, Nature (London), 269, 578—81.
5.4.2
- Hanek G. (1972). Microecology and spatial distribution of the gill parasites infesting *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplitis rupestris* (Raf.) in the Bay of Quinto, Ontario, Ph. D. thesis, University of Waterloo.
12.4
- Hanlon R. D. G., Anderson J. M. (1980). The influence of macroarthropod feeding activities on fungi and bacteria in decomposing oak leaves, Soil Biology and Biochemistry, 12, 255—261.
11.2.3
- Hansky I., Kuusela S. (1977). An experiment on competition and diversity in the carrion fly community, Annales Zoologici Fennici, 43, 108—115.
7.6.5

- Harcourt D. G. (1971). Population dynamics of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) in eastern Ontario. III. Major population processes, Canadian Entomologist, 103, 1049—1061.
5.4.3, 15.3.1
- Harley J. L., Smith S. E. (1983). Mycorrhizal Symbiosis, Academic Press, London.
13.7
- Harman W. N. (1972). Benthic substrates: their effect on freshwater molluscs, Ecology, 53, 271—272.
22.3.2
- Harper J. L. (1961). Approaches to the study of plant competition. In: Mechanisms in Biological Competition, F. L. Milthorpe ed., pp. 1—39, Symposium No. 15, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
6.5, 6.1, 7.6.2
- Harper J. L. (1977). The Population Biology of Plants, Academic Press, London.
5.4.4, 5.7, 6.4.3, 7.6.1, 7.6.2, 8.2.2, 12.4, 14.4.5, 14.9.2, 16.4.4, 19.2.6
- Harper J. L. (1981). The meanings of rarity. In: The Biological Aspects of Rare Plant Conservation, H. Synge ed., pp. 189—203, John Wiley and Sons, Chichester.
15.2.2
- Harper J. L. (1982). After description. In: The Plant Community as a Working Mechanism, E. I. Newman ed., British Ecological Society Special Publications Series, 1, 11—25, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.1.2
- Harper J. L., Ogden J. (1970). The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L., Journal of Ecology, 58, 681—698.
14.5.2
- Harper J. L., White J. (1974). The demography of plants, Annual Review of Ecology and Systematics, 5, 419—463.
14.5.2, 14.9.2
- Harper J. L., Williams J. T., Sagar G. R. (1965). The behaviour of seeds in soil. Part 1. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed, Journal of Ecology, 53, 273—286.
2.9
- Harper J. L., Lovell P. H., Moore K. G. (1970). The shapes and sizes of seeds, Annual Review of Ecology and Systematics, 1, 327—356.
5.4.5
- Harris M. P. (1973). The Galapagos avifauna, Condor, 75, 265—278.
- Harrison R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects, Annual Review of Ecology and Systematics, 11, 95—118.
5.5.3
- Hart A., Begon M. (1982). The status of general reproductive-strategy theories, illustrated in winkles, Oecologia, 52, 37—42.
14.5.2, 14.11
- Hart J. S. (1956). Seasonal changes in insulation of the fur, Canadian Journal of Zoology, 34, 53—57.
1.6
- Hassall M., Jennings J. B. (1975). Adaptive features of gut structure and digestive physiology in the terrestrial isopod *Philoscia muscorum* (Scop.), Biological Bulletin, 149, 348—364.
11.3.1
- Hassell M. P. (1971). Mutual interference between searching insect parasites, Journal of Animal Ecology, 40, 473—486.
9.7.1

- Hassell M. P.* (1976). *The Dynamics of Competition and Predation*, Edward Arnold, London.
6.3
- Hassell M. P.* (1978). *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*, Princeton University Press, Princeton.
8.4, 9.5.1, 9.6, 10.2
- Hassell M. P.* (1981). Arthropod predator-prey systems. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 105—131, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.5
- Hassell M. P.* (1982). Patterns of parasitism by insect parasitoids in patchy environments, *Ecological Entomology*, 7, 365—377.
9.7.1
- Hassell M. P.* (1985). Insect natural enemies as regulating factors, *Journal of Animal Ecology*, 54, 323—334.
10.2.3, 10.4.1
- Hassell M. P., May R. M.* (1974). Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability, *Journal of Animal Ecology*, 43, 567—594.
9.7.1
- Hassell M. P., Varley G. C.* (1969). New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control, *Nature (London)*, 223, 1133—1136.
9.6
- Hassell M. P., Lawton J. H., Beddington J. R.* (1977). Sigmoid functional responses by invertebrate predators and parasitoids, *Journal of Animal Ecology*, 46, 249—262.
9.5.3
- Hastings J. R., Turner R. M.* (1965). *The Changing Mile*, University of Arizona Press, Tucson.
2.4
- Hatto J., Harper J. L.* (1969). The control of slugs and snails in British cropping systems, specially grassland, *International Copper Research Association Project*, 115(A), 1—25.
9.5.1
- Hawkes C.* (1974). Dispersal of adult cabbage root fly (*Erioischia brassicae* (Bouche)) in relation to a brassica crop, *Journal of Applied Ecology*, 11, 83—94.
3.4.3
- Hedges P. A., Lawton J. H.* (1983). Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control, *Oikos*, 40, 267—276.
10.4.1
- Heal O. W., MacLean S. F.* (1975). Comparative productivity in ecosystems—secondary productivity. In: *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell eds., pp. 89—108, Junk, The Hague.
17.4.1, 17.4.2, 17.4.3
- Heed W. B.* (1968). *Ecology of Hawaiian Drosophilidae*, University of Texas Publications, 6861, 387—419.
1.2.3
- Heinrich B.* (1977). Why have some animals evolved to regulate a high body temperature? *American Naturalist*, 111, 623—640.
2.2.7
- Hendrickson J. A. Jr.* (1981). Community-wide character displacement reexamined, *Evolution*, 35, 794—810.
18.4.2
- Hendrix S. D.* (1979). Compensatory reproduction in a biennial herb following insect defoliation, *Oecologia*, 42, 107—118.
8.2.1

- Henttonen H., Vaheri A., Lähdevirta J., Brummer-Korvenkontio M. (1981). The epidemiology of *Nephropathia epidemica* in wild rodents, Abstracts of the 5th International Congress of Virology, Strasbourg, p. 201.
15.4.2
- Henkelem W. F. van (1973). Growth and lifespan of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda), Journal of Zoology, **169**, 299—315.
4.9
- Hibbs D. E., Fischer B. C. (1979). Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.), Bulletin of the Torrey Botanical Club, **106**, 222—227.
4.6.4
- Hildebrand M. (1974). Analysis of Vertebrate Structure, J. Wiley and Sons, New York.
1.3
- Hildrew A. G. (1985). A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool, Journal of Animal Ecology, **54**, 99—110.
4.5.2
- Hildrew A. G., Townsend C. R. (1980). Aggregation, interference and foraging by larvae of *Plectrocnemia conspersa* (Trichoptera: Polycentropodidae), Animal Behaviour, **28**, 553—560.
9.10
- Hildrew A. G., Townsend C. R. (1982). Predators and prey in a patchy environment: a freshwater study, Journal of Animal Ecology, **51**, 797—816.
19.2.3
- Hildrew A. G., Townsend C. R., Francis J., Finch K. (1984). Cellulolytic decomposition in streams of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure, Freshwater Biology, **14**, 323—328.
2.6
- Hill R. B. (1926). The estimation of the number of hookworms harboured by the use of the dilution egg count method, American Journal of Hygiene, **6**, (Suppl.), 19—41.
12.4.1
- Holling C. S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism, Canadian Entomologist, **91**, 385—398.
9.5
- Holloway J. D. (1977). The Lepidoptera of Norfolk Island, their Biogeography and Ecology, Junk, The Hague.
20.4
- Holmes M. G. (1983). Preception of shade. In: Photoperception by Plants, P. F. Wareing and H. Smith eds., The Royal Society, London.
1.6, 3.2.2
- Holt R. D. (1977). Predation, apparent competition and the structure of prey communities, Theoretical Population Biology, **12**, 197—229.
7.7, 22.2
- Holt R. D. (1984). Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species, American Naturalist, **124**, 377—406.
7.7, 22.2
- Horn H. S. (1975). Markovian processes of forest succession. In: Ecology and Evolution of Communities, M. L. Cody and J. M. Diamond eds., pp. 196—213, Belknap, Cambridge, Massachusetts.
16.4.3, 16.4.4, 19.3.4
- Horn H. S. (1978). Optimal tactics of reproduction and life-history. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 411—429, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.8, 14.10.1
- Horn H. S. (1981). Succession. In: Theoretical Ecology: Principles and Applications, R. M. May ed., pp. 253—271, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
16.4.4

- Horn H. S., May R. M. (1977). Limits to similarity among coexisting competitors, *Nature* (London), **270**, 660—661.
18.4.2
- Horton K. (1964). Deer prefer jack pine, *Journal of Forestry*, **62**, 497—499.
9.2.1
- Howarth S. E., Williams J. T. (1972). *Chrysanthemum segetum*, *Journal of Ecology*, **60**, 473—584.
14.5.2
- Hubbart S. F., Cook R. M. (1978). Optimal foraging by parasitoid wasps, *Journal of Animal Ecology*, **47**, 593—604.
9.10, 9.11.2
- Hudson P. J. (1986). The effect of parasitic nematode on the breeding production of red grouse, *Journal of Animal Ecology*, **55**, 85—92.
12.6.5
- Huffaker C. B. (1958). Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations, *Hilgardia*, **27**, 343—383.
9.9
- Huffaker C. B. (1973). Biological control in the management of pests, *Agroecosystems*, **2**, 15—31.
15.6.5
- Huffaker C. B., Shea K. P., Herman S. G. (1963). Experimental studies on predation, *Hilgardia*, **34**, 305—330.
9.9
- Hughes R. G., Thomas M. L. (1971). The classification and ordination of shallow-water benthic samples from Prince Edward Island, Canada, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **7**, 1—39.
16.3.1
- Humphreys W. F. (1979). Production and respiration in animal populations, *Journal of Animal Ecology*, **48**, 427—454.
17.4.1
- Hungate R. E. (1975). The rumen microbial ecosystem, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **6**, 39—66.
13.5.1
- Hungate R. E., Reichl J., Prins R. A. (1971). Parameters of rumen fermentation in a continuously fed sheep: evidence of a microbial rumination pool, *Applied Microbiology*, **22**, 1104—1113.
13.5.1
- Huston M. (1979). A general hypothesis of species diversity, *American Naturalist*, **113**, 81—101.
19.4.1, 22.3.1, 22.5
- Hutchinson G. E. (1941). Ecological aspects of succession in natural populations, *American Naturalist*, **75**, 406—418.
19.4
- Hutchinson G. E. (1957). Concluding remarks, *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 415—427.
2.12
- Hutchinson G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, **93**, 145—159.
18.3.2, 18.4.2
- Hutchinson G. E. (1961). The paradox of the plankton, *American Naturalist*, **95**, 137—145.
7.6.3
- Iles T. D. (1973). Interaction of environment and parent stock size in determining recruitment in the Pacific sardine as revealed by analysis of density-dependent 0-group growth, *Rapports et Procès-verbaux, Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, **164**, 228—240.
10.8.4

- Iles T. D. (1981). A comparison of two stock/recruitment hypotheses as applied to North Sea herring and Gulf of St. Lawrence cod, International Council for the Exploration of the Sea, C. M. 1981/H: 48.
10.8.4
- Inglesfield C., Begon M. (1981). Open ground individuals and population structure in *Drosophila subobscura* Collin, Biological Journal of the Linnean Society, 15, 259—278.
2.5
- Inglesfield C., Begon M. (1983). The ontogeny and cost of migration of *Drosophila subobscura* Collin, Biological Journal of the Linnean Society, 19, 9—15.
14.4.1
- Inouye D. W. (1978). Resource partitioning in bumble-bees: experimental studies of foraging behaviour, Ecology, 59, 672—678.
18.3.1
- Inouye D. W., Taylor O. R. (1979). A temperature region plant-ant-seed predator system: Consequences of extra-floral nectary secretion by *Helianthella quinquerivis*, Ecology, 60, 1—7.
13.2.5
- Ives J. D. (1974). Biological refugia and the nunatak hypothesis. In: Arctic and Alpine Environments, J. D. Ives and R. D. Berry eds., Methuen, London.
1.2.2
- Jackson J. B. C. (1979). Overgrowth competition between encrusting cheilostome ectoprotecs in a Jamaican cryptic reef environment, Journal of Animal Ecology, 48, 805—823.
7.3
- Jacob F. (1977). Evolution and tinkering, Science, N. Y., 196, 1161—1166.
1.1.2
- Janzen D. H. (1967). Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitat (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in Eastern Mixico, University of Kansas Science Bulletin, 47, 315—558.
13.2.5
- Janzen D. H. (1968). Host plants in evolutionary and contemporary time, American Naturalist, 102, 592—595.
12.3.1, 20.2.4
- Janzen D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests, American Naturalist, 104, 501—528.
22.4.1
- Janzen D. H. (1973). Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time, American Naturalist, 107, 786—790.
12.3.1
- Janzen D. H. (1976). Why bamboos wait so long to flower, Annual Review of Ecology and Systematics, 7, 347—391.
5.3.6
- Janzen D. H. (1979). How to be a fig, Annual Review of Ecology and Systematics, 10, 13—51.
13.4
- Janzen D. H. (1980). Specificity of seed-eating beetles in a Costa Rican deciduous forest, Journal of Ecology, 68, 929—952.
9.2
- Janzen D. H. (1981). Evolutionary physiology of personal defence. In: Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use, C. R. Townsend and P. Calow eds., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.3.1
- Janzen D. H., Juster H. B., Bell E. A. (1977). Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*, Phytochemistry, 16, 223—227.
3.6.2

- Jeffries M. J., Lawton J. H. (1984). Enemy-free space and the structure of ecological communities, *Biological Journal of the Linnean Society*, 23, 269—286.
7.7
- Jeffries M. J., Lawton J. H. (1985). Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space, *Freshwater Biology*, 15, 105—112.
22.2
- Joern D., Watson A., Miller C. R. (1967). Population fluctuations in the red grouse *Lagopus lagopus scoticus*, *Journal of Animal Ecology*, 36, 97—122.
10.3
- Joern A., Lawlor L. R. (1980). Food and microhabitat utilization by grasshoppers from arid grasslands: comparisons with neutral models, *Ecology*, 61, 591—599.
18.4.1
- Johnson C. G. (1967). International dispersal of insects and insect-borne viruses, *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 73 (Suppl. 1), 21—43.
5.4.3
- Johnson C. G. (1969). *Migration and Dispersal of Insects by Flight*, Methuen, London.
5.4.1, 5.4.4
- Johnson N. K. (1975). Controls of number of bird species on montane islands in the Great Basin, *Evolution*, 29, 545—567.
20.3.1
- Johnston D. W., Odum E. P. (1956). Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia, *Ecology*, 37, 50—62.
16.4.5, 22.4.4
- Jones M. G. (1933). Grassland management and its influence on the sward, *Empire Journal of Experimental Agriculture*, 1, 43—367.
19.2.2
- Jordan C. F., Kline J. R., Sasscer D. S. (1972). Effective stability of mineral cycles in forest ecosystems, *American Naturalist*, 106, 237—253.
21.5
- Juhren M., Went F. W., Phillips E. (1956). Ecology of desert plants. IV. Combined field and laboratory work on germination of annuals in the Joshua Tree National Monument, California, *Ecology*, 37, 318—330.
4.5.3
- Kalela O. (1962). On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology, *Annales Academiae Scientiarum Fennicae (A IV)*, 66, 1—38.
15.4.2
- Kaplan R. H., Salthe S. N. (1979). The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders, *American Naturalist*, 113, 671—689.
14.14.2, 14.14.4
- Karban R., Ricklefs R. E. (1983). Host characteristics, sampling intensity and species richness of Lepidopteran larvae on broad-leaved trees in southern Ontario, *Ecology*, 64, 636—641.
20.3.3
- Karplus I., Tsurumai M., Szlep M. (1972). Associative behaviour of the fish *Cryptocentrus cryptocentrus* (Gobiidae) and the pistol shrimp *Alpheus djiboutensis* (Alpheidae) in artificial burrows, *Marine Biology*, 15, 95—104.
13.2.2
- Karr J. R. (1971). Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats, *Ecological Monographs*, 41, 207—229.
22.4.1
- Kays S., Harper J. L. (1974). The regulation of plant and tiller density in a grass sward, *Journal of Ecology*, 62, 97—105.
4.2.1, 6.5

- Keddy P. A.** (1981). Experimental demography of the sand-dune annual, *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia, *Journal of Ecology*, **69**, 615—630.
15.5
- Keddy P. A.** (1982). Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on a sand dune, *Oecologia*, **52**, 348—355.
15.5
- Keith L. B.** (1983). Role of food in hare population cycles, *Oikos*, **40**, 385—395.
10.2.3, 10.4.1
- Kendrick W. B., Burges A.** (1962). Biological aspects of the decay of *Pinus sylvestris* leaf litter, *Nova Hedwigia*, **4**, 313—342.
16.4.1
- Kershaw K. A.** (1973). *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*, 2nd edn. Edward Arnold, London.
4.3, 5.2
- Kigel J.** (1980). Analysis of regrowth patterns and carbohydrate levels in *Lolium multiflorum* Lam, *Annals of Botany*, **45**, 91—101.
8.2.1
- Kikkawa J., Williams W. T.** (1971). Altitudinal distribution of land birds in New Guinea, *Search*, **2**, 64—69.
22.4.2
- Kingston T. J.** (1977). Natural manuring by elephants in the Tsavo National Park, Kenya, D. Phil. thesis, University of Oxford.
11.3.2
- Kingston T. J., Coe M. J.** (1977). The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae), *Journal of Zoology (London)*, **181**, 243—263.
11.3.2
- Kira T., Ogawa H., Shinozaki K.** (1953). Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield inter-relationships in regularly dispersed populations, *Journal of the Polytechnic Institute, Osaka City University* **4**(4), 1—16.
6.5
- Kitting C. L.** (1980). Herbivore-plant interactions of individual limpets maintaining a mixed diet of intertidal marine algae, *Ecological Monographs*, **50**, 527—550.
9.2.2
- Klemow K. M., Raynal D. J.** (1981). Population ecology of *Melilotus alba* in a limestone quarry, *Journal of Ecology*, **69**, 33—44.
4.8
- Klepac D.** (1955). Effect of *Viscum album* on the increment of silver fir stands, *Sumarski List*, **79**, 231—244.
12.2.2
- Kline J. R.** (1970). Retention of fallout radionuclides by tropical forest vegetation. In: *A Tropical Rain Forest*, H. T. Odum ed., Division of Technical Information, U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D. C.
21.5
- Koblentz-Mishke I. J., Volkovinsky V. V., Kabanova J. B.** (1970). Plankton primary production of the world ocean. In: *Scientific Exploration of the South Pacific*, W. S. Wooster ed., National Academy of Sciences, Washington.
17.2
- Kok L. T., Surles W. W.** (1975). Successful biocontrol of musk thistle by an introduced weevil, *Rhinocyllus conicus*, *Environmental Entomology*, **4**, 1025—1027.
8.2.6
- Kolding S., Fenchel T. M.** (1979). Coexistence and life-cycle characteristics of five species of the amphipod genus *Gammarus*, *Oikos*, **33**, 323—327.
18.3.1

- Koller D., Roth N. (1964). Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gymnarhena micrantha* (Compositae), American Journal of Botany, 51, 26—35.
5.5.3
- Koopman J. J. C. (1970). Cellulases in molluscs. I. The nature of the cellulases in *Helix pomatia* and *Cardium edule*, Netherlands Journal of Zoology, 20, 445—463.
11.3.1
- Krebs C. J. (1972). Ecology, Harper and Row, New York, Introduction.
- Krebs C. J. (1978). A review of the Chitty Hypothesis of population regulation, Canadian Journal of Zoology, 56, 2463—2480.
5.5.4
- Krebs C. J. (1985). Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals? In: Behavioural Ecology, R. M. Sibly and R. H. Smith eds., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.4.2
- Krebs C. J., Myers J. H. (1974). Population cycles in small mammals, Advances in Ecological Research, 8, 267—399.
15.4.2
- Krebs C. J., Keller B. L., Tamarin R. H. (1969). *Microtus* population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana, Ecology, 50, 587—607.
5.4.3, 15.4.2
- Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. M., Tamarin R. H. (1973). Population cycles in small rodents, Science, N. Y., 179, 35—41.
15.4.2
- Krebs J. R. (1971). Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L., Ecology, 52, 2—22.
6.11
- Krebs J. R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 23—63, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.2.2, 9.3, 9.3.1, 9.11.2
- Krebs J. R., McCleery R. H. (1984). Optimization in behavioural ecology. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, 2nd edn., J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 91—121, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.3.1, 9.11.3
- Krebs J. R., Stephens D. W., Sutherland W. J. (1983). Perspectives in optimal foraging. In: Perspectives in Ornithology, G. A. Clark and A. H. Brush eds., Cambridge University Press, New York.
9.3.1, 9.5.1
- Krebs J. R., Erichsen J. T., Webber M. I., Charnov E. L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*), Animal Behaviour, 25, 30—38.
9.3.1
- Krueger D. A., Dodson S. I. (1981). Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*, Limnology and Oceanography, 26, 219—223.
3.4.3
- Kullenberg B. (1946). Über verbreitung und Wanderungen von vier *Sterna*—Arten, Arkiv för Zoologie: utgifvet af K. Svenska vetenskapsakademien, bd 1, 38, 1—80.
5.3.3
- Kusnezov M. (1957). Numbers of species of ants in faunas of different latitudes, Evolution, 11, 298—299.
22.4.1
- Lack D. (1947). Darwin's Finches, Cambridge University Press, Cambridge.
12.3
- Lack D. (1954). The Natural Regulation of Animal Numbers, Clarendon Press, Oxford.
5.3.3

- Lack D. (1969a). Subspecies and sympatry in Darwin's finches, *Evolution*, **23**, 252—263.
1.2.3
- Lack D. (1969b). The numbers of bird species on islands, *Bird Study*, **16**, 193—209.
20.2.1
- Lack D. (1971). *Ecological Isolation in Birds*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
7.8
- Lack D. (1976). *Island Birds*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
20.2.1
- Laine K., Henttonen H. (1983). The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia, *Oikos*, **40**, 407—418.
15.4.2
- Lanciani C. A. (1975). Parasite-induced alterations in host reproduction and survival, *Ecology*, **56**, 689—695.
12.5.5
- Lappe F. (1971). *Diet for a Small Planet*, Ballantine, New York.
3.6.2
- Larcher W. (1980). *Physiological Plant Ecology*, 2nd edn., Springer Verlag, Berlin.
2.6, 3.2, 3.2.2, 3.2.4
- Latch G. C. M., Lancashire J. A. (1970). The importance of some effects of fungal disease on pasture yield and composition, *Proceedings of the XIth International Grassland Congress*.
19.2.5
- Law R., Lewis D. H. (1983). Biotic environments and the maintenance of sex — some evidence from mutualistic symbiosis, *Biological Journal of the Linnean Society*, **20**, 249—276.
13.13
- Law R., Bradshaw A. D., Putwain P. D. (1977). Life history variation in *Poa annua*, *Evolution*, **31**, 233—246.
14.9.2
- Lawlor L. R. (1976). Molting, growth and reproductive strategies in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare*, *Ecology*, **57**, 1179—1194.
14.4.3
- Lawlor L. R. (1978). A comment on randomly constructed ecosystem models, *American Naturalist*, **112**, 445—447.
21.2.2
- Lawlor L. R. (1980). Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities, *American Naturalist*, **116**, 394—408.
18.4.1
- Lawrence W. H., Rediske J. H. (1962). Fate of sown douglas-fir seed, *Forest Science*, **8**, 211—218.
8.3
- Laws R. M. (1984). Seals. In: *Antarctic Ecology*, R. M. Laws ed., Academic Press, London.
1.4.2
- Lawton J. H. (1984). Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: The herbivores of bracken. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds., Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.2.1, 20.3.3
- Lawton J. H., Hassell M. P. (1981). Asymmetrical competition in insects, *Nature (London)*, **289**, 793—795.
7.3
- Lawton J. H., S. McNeill (1979). Between the devil and the deep blue sea: on the problems of being a herbivore. In: *Population Dynamics*, R. M. Anderson,

- B. D. Turner and L. R. Taylor eds., pp. 223—244. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
18.2.1
- Lawton J. H., May R. M. (1984). The birds of Selborne, *Nature* (London), 306, 732—733
15.2
- Lawton J. H., Price P. W. (1979). Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae, *Journal of Animal Ecology*, 48, 619—637.
19.1
- Lawton J. H., Rallison S. P. (1979). Stability and diversity in grassland communities, *Nature* (London), 279, 351.
21.2.3
- Lawton J. H., Schröder D. (1977). Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants, *Nature* (London), 265, 137—140.
20.3.3, 20.3.5
- Lawton J. H., Strong D. R. Jr. (1981). Community patterns and competition in folivorous insects, *American Naturalist*, 118, 317—338.
18.3.1
- Lawton J. H., Beddington J. R., Bonser R. (1974). Switching in invertebrate predators. In: *Ecological Stability*, M. B. Usher and M. H. Williamson eds., pp. 141—158, Chapman and Hall, London.
9.2.3
- Le Cren E. D. (1973). Some examples of the mechanisms that control the population dynamics of salmonid fish. In: *The Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations*, M. S. Bartlett and R. W. Hiorns eds., pp. 125—135, Academic Press, London.
6.3
- Lee K. E., Wood T. G. (1971). *Termites and Soils*, Academic Press, London.
11.3.1
- Leigh E. (1975). Population fluctuations and community structure. In: *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell eds., pp. 67—88, Junk, The Hague.
21.2.3
- Leith H. (1975). Primary productivity in ecosystems: comparative analysis of global patterns. In: *Unifying Concepts in Ecology*, W. H. van Dobben and R. H. Lowe-McConnell eds., Junk, The Hague.
17.2, 17.3.1
- Leverich W. J., Levin D. A. (1979). Age-specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*, *American Naturalist*, 113, 881—903.
4.5.1, 14.3
- Levin D. A., Kerster H. W. (1974). Gene-flow in seed plants, *Evolutionary Biology*, 7, 179—220.
5.6
- Levin S. A., Pimentel D. (1981). Selection of intermediate rates of increase in parasite-host systems, *American Naturalist*, 117, 308—315.
12.7
- Lewis D. H. (1974). Microorganisms and plants. The evolution of parasitism and mutualism, *Symposium of the Society for General Microbiology*, 24, 367—392.
13.7.3
- Lewis J. R. (1976). *The Ecology of Rocky Shores*, Hodder and Stoughton, London.
2.4, 2.10.
- Lidicker W. Z. Jr. (1975). The role of dispersal in the demography of small mammal populations. In: *Small Mammals: Their Productivity and Population*

- Dynamics, K. Petrusewicz, F. B. Golley and L. Ryszkowski eds., pp. 103—128, Cambridge University Press, New York.
5.5.4
- Likens G. E., Bormann F. G. (1975). An experimental approach to New England landscapes. In: Coupling of Land and Water Systems, A. D. Hasler ed., pp. 7—30, Chapman and Hall, London.
17.5
- Likens G. E., Bormann F. G., Pierce R. S., Fisher D. D. (1971). Nutrient-hydrologic cycle interaction in small forested watershed-ecosystems. In: Productivity of Forest Ecosystems, P. Duvingneaud ed., UNESCO, Paris.
17.5
- Limbaugh C. (1961). Cleaning symbiosis, Scientific American, 205, 42—49.
13.2.4
- Lindemann R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology, 23, 399—418.
14.4
- Lonsdale W. M., Watkinson A. R. (1982). Light and self-thinning, New Phytologist, 90, 431—435.
6.12
- Lonsdale W. M., Watkinson A. R. (1983). Plant geometry and self-thinning, Journal of Ecology, 71, 285—297.
6.12
- Lotka A. J. (1907). Studies on the mode of growth of material aggregates, American Journal of Science, 24, 199—216.
4.7
- Lotka A. J. (1925). Elements of Physical Biology, Williams and Wilkins, Baltimore.
7.4.1, 10.2
- Lovett Doust J. (1980). Experimental manipulation of patterns of resource allocation in the growth cycle and reproduction of *Smyrniolum olusatrum* L., Biological Journal of the Linnean Society, 13, 155—166.
14.12
- Lovett Doust L., Lovett Doust J. (1982). The battle strategies of plants, New Scientist, 95, 81—84.
5.8
- Lowe V. P. W. (1969). Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum, Journal of Animal Ecology, 38, 425—457.
4.6.1, 4.6.2
- Lubchenko J. (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities, American Naturalist, 112, 23—39.
19.2.2
- Luxmoore R. J., Stolzy L. H., Letey J. (1970). Oxygen diffusion in the soil plant system. IV. Oxygen concentration profiles, respiration rates, and radial oxygen losses predicted for rice roots, Agronomy Journal, 62, 329—332.
3.3.4
- MacArthur J. W. (1975). Environmental fluctuations and species diversity. In: Ecology and Evolution of Communities, M. L. Gody and J. M. Diamond eds., pp. 74—80, Belknap, Cambridge, Massachusetts.
22.3.3
- MacArthur R. H. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability, Ecology, 36, 533—536.
21.2.1
- MacArthur R. H. (1972). Geographical Ecology, Harper and Row, New York.
2.3, 2.4, 18.3.1, 22.1
- MacArthur R. H., Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species, American Naturalist, 101, 377—385.
7.5

- MacArthur R. H., Pianka E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment, *American Naturalist*, **100**, 603—609.
9.3.1
- MacArthur R. H., Wilson E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
14.8, 15.2.2, 19.1, 20.2.3, 20.3.5
- McBrayer J. F. (1973). Exploitation of deciduous litter by *Apheloria moutana* (Diplopoda: Eurydesmidae), *Pedobiologia*, **13**, 90—98.
11.3.2
- McCauley E., Briand F. (1979). Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis, *Limnology and Oceanography*, **24**, 243—252.
19.2.2
- McClure P. A., Randolph J. C. (1980). Relative allocation of energy to growth and development of homeothermy in the eastern wood rat (*Neotoma floridana*) and hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*), *Ecological Monographs*, **50**, 199—219.
14.1.3
- Mackerras M. I., Sandars D. F. (1955). The life history of the rat lung-worm, *Angiostrongylus cantonensis* (Chen) (Nematoda: Metastrongylidae), *Australian Journal of Zoology*, **3**, 1—21.
12.4
- Mackie G. L., Qadri S. U., Reed R. M. (1978). Significance of litter size in *Musculium securis* (Bivalvia: Sphaeriidae), *Ecology*, **59**, 1069—1074.
6.3
- McLachlan A. J., Pearce L. J., Smith J. A. (1979). Feeding interactions and cycling of peat in a bog lake, *Journal of Animal Ecology*, **48**, 851—861.
11.3.2
- MacLulich D. A. (1937). Fluctuations in numbers of the varying hare (*Lepus americanus*), University of Toronto Studies, Biology Series, **43**, 1—136.
10.1
- McMahon T. (1973). Size and shape in Biology, Science, N. Y., **179**, 1201—1204.
14.14.2
- McMillan C. (1957). Nature of the plant community. III. Flowering behaviour within two grassland communities under reciprocal transplanting, *American Journal of Botany*, **44**, 143—153.
1.5.1
- McNaughton S. J. (1975). *r*- and *K*-selection in *Typha*, *American Naturalist*, **109**, 251—261.
14.9.2
- McNaughton S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment of the role of empiricism in ecology, *American Naturalist*, **111**, 515—525.
21.2.2, 21.2.3, 21.4.4
- McNaughton S. J. (1978). Stability and diversity of ecological communities, *Nature* (London), **274**, 251—253.
21.2.3
- McNeill S. (1973). The dynamics of a population of *Leptoterna dolabrata* (Heteroptera: Miridae) in relation to its food resources, *Journal of Animal Ecology*, **42**, 495—507.
6.6
- Madge D. S. (1969). Field and laboratory studies on the activities of two species of tropical earthworms, *Pedobiologia*, **9**, 188—214.
11.2.2
- Margulis L. (1975). Symbiotic theory of the origin of eukaryotic organelles. In: *Symbiosis*, D. H. Jennings and D. L. Lee, eds., pp. 21—38, Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.11

- Marshall C., Sagar G. R. (1968). The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam.: a quantitative assessment, *Journal of Experimental Botany*, **19**, 785—794.
8.2.1
- Marshall D. R., Jain S. K. (1969). Interference in pure and mixed populations of *Avena fatua* and *A. barbata*, *Journal of Ecology*, **57**, 251—270.
7.9.1
- Marzusch K. (1952). Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung winterschlatternder Kartoffelkäfer, *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, **34**, 75—92.
2.2.3
- May R. M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature (London)*, **238**, 413—414.
21.2.2, 21.3
- May R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, Princeton.
7.5
- May R. M. (1975a). Biological populations obeying difference equations: stable points, stable cycles and chaos, *Journal of Theoretical Biology*, **49**, 511—524.
6.8.4
- May R. M. (1975b). Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities*, M. L. Cody and J. M. Diamond eds., pp. 81—120, Belknap, Cambridge, Massachusetts.
16.2.2, 20.3.2
- May R. M. (1976). Estimating r : a pedagogical note, *American Naturalist*, **110**, 496—499.
4.7
- May R. M. (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states, *Nature (London)*, **269**, 471—477.
10.6
- May R. M. (1978). The dynamics and diversity of insect faunas. In: *Diversity of Insect Faunas*, L. A. Mound and N. Waloff eds., Symposium of the Royal Entomological Society of London, **9**, 188—204, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
22.5
- May R. M. (1980). Nations and numbers, 1980, *Nature (London)*, **287**, 482—483.
4.7, 4.10
- May R. M. (1981a). Models for single populations. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 5—29, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2.2
- May R. M. (1981b). Models for two interacting populations. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., pp. 78—104, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
7.5
- May R. M. (1981c). Patterns in multi-species communities. In: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, 2nd edn., R. M. May ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
21.2.2
- May R. M. (1981d). Population biology of parasitic infections. In: *The Current Status and Future of Parasitology*, K. S. Warren and E. F. Purcell eds., pp. 208—235, Josiah Macy, Jr., Foundation, New York.
12.6.1
- May R. M. (1982). Mutualistic interactions among species, *Nature (London)*, **296**, 803—804.
13.1, 13.12, 13.13

- May R. M. (1983). Parasitic infections as regulators of animal populations, *American Scientist*, 71, 36—45.
12.6.5
- May R. M., Anderson R. M. (1979). Population biology of infectious diseases, *Nature* (London), 280, 455—461.
12.2
- May R. M., Anderson R. M. (1983). Epidemiology and genetics in the coevolution of parasites and hosts, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 219, 281—313.
12.7
- Maynard Smith J. (1972). *On Evolution*, Edinburgh University Press, Edinburgh.
5.4.2
- Maynard Smith J. (1974). *Models in Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge.
21.2.2
- Maynard Smith J. (1978). *The Evolution of Sex*, Cambridge University Press, Cambridge.
13.4
- Maynard Smith J., Slatkin M. (1973). The stability of predator-prey systems, *Ecology*, 54, 384—391.
6.8.2
- Mead C. J., Harrison J. D. (1979). Sand martin movements within Britain and Ireland, *Bird Study*, 26, 73—86.
5.4.1
- Menge B. A., Sutherland J. P. (1976). Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity, *American Naturalist*, 110, 351—369.
19.2.6
- Milinski M. (1979). An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51, 36—40.
9.8
- Miller D. (1970). Biological Control of Weeds in New Zealand 1927—1948, *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Information Series*, vol. 74, pp. 1—104.
10.1
- Miller M. R. (1975). Gut morphology of millards in relation to diet quality, *Journal of Wildlife Management*, 39, 168—173.
9.2.3
- Milne L. J., Milne M. (1976). The social behaviour of burying beetles, *Scientific American*, August, 84—89.
11.3.2
- Milton W. E. J. (1940). The effect manuring grazing and liming on the yield, botanical and chemical composition of natural hill pastures, *Journal of Ecology*, 28, 326—356.
19.2.2
- Milton W. E. J. (1947). The composition of natural hill pasture, under controlled and free grazing, cutting and manuring, *Welsh Journal of Agriculture*, 14, 182—195.
19.2.2
- Mithen R., Harper J. L., Weiner J. (1984). Growth and mortality of individual plants as a function of «available area», *Oecologia*, 62, 57—60.
6.10
- Monro J. (1967). The exploitation and conservation of resources by populations of insects, *Journal of Animal Ecology*, 36, 531—547.
9.7.3, 9.8, 10.4.1, 15.6.5
- Moran P. A. P. (1952). The statistical analysis of gamebird records, *Journal of Animal Ecology*, 21, 154—158.
15.4.1

- Moran P. A. P. (1953). The statistical analysis of the Canadian lynx cycle, *Australian Journal of Zoology*, **1**, 163—173.
15.4.1
- Moran V. C. (1980). Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts, *Ecological Monographs*, **5**, 153—164.
20.3.3
- Moreau R. E. (1952). The place of Africa in the palaearctic migration system, *Journal of Animal Ecology*, **21**, 250—271.
5.3.3
- Morris R. F. (1959). Single-factor analysis in population dynamics, *Ecology*, **40**, 580—588.
15.3.1
- Morris R. F. (ed.) (1963). The dynamics of epidemic spruce budworm populations, *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **31**, 1—332.
10.6.1
- Morrison G., Strong D. R. Jr. (1981). Spatial variations in egg density and the intensity of parasitism in a neotropical chrysomelid (*Cephaloleia consanguinea*), *Ecological Entomology*, **6**, 55—61.
9.7.1
- Moss B. (1980). *Ecology of Fresh Water*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
17.5
- Moss G. D. (1971). The nature of the immune response of the mouse to the bile duct cestode, *Hymenolepis microstoma*, *Parasitology*, **62**, 285—294.
12.4.1
- Moss R., Welch D., Rothery P. (1981). Effects of grazing by mountain hares and red deer on the production and chemical composition of heather, *Journal of Applied Ecology*, **18**, 487—496.
9.7
- Müller G., Foerster E. (1974). Entwicklung von Weidensaaten im Überflutungsbereich des Rheines bei Kleve, *Acker und Pflanzenbau*, **140**, 161—174.
19.4
- Müller H. J. (1970). Formen der Dormanz bei Insekten, *Nova Acta Leopoldina*, **191**, 1—27.
5.7
- Murdoch W. W. (1969). Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations, *Ecological Monographs*, **39**, 335—354.
9.2.3
- Murdoch W. W., Oaten A. (1975). Predation and population stability, *Advances in Ecological Research*, **9**, 1—131.
9.2.3, 9.9
- Murdoch W. W., Reeve J. D., Huffaker C. B., Kennett C. E. (1984). Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory, *American Naturalist*, **123**, 371—392.
10.4.1
- Murphy G. J. (1977). Glupeoids. In: *Fish Population Dynamics*, J. A. Gulland ed., pp. 283—308, Wiley-Interscience, New York.
10.8.2, 10.8.4
- Murton R. K. (1971). The significance of a specific search image in the feeding behaviour of the wood pigeon, *Behaviour*, **40**, 10—42.
9.2.3
- Murton R. K., Isaacson A. J., Westwood N. J. (1966). The relationships between wood pigeons and their clover food supply and the mechanism of population control, *Journal of Applied Ecology*, **3**, 55—93.
5.3.6, 9.7.1, 19.2.3
- Murton R. K., Westwood N. J., Isaacson A. J. (1974). A study of wood-pigeon

- shooting: the exploitation of a natural animal population, *Journal of Applied Ecology*, **11**, 61—81.
8.3
- Muscatine L., Pool R. R. (1979). Regulation of numbers of intracellular algae, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **204**, 115—139.
13.8
- Myers J. M., Krebs C. J. (1971). Genetic, behavioural and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster*, *Ecological Monographs*, **41**, 53—78.
5.5.1
- Namkoong G., Roberds J. H. (1974). Extinction probabilities and the changing age structure of redwood forests, *American Naturalist*, **108**, 355—368.
16.4.4
- Naylor R., Begon M. (1982). Variations within and between populations of *Littorina nigrolineata* Gray on Holy Island, Anglesey, *Journal of Conchology*, **31**, 17—30.
14.11
- Nicholson A. J. (1933). The balance of animal populations, *Journal of Animal Ecology*, **2**, 131—178.
15.2.1
- Nicholson A. J. (1954a). Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance, *Australian Journal of Zoology*, **2**, 1—8.
15.2.1
- Nicholson A. J. (1954a). Compensatory reactions of populations to stress, and their evolutionary significance, *Australian Journal of Zoology*, **2**, 1—8.
15.2.1
- Nicholson A. J. (1954b). An outline of the dynamics of animal populations, *Australian Journal of Zoology*, **2**, 9—65.
6.6, 8.3, 10.8, 15.2.1
- Nicholson A. J. (1957). The self adjustment of populations to change, *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, **22**, 153—172.
15.2.1
- Nicholson A. J. (1958). Dynamics of insect populations, *Annual Review of Entomology*, **3**, 107—136.
15.2.1
- Nicholson A. J., Bailey V. A. (1935). The balance of animal populations, *Proceedings of the Zoological Society of London*, **3**, 551—598.
10.2
- Nielsen B. O., Ejlerson A. (1977). The distribution pattern of herbivory in a beech canopy, *Ecological Entomology*, **2**, 293—299.
8.2.1
- Niklas K. J., Tiffney B. H., Knoll A. H. (1983). Patterns in vascular land plant diversification, *Nature (London)*, **303**, 614—616.
22.4.5
- Nixon M. (1969). The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck, *Proceedings of the Malacological Society of London*, **38**, 529—540.
4.8
- Noble I. R., Slatyer R. O. (1979). The effect of disturbance on plant succession, *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **10**, 135—145.
16.4.4
- Noble I. R., Slatyer R. O. (1981). Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire. In: *Fire and the Australian Biota*, A. M. Gill, R. H. Graves and I. R. Noble eds., *Australian Academy of Science*, Canberra.
16.4.4
- Noble J. C., Bell A. D., Harper J. L. (1979). The population biology of plants with

- clonal growth. I. The morphology and structural demography of *Carex arena-
ria*, *Journal of Ecology*, **67**, 983—1008.
4.2.1, 5.7.3
- Norton I. O., Sclater J. G. (1979). A model for the evolution of the Indian Ocean
and the break-up of Gondwanaland, *Journal of Geophysics Research*, **84**,
6803—6830.
1.2.1
- Noy-Meir I. (1975). Stability of grazing systems: an application of predator-
prey graphs, *Journal of Ecology*, **63**, 459—483.
10.6, 16.3.1
- Noyes J. S. (1974). The biology of the leek moth, *Acrolepia assectella* (Zeller),
Ph. D. thesis, University of London.
9.6, 9.7.1
- Nye P. H., Tinker P. B. (1977). Solute Movement in the Soil-Root System, Black-
well Scientific Publications, Oxford.
3.3.3
- Oakeshott J. G., May T. W., Gibson J. B., Willcocks D. A. (1982). Resource par-
titioning in five domestic *Drosophila* species and its relationships to ethanol,
Australian Journal of Zoology, **30**, 547—556.
11.3.1
- Obeid M., Machin D., Harper J. L. (1967). Influence of density on plant to plant
variations in fiber flax, *Linum usitatissimum*, *Crop Science*, **7**, 471—473.
6.10
- O'Dor R. K., Wells M. J. (1978). Reproduction versus somatic growth: hormonal
control in *Octopus vulgaris*, *Journal of Experimental Biology*, **77**, 15-
31.
4.8
- Ødum S. (1965). Germination of ancient seeds; floristical observations at
experiments with archeologically dated soil samples, *Dansk Botanisk Arkiv*
24, 1—70.
5.7.2
- Ødum S. (1978). Dormant Seeds in Danish Ruderal Soils, *Horsholm Arboretum*,
Denmark.
4.5.2
- Ogden J. (1968). Studies on reproductive strategy with particular reference to
selected composites, Ph. D. thesis, University of Wales.
14.9.2
- Ollason J. G. (1980). Learning to forage — optimally? *Theoretical Population
Biology*, **18**, 44—56.
9.11.3
- O'Neill R. V. (1976). Ecosystem persistence and heterotrophic regulation, *Ecology*,
57, 1244—1253.
21.5
- Ong C. K., Marshall C., Sagar G. R. (1978). The physiology of tiller death in
grasses. 2. Causes of tiller death in a grass sward, *Journal of the British
Grassland Society*, **33**, 205—211.
8.2.1
- Orshan G. (1963). Seasonal dimorphism of desert and mediterranean chama-
ephytes and its significance as a factor in their water economy. In: *The Water
Relations of Plants*, A. J. Rutter and F. W. Whitehead eds., pp. 207—222,
Blackwell Scientific Publications, Oxford.
1.6
- Osborn R. G. (1975). Models of lemming demography and avian predation near
Barrow, Alaska, M. S. thesis, San Diego State University.
15.4.2
- Packham J. R., Harding D. T. L. (1982). *Ecology of Woodland Processes*, Edward
Arnold, London.
16.4.4

- Paine R. T. (1966). Food web complexity and species diversity, *American Naturalist*, **100**, 65—75.
19.2.2, 19.2.6
- Paine R. T. (1979). Disaster, catastrophe and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*, *Science*, N. Y., **205**, 685—687.
7.6.1
- Paine R. T., Levin S. A. (1981). Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern, *Ecological Monographs*, **51**, 145—178.
19.2.2, 19.3.5
- Painter E. L., Detling J. K. (1981). Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass, *Journal of Range Management*, **34**, 68—71.
8.2.1
- Palmblad I. G. (1968). Competition studies on experimental populations of weeds with emphasis on the regulation of population size, *Ecology*, **49**, 26—34.
6.6
- Paris O. H., Pitelka F. A. (1962). Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland, *Ecology*, **43**, 229—248.
14.2.1
- Park T. (1948). Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst, *Ecological Monographs*, **18**, 267—307.
12.6.3, 19.2.5
- Park T. (1954). Experimental studies of interspecific competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*, *Physiological Zoology*, **27**, 177—238.
7.4.3
- Park T. (1962). Beetles, competition and populations, *Science*, N. Y., **138**, 1369—1375.
7.4.3
- Park T., Mertz D. B., Grodzinski W., Prus T. (1965). Cannibalistic predation in populations of flour beetles, *Physiological Zoology*, **38**, 289—321.
7.4.3
- Parker G. A. (1970). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition, *Journal of Animal Ecology*, **39**, 205—228.
9.8
- Parker G. A. (1984). Evolutionary stable strategies. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn., J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 30—61, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.4.2
- Parker G. A., Stuart R. A. (1976). Animal behaviour as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds, *American Naturalist*, **110**, 1055—1076.
9.11.1
- Parrish J. A. D., Bazzaz F. A. (1979). Differences in pollination niche relationships in early and late successional plant communities, *Ecology*, **60**, 597—610.
22.4.4
- Parrish J. A. D., Bazzaz F. A. (1982). Competitive interactions in plant communities of different successional ages, *Ecology*, **63**, 314—320.
22.4.4
- Parsons P. A., Spence G. E. (1981). Ethanol utilization: threshold differences among three *Drosophila* species, *American Naturalist*, **117**, 568—571.
11.3.1
- Pearl R. (1927). The growth of populations, *Quarterly Review of Biology*, **2**, 532—548.
6.4

- Pearl R. (1928). The Rate of Living, Knopf, New York.
4.5.1
- Pearsall W. H., Bengry R. P. (1940). The growth of *Chlorella* in darkness and in nutrient solution, *Annals of Botany*, **4**, 365—377.
6.4
- Pemadasa M. A., Greig-Smith P., Lovell P. H. (1974). A quantitative description of the distribution of annuals in the dune system at Aberffraw, Anglesey, *Journal of Ecology*, **62**, 379—402.
16.3.2
- Perrins C. (1964). Survival of young swifts in relation to brood-size, *Nature* (London), **201**, 1147—1149.
14.4.4
- Perrins C. M. (1965). Population fluctuations and clutch size in the great tit, *Parus major* L., *Journal of Animal Ecology*, **34**, 601—647.
4.6.3
- Perrins C. M. (1979). *British Tits*, Wm. Collins, London.
6.11
- Perrin C. (1966). Genetic polymorphism in parasitic systems, *Nature* (London), **212**, 266—267.
12.7
- Persson L. (1983). Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* population in a shallow eutrophic lake, *Oikos*, **40**, 197—207.
6.10
- Peterman R. M., Clark W. C., Holling C. S. (1979). The dynamics of resilience: shifting stability domains in fish and insect systems. In: *Population Dynamics*, R. M. Anderson, B. D. Turner and L. R. Taylor eds., pp. 321—341, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.6.1, 10.8.4
- Peters B. (1980). The demography of leaves in a permanent pasture, Ph. D. thesis, University of Wales.
3.4.3
- Peters R. H. (1983). *The Ecological Implucations of Body Size*, Cambridge University Press, Cambridge.
14.14.3
- Pianka E. R. (1967). On lizard species diversity: North American flatland desert: *Ecology*, **48**, 333—351.
22.3.1, 22.3.2
- Pianka E. R. (1970). On *r*- and *K*-selection, *American Naturalist*, **104**, 592—597.
14.8
- Pianka E. R. (1973). The structure of lizard communities, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 53—74.
18.4.1
- Pianka E. R. (1983). *Evolutionary Ecology*, 3rd edn., Harper and Row, New York.
22.4.1
- Pielou E. C. (1975). *Ecological Diversity*, John Wiley and Sons, New York.
16.3.1
- Pielou E. C. (1979). *Biogeography*, John Wiley and Sons, New York.
1.22
- 1.2.2
- Pijl L. van der (1969). *Principles of Dispersal in Higher Plants*, Springer Verlag, Berlin.
5.4.6
- Pillemer E. A., Tingey W. M. (1976). Hooked trichomes: a physical barrier to a major agricultural pest, *Science, N. Y.*, **193**, 482—4.
3.4.3

- Pimentel D., Levins S. A., Soans A. B. (1975). On the evolution of energy balance in some exploiter — victim systems, *Ecology*, **56**, 381—390.
17.4.1
- Pimm S. L. (1979a). Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis, *Oikos*, **33**, 351—357.
21.2.2, 21.3
- Pimm S. L. (1979b). The structure of food webs, *Theoretical Population Biology*, **16**, 144—158.
21.2.2
- Pimm S. L. (1980). Bounds on food web connectance, *Nature (London)*, **284**, 591.
21.2.2
- Pimm S. L. (1982). *Food Webs*, Chapman and Hall, London.
11.1, 21.2.2, 21.3
- Pimm S. L., Lawton J. H. (1977). The number of trophic levels in ecological communities, *Nature (London)*, **268**, 329—331.
21.4.2
- Pimm S. L., Lawton J. H. (1980). Are food webs divided into compartments? *Journal of Animal Ecology*, **49**, 879—898.
21.3, 21.4.2
- Pisek A., Larcher W., Vegis A., Napp-Zin K. (1973). The normal temperature range. In: *Temperature and Life*, H. Precht, J. Christopherson, H. Hensel and W. Larcher eds., pp. 102—194, Springer-Verlag, Berlin.
2.12, 17.3.1
- Pitcher T. J., Hart P. J. B. (1982). *Fisheries Ecology*, Croom Helm, London.
10.8.3, 10.8.6
- Podoler H., Rogers D. J. (1975). A new method for the identification of key factors from life-table data, *Journal of Animal Ecology*, **44**, 85—114.
15.3.1
- Poljar T. M. (1981). A management perspective of population modelling. In: *Dynamics of Large Mammal Populations*, D. W. Fowler and T. D. Smith eds., pp. 241—261, Wiley-Interscience, New York.
10.8.3
- Pond C. M. (1981). Storage. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*, C. R. Townsend and P. Calow eds., pp. 190—219, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
14.4.4
- Poole R. W. (1978). *An Introduction to Quantitative Ecology*, McGraw Hill, New York.
15.4.1
- Potts G. R., Tapper S. C., Hudson P. J. (1984). Population fluctuations in red grouse: Analysis of bag records and a simulation model, *Journal of Animal Ecology*, **53**, 21—36.
12.5.5, 12.6.5, 15.4.1
- Prance G. T. (1981). Discussion. In: *Vicariance Biogeography: A Critique*, G. Nelson and D. E. Rosen eds., pp. 395—405, Columbia University Press, New York.
22.3.4
- Pratt D. M. (1943). Analysis of population development in *Daphnia* at different temperatures, *Biological Bulletin*, **85**, 116—140.
4.3
- Preston F. W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity, *Ecology*, **43**, 185—215, 410—432.
20.3.2
- Price M. V., Waser N. M. (1979). Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsoni*, *Nature (London)*, **277**, 294—7.
5.6

- Price P. W. (1980). *Evolutionary Biology of Parasites*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 8.1
- Pugh G. J. F. (1980). Strategies in fungal ecology, *Transactions of the British Mycological Society*, 75, 1—14.
- 11.2.1
- Pulliam H. R., Curaco T. (1984). Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 2nd edn., J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 122—147, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 5.3.6
- Putman R. J. (1978a). Patterns of carbon dioxide evolution from decaying carrion. Decomposition of small mammal carrion in temperate systems 1, *Oikos*, 31, 47—57.
- 11.2.3
- Putman R. J. (1978b). Flow of energy and organic matter from a carcass during decomposition. Decomposition of small mammal carrion in temperate systems 2, *Oikos*, 31, 58—68.
- 11.3.2
- Putman R. J. (1983). *Carrion and Dung: The Decomposition of Animal Wastes*, Edward Arnold, London.
- 11.3.2
- Pyke G. H. (1982). Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure, *Ecology*, 63, 555—573.
- 18.3.1, 18.4.2
- Rabinowitz D. (1981). Seven forms of rarity. In: *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*, H. Synge ed., pp. 205—217, John Wiley and Sons, Chichester.
- 15.7
- Rabotnov T. A. (1964). On the biology of monocarpic perennial plants, *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists*, 71, 47—55. (In Russian.)
- 5.7.3
- Rafes P. M. (1970). Estimation of the effects of phytophagous insects on fore production. In: *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, D. E. Reichle ed., pp. 100—106, Springer-Verlag, New York.
- 8.2.5
- Raffaelli D. G., Hughes R. N. (1978). The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*, *Journal of Animal Ecology*, 47, 71—83.
- 14.11
- Randall M. G. M. (1982). The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England, *Journal of Animal Ecology*, 51, 993—1016.
- 2.4
- Ranwell D. S. (1972). *Ecology of Salt Marshes and Sand Dunes*, Chapman and Hall, London.
- 2.7
- Ranwell D. S. (1974). The salt marsh to tidal woodland transition, *Hydrobiological Bulletin (Amsterdam)*, 8, 139—151.
- 16.4.2, 16.4.3
- Rathcke B. J. (1976). Competition and coexistence within a guild of herbivorous insects, *Ecology*, 57, 76—87.
- 18.3.1
- Rathcke B. J., Poole D. O. (1975). Coevolutionary race continues: butterfly larval adaptations to plant trichomes, *Science*, N. Y., 187, 175.
- 3.4.3
- Raunkiaer C. (1934). *The Life Forms of Plants*, Oxford University Press, Oxford.

- (Translated from the original published in Danish, 1907.)
1.4.1
- Rausher M. D. (1978). Search image for leaf shape in a butterfly, *Science*, N. Y., **200**, 1071—1073.
19.2.3
- Raushke E., Haar T. H. von der, Bardeer W. R., Pasternak M. (1973). The annual radiation of the earth-atmosphere system during 1969—70 from Nimbus measurements, *Journal of the Atmospheric Sciences*, **30**, 341—346.
3.2
- Reichle D. E. (1970). *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*, Springer-Verlag, New York.
17.2, 17.3.1
- Rejmanek M., Stary P. (1979). Connectance in real biotic communities and critical values for stability in model ecosystems, *Nature (London)*, **280**, 311—313.
21.2.2
- Rex M. A. (1981). Community structure in the deep sea benthos, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **12**, 331—353.
22.4.3
- Rey J. R. (1981). Ecological biogeography of athropods on *Spartina* islands in northwest Florida, *Ecological Monographs*, **51**, 237—265.
19.1
- Reynoldson T. B., Bellamy L. S. (1971). The establishment of interspecific competition in field populations with an example of competition in action between *Polycelis nigra* and *P. tenuis* (Turbellaria, Tricladidae). In: *Dynamics of Populations*, P. J. den Boer and G. R. Gradwell eds., pp. 282—297, *Proceedings of the Advanced Study Institute in Dynamics of Numbers in Populations*, Oosterbeek, Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
15.6.2
- Rhoades D. F., Cates R. G. (1976). Towards a general theory of plant antiherbivore chemistry, *Recent Advances in Phytochemistry*, **10**, 168—213.
3.4.3
- Richards B. N. (1974). *Introduction to the Soil Ecosystem*, Longman, Harlow, Essex.
16.4.1
- Richards O. W., Davies R. G. (1977). *Imm's General Textbook of Entomology*, Vol. 1. Structure, Physiology and Development, Vol. 2. Classification. Biology, John Wiley and Sons, New York.
3.4.1
- Richards O. W., Waloff N. (1954). Studies on the biology and population dynamics in British grasshoppers, *Anti-Locust Bulletin*, **17**, 1—182.
4.5.1, 5.7.1, 6.4
- Richman S. (1958). The transformation of energy by *Daphnia pulex*, *Ecological Monographs*, **28**, 273—291.
8.4
- Ridley H. N. (1930). *The Dispersal of Plants Throughout the World*, L. Reeve and Company, Ashford, Kent.
5.4.6
- Rieck A. F., Belli J. A., Blaskovics M. E. (1960). Oxygen consumption of whole animal tissues in temperature acclimated amphibians, *Proceedings of the Society of Experimental Biology and Medicine*, **103**, 436—439.
2.2.6
- Rigler F. H. (1961). The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus, *Canadian Journal of Zoology*, **39**, 857—868.
9.5.2
- Roberts H. A. (1964). Emergence and longevity in cultivated soil of seeds of

- some annual weeds, *Weed Research*, 4, 296—307.
4.5.2
- Rodin L. E. et al. (1975). Primary productivity of the main world ecosystems. In: *Proceedings of the First International Congress of Ecology*, pp. 176—181, Centre for Agricultural Publications, Wageningen.
17.2
- Rohde K. (1978). Latitudinal differences in host-specificity of marine Monogenea and Digenea, *Marine Biology*, 47, 125—134.
22.4.1
- Rohmeder E. (1967). Beziehungen zwischen Fruchtbzw. Samenerzeugung und Holzerzeugung der Waldbäume, *Allgemeine Forstzeitung*, 22, 33—39.
8.4
- Room P. M., Harley K. L. S., Forno I. W., Sands D. P. A. (1981). Successful biological control of the floating weed *Salvinia*, *Nature (London)*, 294, 78—80.
15.6.4
- Root R. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher, *Ecological Monographs*, 37, 317—350.
1.3, 18.3.1
- Rosenzweig M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time, *Science, N. Y.*, 171, 385—387.
22.3.1
- Rosenzweig M. L., Abramsky Z. (1980). Microtine cycles: the role of habitat heterogeneity, *Oikos*, 34, 141—146.
15.4.2
- Rosenzweig M. L., MacArthur R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions, *American Naturalist*, 97, 209—223.
10.2
- Ross M. A., Harper J. L. (1972). Occupation of biological space during seedling establishment, *Journal of Ecology*, 60, 77—88.
6.10
- Ross R., Thomson D. (1910). A case of sleeping sickness studied by precise enumerative methods: Regular periodical increase of the parasite described, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 82, 411—415.
12.7
- Roth G. D. (1981). *Collins Guide to the Weather*, Wm. Collins, London.
2.3
- Rotheray G. E. (1979). The biology and host searching behaviour of a cynipid parasite of aphidophagous syrphid larvae, *Ecological Entomology*, 4, 75—82.
9.10
- Rovira A. D., Campbell R. E. (1974). Scanning electron microscopy of micro-organisms on the roots of wheat, *Microbial Ecology*, 1, 15—23.
11.2.1
- Rubenstein D. I. (1981). Individual variation and competition in the Everglades pygmy sunfish, *Journal of Animal Ecology*, 50, 337—350.
6.10
- Russell E. W. (1973). *Soil Conditions and Plant Growth*, 10th edn., Longman, London.
3.2.2
- Ryle G. J. A. (1970). Partition of assimilates in an annual and a perennial grass, *Journal of Applied Ecology*, 7, 217—227.
8.2.1
- Sagar G. R., Harper J. L. (1960). Factors affecting the germination and early establishment of plantains (*Plantago lanceolata*, *P. media* and *P. major*). In: *The Biology of Weeds*. J. L. Harper ed., pp. 236—244, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.6.1

- Sakai A., Otsuka K. (1970). Freezing resistance of alpine plants, *Ecology*, **51**, 665—671.
2.2.8
- Sakai K. I. (1958). Studies on competition in plants and animals. IX. Experimental studies on migration in *Drosophila melanogaster*, *Evolution*, **12**, 93—101.
5.5.1
- Sale P. F. (1977). Maintenance of high diversity in coral reef fish communities, *American Naturalist*, **111**, 337—359.
19.3.2
- Sale P. F. (1979). Recruitment, loss and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes, *Oecologia*, **42**, 159—177.
19.3.2
- Sale P. F., Douglas W. A. (1984). Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure, *Ecology*, **65**, 409—422.
19.3.2
- Salisbury E. J. (1942). *The Reproductive Capacity of Plants*, Bell, London.
14.9.2
- Salonen K., Jones R. I., Arvola L. (1984). Hypolimnetic retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton, *Freshwater Biology*, **14**, 431—438.
5.3.1
- Sanders H. L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study, *American Naturalist*, **102**, 243—282.
22.4.3
- Sarukhán J. (1974). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris*. II. Reproductive strategies and seed population dynamics, *Journal of Ecology*, **62**, 151—177.
8.2.6, 15.2
- Sarukhán J., Harper J. L. (1973). Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship, *Journal of Ecology*, **61**, 675—716.
15.2
- Shaffer W. M. (1974). Optimal reproductive effort in fluctuating environments, *American Naturalist*, **108**, 783—790.
14.10.1
- Schildknecht H. (1971). Evolutionary peaks in the defensive chemistry of insects, *Endeavour*, **30**, 136—141.
8.4.3
- Schindler D. W. (1978). Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters, *Limnology and Oceanography*, **23**, 478—486.
17.3.1, 17.3.3
- Schmidt-Nielsen K. (1983). *Animal Physiology*, Cambridge University Press, Cambridge.
2.2.3
- Schmidt-Nielsen K. (1984). *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge University Press, Cambridge.
14.14.3
- Schoener T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities, *Science*, N. Y., **185**, 27—39.
18.3.1
- Schoener T. W. (1983). Field experiments on interspecific competition, *American Naturalist*, **122**, 240—285.
7.9, 18.2
- Schoener T. W. (1984). Size differences among sympatric, bird-eating hawks: a worldwide survey. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds,

- pp. 254—281, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.2, 18.4.2
- Schopf Y. J. M. (1974). Permo-Triassic extinctions: relation to sea-floor spreading, *Journal of Geology*, 82, 129—143.
22.4.5
- Schultz A. M. (1964). The nutrient recovery hypothesis for arctic microtine cycles. II. Ecosystem variables in relation to arctic microtine cycles. In: *Grazing in Terrestrial and Marine Environments*, D. J. Crisp ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
15.4.2
- Schultz A. M. (1969). A study of an ecosystem: The arctic tundra. Un: *The Ecosystem Concept in Natural Resource Management*, G. M. van Dyne ed., Academic Press, New York.
15.4.2
- Schulze E. D. (1970). Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren in Freiland, *Flora*, Jena, 159, 177—232.
17.3.1
- Schulze E. D., Fuchs M. I., Fuchs M. (1977a). Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest in northern Germany. I. Biomass distribution and daily CO₂ uptake in different crown layers, *Oecologia*, 29, 43—61.
17.3.1
- Schulze E. D., Fuchs M., Fuchs M. I. (1977b). Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. III. The significance of the evergreen habit, *Oecologia*, 30, 239—248.
17.3.1
- Schwerdtfeger F. (1941). Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten, *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 28, 254—303.
10.6.1
- Sherman P. W. (1981). Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. In: *Natural Selection and Social Behaviour: Recent Research and New Theory*, R. D. Alexander and D. W. Tinkle eds., pp. 311—331, Chiron Press, New York.
6.16
- Shorrocks B., Begon M. (1975). A model of competition, *Oecologia*, 20, 363—367.
19.4.1
- Shorrocks B., Rosenwell J., Edwards K., Atkinson W. (1984). Competition may not be a major organising force in many communities of insect, *Nature* (London), 310, 310—312.
18.2.2
- Shryock H. S., Siegel J. S., Stockwell E. G. (1976). *The Methods and Materials of Demography*, Academic Press, New York.
4.10
- Shure D. J. (1973). Radionuclide tracer analysis of trophic relationships in an old-field ecosystem, *Ecological Monographs*, 43, 1—19.
21.3
- Sibma L., Kort J., de Wit C. T. (1964). Experiments on competition as a means of detecting possible damage by nematodes, *Jaarboek, Instituut voor biologischen scheikundig onderzoek van Landbouwgewassen*, 1964, 119—124.
8.2.2
- Sih A. (1982). Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta hoffmanni*, *Ecology*, 63, 786—796.
9.4
- Silander J. A., Antonovics J. (1982). A perturbation approach to the analysis of

- interspecific interactions in a coastal plant community, *Nature* (London), **298**, 557—560.
15.6.3
- Silvertown J. W.* (1980). The evolutionary ecology of mast seeding in trees, *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**, 235—250.
8.4
- Silvertown J. W.* (1982). *Introduction to Plant Population Ecology*, Longman, London.
15.3.2
- Simberloff D. S.* (1976). Experimental zoogeography of islands: effects of island size, *Ecology*, **57**, 629—648.
20.2.4
- Simberloff D.* (1984). Properties of coexisting bird species in two archipelagoes. In: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, D. R. Strong, D. Simberloff, L. G. Abele and A. B. Thistle eds., pp. 234—253, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
18.4.2
- Simberloff D. S., Abele L. G.* (1976). Island biogeography theory and conservation practice, *Science*, N. Y., **191**, 285—286.
20.4
- Simberloff D., Boecklen W.* (1981). Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition, *Evolution*, **35**, 1206—1228.
18.4.2
- Simberloff D. S., Wilson E. O.* (1969). Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands, *Ecology*, **50**, 278—296.
20.3.4
- Simon J. L., Dauer D. M.* (1977). Re-establishment of a benthic community following natural defaunation. In: *Ecology of Marine Benthos*, B. C. Coull ed., pp. 139—154, University of South Carolina Press, Columbia.
20.3.2
- Sinclair A. R. E.* (1973). Regulation, and population models for a tropical ruminant, *East African Wildlife Journal*, **11**, 307—16.
15.3.2
- Sinclair A. R. E.* (1975). The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems, *Journal of Animal Ecology*, **44**, 497—520.
8.4
- Skidmore D. I.* (1983). Population dynamics of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, Ph. D. thesis, University of Wales.
12.3.2
- Skogland T.* (1983). The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer, *Oecologia*, **60**, 156—168.
6.5
- Slobodkin L. B., Richman S.* (1956). The effect of removal of fixed percentages of the newborn on size and variability in populations of *Daphnia pulicaria* (Forbes), *Limnology and Oceanography*, **1**, 209—237.
10.8.6
- Slobodkin L. B., Smith F. E., Hairston N. G.* (1967). Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature, *American Naturalist*, **101**, 109—124.
18.2.1
- Smith D. C.* (1979). From extracellular to intracellular: the establishment of a symbiosis, *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **204**, 131—139.
13.1
- Smith F. E.* (1961). Density dependence in the Australian thrips, *Ecology*, **42**, 403—407.
15.3.1
- Smith J. N. M.* (1974). The food searching behaviour of two European thrushes.

- II. The adaptiveness of the search patterns, *Behaviour*, **49**, 1—61.
9.10
- Smith J. N. M., Dawkins R. (1971). The hunting behaviour of individual great tits in relation to spatial variations in their food density, *Animal Behaviour*, **19**, 695—706.
9.7.1
- Smith R. H., Bass M. H. (1972). Relation of artificial pod removal to soybean yields, *Journal of Economic Entomology*, **65**, 606—608.
8.2.1
- Snaydon R. W., Bradshaw A. D. (1969). Differences between natural populations of *Trifolium repens* L. in response to mineral nutrients. II. Calcium, magnesium and potassium, *Journal of Applied Ecology*, **6**, 185—202.
1.5.1
- Snell T. W., King C. E. (1977). Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction, *Evolution*, **31**, 882—890.
14.4.1
- Snodgrass R. E. (1944). The feeding apparatus of biting and sucking insects affecting man, *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **104** (7), 113.
3.4.1
- Snyman A. (1949). The influence of population densities on the development and oviposition of *Plodia interpunctella* Hubn. (Lepidoptera), *Journal of the Entomological Society of South Africa*, **12**, 137—171.
6.6
- Solbrig O. T., Simpson B. B. (1974). Components of regulation of a populations of dandelions in Michigan, *Journal of Ecology*, **62**, 473—486.
14.7.2
- Solbrig O. T., Simpson B. B. (1977). A garden experiment on competition between biotypes of the common dandelion (*Taraxacum officinale*), *Journal of Ecology*, **65**, 427—430.
14.7.2
- Solomon M. E. (1949). The natural control of animal populations, *Journal of Animal Ecology*, **18**, 1—35.
9.5
- Sorensen A. E. (1978). Somatic polymorphism and seed dispersal, *Nature (London)*, **276**, 174—176.
5.4.5
- Soulé M. E., Wilcox B. A. (1980). *Conservation Biology: an Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
20.4
- Sousa W. P. (1979a) Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community, *Ecological Monographs*, **49**, 227—254.
15.4.3
- Sousa W. P. (1979b). Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity, *Ecology*, **60**, 1225—1239.
19.3.4
- Southern H. N. (1970). The natural control of a population of tawny owls (*Strix aluco*), *Journal of Zoology*, **162**, 197—285.
10.1, 16.3.2
- Southwood T. R. E. (1961). The number of species of insect associated with various trees, *Journal of Animal Ecology*, **30**, 1—8.
20.2.4
- Southwood T. R. E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337—365.
14.1, 14.6.1
- Southwood T. R. E. (1978a). *Ecological Methods*, 2nd edn., Chapman and Hall, London.
4.3, 5.2

- Southwood T. R. E. (1978b). The components of diversity, Symposium of the Royal Entomological Society of London, 9, 19—40.
18.2.1
- Southwood T. R. E., Moran V. C., Kennedy C. E. J. (1982) The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees, Journal of Animal Ecology, 51, 635—649.
20.4
- Spooner G. M. (1947). The distribution of *Gammarus* species in estuaries, Journal of the Marine Biological Association, 27, 1—52.
2.7
- Spradbery J. P. (1970). Host finding of *Rhyssa persuasoria* (L.), an ichneumonid parasite of siricid woodwasps, Animal Behaviour, 18, 103—114.
9.6
- Sprague M. A. (1954). The effect of grazing management on forage and grain production from rye, wheat and oats, Agronomy Journal, 46, 29—33.
8.3
- Sprent J. I. (1979). The Biology of Nitrogen Fixing Organisms, McGraw Hill, London.
13.10.1
- Staaland H., White R. G., Luick J. R., Holleman D. F. (1980). Dietary influences on sodium and potassium metabolism of reindeer, Journal of Zoology, 58, 1728—1734.
9.2.2
- Stafford J. (1971). Heron populations of England and Wales 1928—1970, Bird Study, 18, 218—221.
10.6.1
- Stahler A. N. (1960). Physical Geography, 2nd edn., John Wiley and Sons.
1.6
- Stanley S. M. (1976). Ideas on the timing of metazoan diversification, Paleobiology, 2, 209—219.
22.4.5
- Stanley S. M. (1979). Macroevolution, W. H. Freeman, San Francisco.
22.3.5
- Stapledon R. C. (1928). Cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.): ecotypes in relation to the biotic factor, Journal of Ecology, 16, 72—104.
1.5.1
- Stearns S. C. (1976). Life history tactics: a review of the ideas, Quarterly Review of Biology, 51, 3—47.
14.10.1
- Stearns S. C. (1977). The evolution of life history traits, Annual Review of Ecology and Systematics, 8, 145—171.
14.9.3, 22.5
- Stearns S. C. (1980). A new of life-history evolution, Oikos, 35, 266—281.
14.13
- Stehli F. G., McAlester A. L., Helsley C. E. (1967). Taxonomic diversity of recent bivalves and some implications for geology, Geological Society of America Bulletin, 78, 455—466.
22.4.1
- Stemberger R. S., Gilbert J. J. (1984). Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*, Freshwater Biology, 14, 639—648.
3.4.3
- Stenseth N. C. (1983). Causes and consequences of dispersal in small mammals. In: The Ecology of Animal Movement, I. R. Swingland and P. J. Greenwood eds., pp. 63—101, Oxford University Press, Oxford.
15.4.2
- Stephens G. R. (1971). The relation of insect defoliation to mortality in Connec-

- Net forests, Connecticut Agricultural Experimental Station Bulletin, 723, 1—16.
8.2.4
- Stern W. R., Donald C. M. (1862). Light relationships in grass-clover swards, Australian Journal of Agricultural Research, 13, 599—614.
3.2.3
- Stout J., Vandermeer J. (1975). Comparison of species richness for stream-inhabiting insects in tropical and mid-latitude streams, American Naturalist, 109, 263—280.
22.4.1
- Stribley D. P., Tinker P. B., Snellgrove R. C. (1980). Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the relations of plant growth, internal phosphorus concentration and soil phosphate analysis, Journal of Soil Science, 31, 655—672.
13.7.2
- Storbel G. A., Lanier G. N. (1981). Dutch elm disease, Scientific American, 245, 40—50.
8.2.2
- Strong D. R. Jr. (1974). Rapid asymptotic species accumulation in phytophagous insect communities: the pests of Cacao, Science, N. Y., 185, 1064—1066.
19.1
- Strong D. R. Jr. (1982). Harmonious coexistence of hispine beetles on *Heliconia* in experimental and natural communities, Ecology, 63, 1039—1049.
18.3.1
- Strong D. R. Jr., Levin D. A. (1979). Species richness of plant parasites and growth form of their hosts, American Naturalist, 114, 1—22.
20.3.3
- Strong D. R. Jr., Simberloff D. S. (1981). Straining at gnats and swallowing ratios: character displacement, Evolution, 35, 810—812.
18.4.2
- Strong D. R. Jr., Lawton J. H., Southwood T. R. E. (1984). Insects of Plants: Community Patterns and Mechanisms, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
18.2.1, 18.3.1, 19.1, 22.4.5
- Strong D. R. Jr., Szyska L. A., Simberloff D. S. (1979). Tests of community-wide character displacement against null hypotheses, Evolution, 33, 897—913.
18.4.2
- Stubbs M. (1977). Density dependence in the life-cycles of animals and its importance in *K*- and *r*-strategies, Journal of Animal Ecology, 46, 677—688.
15.3.2
- Suberkropp K., Godshalk G. L., Klug M. J. (1976). Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream, Ecology, 57, 720—727.
11.2.1
- Sullivan T. P., Sullivan D. S. (1982). Population dynamics and regulation of the Douglas squirrel (*Tamiasciurus douglasii*) with supplemental food, Oecologia, 53, 264—270.
15.6.2
- Summerhayes V. S., Elton C. S. (1923). Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island, Journal of Ecology, 11, 214—286.
21.3
- Sunderland K. D., Hassall M., Sutton S. L. (1976). The population dynamics of *Philoscia muscorum* (Crustacea, Onisoidae) in a dune grassland ecosystem, Journal of Animal Ecology, 45, 487—506.
4.5.3
- Sunderland N. (1960). Germination of the seeds of angiospermous root parasites.

- In: *The Biology of Weeds*, J. L. Harper ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
5.7.4
- Sutcliffe J. (1977). *Plants and Temperature*, Edward Arnold, London.
2.2.7, 2.2.8
- Sutherland W. J. (1982). Do oystercatchers select the most profitable cockles? *Animal Behaviour*, 30, 857—861.
9.5.1
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. (1979). *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
11.2.2, 11.2.4, 11.3.1, 17.5
- Symonides E. (1977). Mortality of seedlings in the natural psammophyte populations, *Ekologia Polska*, 25, 635—651.
15.3.2
- Symonides E. (1979a). The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations, *Ekologia Polska*, 27, 191—234.
6.6, 15.2, 15.3.2, 15.4.3
- Symonides E. (1979b). The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. IV. Population phenomena as a phytocenose-forming factor, (A summing-up discussion.), *Ekologia Polska*, 27, 259—281.
15.3.2, 15.4.3
- Takahashi F. (1968). Functional response to host density in a parasitic wasp, with reference to population regulation, *Researches in Population Ecology*, 10, 54—68.
9.5.3
- Tamarin R. H. (1978). Dispersal, population regulation, and K-selection in field mice, *American Naturalist*, 112, 545—555.
15.4.2
- Tamm C. O. (1956). Further observations on the survival and flowering of some perennial herbs, *Oikos*, 7, 274—292.
6.10
- Tansley A. G. (1917). On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil, *Journal of Ecology*, 5, 173—179.
7.2.2
- Tansley A. G. (1939). *The British Islands and their Vegetation*, Cambridge University Press, Cambridge.
16.4.5
- Tansley A. G., Adamson R. S. (1925). Studies on the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire—Sussex border, *Journal of Ecology*, 13, 177—223.
15.6.4, 19.2.1
- Taylor D. L. (1975). Symbiotic dinoflagellates. In: *Symbiosis*, D. H. Jennings and D. L. Lee eds., Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.8
- Taylor F. J. R. (1982). Symbioses in marine microplankton, *Annales de l'Institut Oceanographique*, Paris, 58(S), 61—90.
13.8
- Temple S. A. (1977). Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant, *Science*, N. Y., 197, 885—886.
8.2.6
- Thiegles B. A. (1968). Altered polyphenol metabolism in the foliage of *Pinus sylvestris* associated with European pine sawfly attack, *Canadian Journal of Botany*, 46, 724—725.
8.2.3
- Thomas A. S. (1963). Further changes in vegetation since the advent of myxo-

- matosis, *Journal of Ecology*, **51**, 151—183.
16.4.4
- Thompson D. B. A. (1983). Prey assessment by plovers (Charadriidae): net rate of energy intake and vulnerability to kleptoparasites, *Animal Behaviour*, **31**, 1226—1236.
9.4
- Thompson D. B. A., Barnard C. (1984). Prey selection by plovers: optimal foraging in mixed-species groups, *Animal Behaviour*, **32**, 554—563.
9.4
- Thompson D. J. (1975). Towards a predator-prey model incorporating age-structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*, *Journal of Animal Ecology*, **44**, 907—916.
9.5.1
- Thompson J. N. (1982). *Interaction and Coevolution*, Wiley-Interscience, New York.
8.1
- Thompson K., Grime J. P. (1979). Seasonal variation in seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats, *Journal of Ecology*, **67**, 893—921.
4.5.2
- Thornback J., Jenkins M. (1982). The I.U.C.N. Mammal Red Data Book, Part I. Threatened mammalian taxa of the Americas and the Australasian zoogeographic region (excluding Cetacea), I.U.C.N., Gland, Switzerland.
15.7.2
- Tilman D. (1977). Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach, *Ecology*, **58**, 338—348.
7.11.1
- Tilman D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
3.1, 3.6, 7.11.1, 18.3.2, 22.3.1
- Tilman D., Mattson M., Langer S. (1981). Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory, *Limnology and Oceanography*, **26**, 1020—1033.
7.2.5
- Tinbergen L. (1960). The natural control of insects in pinewoods. 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds, *Archives néerlandaises de Zoologie*, **13**, 266—336.
9.2.3
- Tinker P. H. B. (1975). Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on higher plants. In: *Symbiosis*, D. H. Jennings and D. L. Lee eds., Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.7.1
- Tisdale W. H. (1919). Physoderma disease of corn, *Journal of Agricultural Research*, **16**, 137—154.
12.2.1
- Tonn W. M., Magnuson J. J. (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes, *Ecology*, **63**, 1149—1166.
20.3.1, 22.3.1
- Toth J. A., Papp L. B., Lenkey B. (1975). Litter decomposition in an oak forest ecosystem (*Quercetum petraeae* Cerris) in northern Hungary studied in the framework of «Sikfökt Project». In: *Biodegradation et Humification*, G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey, J. A. Cancela da Fonseca eds., pp. 41—58, Pierrance Editeur, Sarregue Mines.
11.2.1
- Townsend C. R. (1980). *The Ecology of Streams and Rivers*, Edward Arnold, London.
2.8, 2.9, 5.4.7
- Townsend C. R., Hildrew A. G. (1978). Predation strategy and resource utilisation

- tion by *Plectrocnemia conspersa* (Curtis) (Trichoptera: Polycentropodidae), Proceedings of the Second International Symposium on Trichoptera, pp. 299—307, Junk, The Hague.
9.10, 19.2.3
- Townsend C. R., Hildrew A. G. (1980). Foraging in a patchy environment by a predatory net-sprinning caddis larva: A test of optimal foraging theory, *Oecologia*, 47, 219—221.
9.10
- Townsend C. R., Hughes R. N. (1981). Maximizing net energy returns from foraging. In: *Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use*, C. R. Townsend and P. Calow eds., pp. 86—108, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.3.1, 9.11.3
- Townsend C. R., Winfield I. J. (1985). The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. In: *Fish Energetics — A New Look*, P. Calow and P. Tytler eds., Croom Helm, Beckenham.
9.4
- Townsend C. R., Hildrew A. G., Francis J. E. (1983). Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors, *Freshwater Biology*, 13, 521—544.
16.3.2, 22.3.4
- Trench R. K. (1975). Of «leaves that crawl»: functional chloroplasts in animal cells. In: *Symbiosis*, D. H. Jennings and D. L. Lee eds., pp. 229—266, Symposium 29, Society for Experimental Biology, Cambridge University Press, Cambridge.
13.9
- Tripp M. R. (1974). A final comment on invertebrate immunity. In: *Contemporary Topics in Immunobiology*, Vol. 4, E. L. Cooper ed., pp. 289—290, Plenum Press, New York.
12.5.2
- Turesson G. (1922). The genotypical response of the plant species to the habitat, *Hereditas*, 6, 147—236.
1.5.1
- Turkington R., Harper J. L. (1979). The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine scale biotic differentiation, *Journal of Ecology*, 67, 245—254.
1.5.2
- Turkington R. A., Cavers P. B., Aarssen L. W. (1977). Neighbour relationships in grass-legume communities: I. Interspecific contacts in four grassland communities near London, Ontario, *Canadian Journal of Botany*, 55, 2701—2711.
18.3.2
- Turnbull A. L. (1962). Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* Clerck (Aranaea: Linyphiidae), *Canadian Entomologist*, 96, 568—579.
8.4
- Turrill W. B. (1964). Joseph Dalton Hooker, Nelson, London.
2.4
- Urqhart F. A. (1960). *The Monarch Butterfly*, University of Toronto Press, Toronto.
5.3.4
- Utida S. (1957). Cyclic fluctuations of population density intrinsic to the host-parasite system, *Ecology*, 38, 442—449.
10.2.3
- Vagvolgyi J. (1975). Body size, aerial dispersal, and origin of the Pacific land snail fauna, *Systematic Zoology*, 24, 465—488.
20.3.5
- Valentine J. W. (1970). How many marine invertebrate fossil species? A new approximation, *Journal of Paleontology*, 44, 410—415.
22.4.5

- Vandermeer J. H.* (1972). Niche theory, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 107—132.
2.12.
- Vandermeer J. H.* (1980). Indirect mutualism: variations on a theme by Stephen Levine, *American Naturalist*, 116, 441—448.
13.1
- Vandermeer J. H., Boucher D. H.* (1978). Varieties of mutualistic interaction in population models, *Journal of Theoretical Biology*, 74, 549—558.
13.1
- Varley G. C.* (1947). The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*), *Journal of Animal Ecology*, 16, 139—187.
10.2.3
- Varley G. C., Gradwell G. R.* (1968). Population models for the winter moth, Symposium of the Royal Entomological Society of London, 9, 132—142.
6.8.2, 15.3.1, 15.3.2
- Varley G. C., Gradwell G. R.* (1970). Recent advances in insect population dynamics, *Annual Review of Entomology*, 15, 1—24.
4.5.1
- Varley G. C., Gradwell G. R., Hassell M. P.* (1973). *Insect Population Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
10.2.3, 15.2.1
- Varley M. E.* (1967). *British Freshwater Fishes*, Fishing News Books, London.
2.4
- Verhulst P. F.* (1838). Notice sur loi que la population suit dans son accroissement, *Correspondences Math. Phys.*, 10, 113—121.
6.9
- Vickerman K.* (1970). Morphological and physiological considerations of extra-cellular blood Protozoa. In: *Ecology and Physiology of Parasites*, A. M. Fallis ed., pp. 58—89, University of Toronto Press, Toronto.
12.2.1
- Vickerman K., Cox F. E. G.* (1967). *The Protozoa*, John Murray, London.
12.2.1
- Vitousek P. M.* (1981). Clear-cutting and the nitrogen cycle. In: *Terrestrial Nitrogen Cycles*, F. E. Clark and T. Rosswall eds., pp. 631—642, *Ecological Bulletin* (Stockholm), 33.
17.5
- Vitt L. P., Congdon J. D.* (1978). Body shape, reproductive effort and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox, *American Naturalist*, 112, 595—608.
14.7.3
- Volterra V.* (1926). Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931. In: R. N. Chapman, *Animal Ecology*, McGraw-Hill, New York.)
7.4.1, 10.2
- Vuilleumier F.* (1970). Insular biogeography in continental regions: the northern Andes of South America, *American Naturalist*, 104, 373—388.
19.1
- Waage J. K.* (1979). Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid *Nemeritis canescens*, *Journal of Animal Ecology*, 48, 353—371.
9.11.3
- Wall R.* (1985). Competition and the individual: intra-specific competition in the common field grasshopper, *Chorthippus brunneus*, Thunberg (Orthoptera: Acrididae), Ph. D. thesis, University of Liverpool.
14.4.2
- Wall R., Begon M.* (1985). Competition and fitness, *Oikos*, 44, 356—360.
6.2
- Wallace B.* (1960). Influence of genetic systems on geographical distribution, Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 24, 193—204.
2.2.9.

- Walley K., Khan M. S. I., Bradshaw A. D. (1974). The potential for evolution of heavy metal tolerance in plants. I. Copper and zinc tolerance in *Agrostis tenuis*, *Heredity*, **32**, 309—319.
2.2.9, 2.11
- Walsby A. E. (1980). A square bacterium, *Nature* (London), **283**, 69—71.
1.4
- Wang J. Y. (1960). A critique of the heat unit approach to plant response studies, *Ecology*, **41**, 785—790.
2.2.6
- Warkowska-Dratnal H., Stenseth N. C. (1985). Dispersal and the microtine cycle: comparison of two hypotheses, *Oecologia*, **65**, 468—477.
15.4.2
- Warner R. E. (1968). The role of introduced diseases in the extinction of endemic Hawaiian avifauna, *Condor*, **70**, 101—120.
19.2.5
- Waterbury J. B., Calloway C. B., Turner R. D. (1983). A cellulolytic nitrogen-fixing bacterium cultured from the gland of *Deshayes* in shipworms (Bivalvia: Teredinidae), *Science*, N. Y., **221**, 1401—1403.
11.3.1
- Waterhouse D. F. (1974). The biological control of dung, *Scientific American*, **230**, 100—108.
11.3.2
- Watkins C. V., Harvey L. A. (1942). On the parasites of silver foxes on some farms in the South West, *Parasitology*, **34**, 155—179.
12.3.3
- Watkinson A. R. (1981). Interference in pure and mixed populations of *Agrostemma githago*, *Journal of Applied Ecology*, **18**, 967—976.
7.9.2
- Watkinson A. R. (1984). Yield-density relationships: the influence of resource availability on growth and self-thinning in populations of *Vulpia fasciculata*, *Annals of Botany*, **53**, 469—482.
6.5
- Watkinson A. R. (1965). On the abundance of plants along an environmental gradient, *Journal of Ecology*, **73**, 569—578.
15.5
- Watkinson A. R., Davy A. J. (1985). Population biology of salt marsh and sand dune annuals, *Vegetatio*, **62**, 487—497.
6.3
- Watkinson A. R., Harper J. L. (1978). The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata*. I. The natural regulation of populations, *Journal of Ecology*, **66**, 15—33.
6.3, 15.2.2
- Watson A. (1967). Territory and population regulation in the red grouse, *Nature* (London), **215**, 1274—1275.
6.11
- Watson A., Moss R. (1972). A current model of population dynamics in red grouse. In: *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress*, K. H. Voous ed., pp. 139—149.
10.3
- Watson A., Moss R. (1980). Advances in our understanding of the population dynamics of red grouse from a recent fluctuation in numbers, *Ardea*, **68**, 103—111.
15.4.1
- Watson D. J. (1958). The dependence of net assimilation rate on leaf area index, *Annals of Botany*, **22**, 37—54.
3.2.3
- Watson G. E. (1964). Ecology and evolution of passerine birds on the islands of

- the Aegean Sea, Ph. D. thesis, Yale University (Dissertation microfilm 65—1956).
20.3.1
- Watt A. S. (1947). Pattern and process in the plant community, *Journal of Ecology*, **35**, 1—22.
16.4.5
- Way M. J., Cammel M. (1970). Aggregation behaviour in relation to food utilization by aphids. In: *Animal Populations in Relation to their Food Resources*, A. Watson ed., pp. 229—247, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
9.7.3
- Weaver J. E., Albertson F. W. (1943). Resurvey of grasses, forbs and underground plant parts at the end of the great drought, *Ecological Monographs*, **13**, 63—117.
3.2.2
- Webb W. L., Lauenroth W. K., Szarek S. R., Kinerson R. S. (1983). Primary production and abiotic controls in forests, grasslands and desert ecosystems in the United States, *Ecology*, **64**, 134—151.
17.3.1
- Webster J. (1970). *Introduction to Fungi*, Cambridge University Press, Cambridge.
11.2.1, 12.3
- Wegener A. (1915). *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*, Braunschweig, Vieweg. (Other editions 1920, 1922, 1924, 1929, 1936.)
1.2.1
- Weiser C. J. (1970). Cold resistance and injury in woody plants, *Science*, N. Y., **169**, 1269—1278.
2.2.9
- Werner E. E., Hall D. J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*, *Ecology*, **55**, 1042—1052.
9.3.1
- Werner E. E., Mittelbach G. G., Hall D. J., Gilliam J. F. (1983a). Experimental tests of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability, *Ecology*, **64**, 1525—1539.
9.4
- Werner E. E., Gilliam J. F., Hall D. J., Mittelbach G. G. (1983b). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish, *Ecology*, **64**, 1540—1550.
9.4
- Werner P. A. (1975). Predictions of fate from rosette size in teasel (*Dipsacus fullonum* L.), *Oecologia*, **20**, 197—201.
4.8
- Wesson G., Wareing P. F. (1969). The induction of light sensitivity in weed seeds by burial, *Journal of Experimental Botany*, **20**, 413—425.
5.7.2
- Whitley J. W., Whatley F. R. (1980). *Light and Plant Life*, Edward Arnold, London.
3.2.4
- White J. (1980). Demographic factors in populations of plants. In: *Demography and Evolution*, O. T. Solbrig ed., Blackwell Scientific Publications, Oxford.
6.12
- White J. (1981). The allometric interpretation of the self-thinning rule, *Journal of Theoretical Biology*, **89**, 475—500.
6.12
- White J., Harper J. L. (1970). Correlated changes in plant size and number in plant populations, *Journal of Ecology*, **58**, 467—485.
- White R. G., Bunnell F. L., Gare E., Skogland T., Hubert B. (1981). Ungulates on arctic ranges. In: *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis*, L. C. Bliss,

- L. C. Bliss, O. W. Heal and J. J. Moore eds., pp. 397—483, Cambridge University Press, Cambridge.
9.5.2
- White T. C. R. (1978). The importance of relative shortage of food in animal ecology, *Oecologia*, 33, 71—86.
8.4
- White T. C. R. (1984). The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants, *Oecologia*, 63, 90—105.
8.4
- Whiteside M. C., Harmsworth R. V. (1967). Species diversity in chydorid (Cladocera) communities, *Ecology*, 48, 664—667.
22.3.1
- Whitfield P. J. (1982). The Biology of Parasitism: An Introduction to the Study of Associating Organisms, Edward Arnold, London.
12.2.2
- Whittaker J. B. (1979). Invertebrate grazing, competition and plant dynamics. In: Population Dynamics, R. M. Anderson, B. D. Turner and L. R. Taylor eds., pp. 207—222, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
8.2.2
- Whittaker R. H. (1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern, *Ecological Monographs*, 23, 41—78.
16.4.5
- Whittaker R. H. (1956). Vegetation of the Great Smoky Mountains, *Ecological Monographs*, 26, 1—80.
16.3.1
- Whittaker R. H. (1975). Communities and ecosystems, 2nd edn., Macmillan, London.
2.5, 16.3.4, 17.2
- Whittaker R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities, *Evolutionary Biology*, 10, 1—67.
22.4.2
- Whittaker R. H., Niering W. A. (1975). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity along the elevation gradient, *Ecology*, 56, 771—790.
22.3.1
- Whittaker R. H., Woodwell G. M. (1968). Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven Forest, New York, *Journal of Ecology*, 56, 1—25.
17.2.2
- Whittaker R. H., Woodwell G. M. (1969). Structure production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York, *Journ. of Ecol.*, 57, 157—176.
17.2.2
- Wiebes J. T. (1979). Coevolution of figs and their insect pollinators, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 1—12.
13.4
- Wiebes J. T. (1982). Fig wasps (Hymenoptera), *Monographiae Biologicae*, 42, 735—755.
13.4
- Wiens D. (1984). Ovule survivorship, life history, breeding systems and reproductive success in plants, *Oecologia*, 64, 47—53.
4.5.1
- Wiklund C., Ahrberg C. (1978). Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocharis cardamines* (Lepidoptera), *Oikos*, 31, 169—183.
9.8
- Wilbur H. M., Collins J. P. (1973). Ecological aspects of amphibian metamorphosis, Science, N. Y., 182, 1305—1314.
6.10

- Wilcox B. A.* (1978). Supersaturated island faunas: A species-age relationship for lizards on post-pleistocene land-bridge islands, *Science*, N. Y., **199**, 996—998.
20.3.1
- Williams C. B.* (1944). Some applications of the log-arithmetic series and the index of diversity to ecological problems, *Journal of Ecology*, **32**, 1—44.
12.3.3
- Williams C. B.* (1964). *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology*, Academic Press, New York.
19.1
- Williams G. C.* (1966). *Adaptation and Natural Selection*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
14.3
- Williams G. C.* (1975). *Sex and Evolution*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
13.4
- Williamson M. H.* (1972). *The Analysis of Biological Populations*, Edward Arnold, London.
7.2.4
- Williamson M. H.* (1981). *Island Populations*, Oxford University Press, Oxford.
1.2.3, 20.1, 20.2.1, 20.3.2, 20.3.4, 20.4
- Wilson E. O.* (1961). The nature of the taxon cycle in the Melanesian and fauna, *American Naturalist*, **95**, 169—193.
20.3.2
- Winfield I. J., Peirson G., Cryer M., Townsend C. R.* (1983). The behavioural basis of prey selection by underyearling bream (*Abramis brama* (L.)) and roach (*Rutilus rutilus* (L.)), *Freshwater Biology*, **13**, 139—149.
3.4.3
- Wit C. T. de* (1960). On competition, *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **660**, 1—82.
- Wit C. T. de* (1965). Photosynthesis of leaf canopies, *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **663**, 1—57.
3.2.2
- Wit C. T. de, Tow P. G., Ennik G. C.* (1966). Competition between legumes and grasses, *Verslagen van landbouwkundige onderzoekingen*, **687**, 3—30.
7.11, 13.10.1
- Wolda H.* (1978). Fluctuations in abundance of tropical insects, *American Naturalist*, **112**, 1017—1045.
21.2.2, 21.2.3
- Woodwell G. M., Whittaker R. H., Houghton R. A.* (1975). Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak pine forest, *Ecology*, **56**, 318—322.
3.3.3
- Woolhead A. S.* (1983). Energy partitioning in semelparous and iteroparous tri-clads, *Journal of Animal Ecology*, **52**, 603—620.
14.12
- Worthington E. B. (ed.)* (1975). *Evolution of I. B. P.*, Cambridge University Press, Cambridge.
17.1
- Wright J. L., Lemon E. R.* (1966). Photosynthesis under field conditions. IX. Vertical distribution of photosynthesis within a corn crop, *Agronomy Journal*, **58**, 265—268.
3.3.1
- Wynne-Edwards V. C.* (1962). *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*, Oliver and Boyd, Edinburgh.
6.11
- Wynne-Edwards V. C.* (1977). Intrinsic population control and introduction. In:

- Population Control by Social Behaviour, F. J. Ebling and D. M. Stoddart eds., pp. 1—22, Institute of Biology, London.
6.11
- Yoda K., Kira T., Ogawa H., Hozumi K.* (1963). Self thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions, *Journal of Biology, Osaka City University*, **14**, 107—129.
6.3, 6.12
- Yorke J. A., London W. P.* (1973). Recurrent outbreaks of measles, chickenpox and mumps. II. Systematic differences in contact rates and stochastic effects, *American Journal of Epidemiology*, **98**, 469—482.
12.6.1
- Zadoks J. S., Schein R. D.* (1979). *Epidemiology and Disease Management*, Oxford University Press, Oxford.
12.6.3
- Zahirul Islam* (1981). The influence of cinnabar moth on reproduction of ragwort, M. Sc. thesis, University of London.
8.4
- Zeevalking H. J., Fresco L. F. M.* (1977). Rabbit grazing and diversity in a dune area, *Vegetatio*, **35**, 193—196.
19.2.1

Предметный указатель

- Абтапация и естественный отбор I: 16—17
Автокорреляции II: 81, 82, 83
Автотрофные организмы (автотрофы) I: 144, 157, 643
Агрегация I: 490—496
— растительных организмов I: 453—457
Агрегированное размещение, поведение консументов I: 461—463
Агрегирующий ответ I: 450—451, 461, 463, 492, 494, 495
Агрессивность I: 359; II: 87, 92
Адаптация и естественный отбор I: 16—17
Азот I: 136, 140, 153, 172, 388, 406, 424, 549; II: 357
— круговорот в пресноводном озере II: 209
— недостаток в почве I: 545
— фиксация из атмосферы II: 203
Азотное голодание I: 140, 153
Азотные удобрения I: 304; II: 180
Азотфиксация II: 161, 369
— в кишечнике термитов I: 637
— мутуалистическая I: 651—657
— у небобовых растений I: 656—657
— — с участием сине-зеленых водорослей I: 656
— — — *Frankia* I: 656
— — эволюция I: 657
— — энергетические затраты I: 651—653
Акклиматизация I: 72—73
Акклимация I: 72
Алкалоиды I: 161
Алкогольдегидрогеназа (АДГ) I: 550
Аллелопатия I: 360
Аллея правило I: 90, 91
Аллометрические зависимости II: 49—53
— — онтогенетические II: 49
— — причины существования II: 51—52
— — филогенетические II: 49
Аллопатрия I: 382, 385
Алюминий I: 139; II: 369
— влияние pH почвы на концентрацию I: 97
Аменсализм I: 284, 349
Аминоокислоты серусодержащие в рисе I: 173
Анализ ключевых факторов II: 69—79
Аналогичные структуры I: 32
Анаэробное разложение органических веществ I: 143
Антагонизм взаимный I: 359—361
Анчоус II: 109
Апосематизм I: 165
Аскомицеты I: 638
Ассимиляция чистая I: 115, 120
— эффективность (ЭА) II: 191, 192, 195, 198
Аутбредная депрессия I: 271
Аутбридинг I: 627
Бабочка голубянка, жизненный цикл I: 624—626
Базидиомицеты I: 638
— разложение целлюлозы и лигнина II: 140
Бактериальная ферментация у жвачных животных I: 152
Бактерии азотфиксирующие I: 388.
См. также Азотфиксация
— молочнокислые, анаэробное брожение I: 528
— разложение мертвого органического материала I: 524, 527—532, 539
Бактериохлорофилл I: 115
Бамбук I: 62, 84, 172
Барбарис I: 577
Бедствия II: 253
Бёлки, подкармливание II: 98—99
Бёлки, связывание танинами I: 162
— устойчивость к разложению I: 530
Бёлки, содержание в растительной пище I: 417—419

- Бергмана правило I: 91
 Береза I: 72, 129
 — желтая II: 152
 Беспозвоночные животные, функциональный ответ типа 2 I: 446
 Биогенные элементы, выщелачивание II: 205
 — концентрация в воде II: 181—183
 — круговорот II: 200—202
 — поступление и потери II: 202—205, 208
 — связывание в живой биомассе II: 202
 Биологическая борьба II: 105, 106, 263
 Биологический контроль I: 493—495
 Биомасса II: 160, 161, 167—171, 172, 177, 179, 181, 186—188, 193, 200, 201, 207, 208
 — как эмерджентное свойство II: 115
 Биомы I: 84; II: 135—137
 — лиственных лесов умеренных широт II: 116, 117
 — морские II: 137
 — пресноводные II: 137
 — сухопутные, распределение II: 136
 Биотопы эфемерные I: 369
 Биотрофные паразиты I: 592—593, 596—598
 Болота, чистая первичная продукция и биомасса II: 169
 Брожение анаэробное I: 528, 529
 Бук II: 152
 Бурая гниль, разрушение целлюлозы I: 530

 Вельд II: 135
 Вертикальная поясность распределения видов растений II: 141
 Веснянка II: 131
 Вечная мерзлота II: 135
 Видовое богатство, градиенты II: 372—386
 — — — высота над уровнем моря II: 378—379
 — — — глубина II: 379
 — — и численность отдельных организмов II: 118
 — — климатические колебания II: 366—368, 375, 377
 — — неоднородность абиотической среды II: 365
 — — продуктивность II: 357—364, 374—375
 — — простая модель II: 354—356
 — — распределение животных по классам физических размеров II: 385—386
 — — роль конкуренции II: 356
 — — роль островов II: 356
 — — — света как ресурса II: 364
 — — — хищничества II: 356, 374
 — — сукцессионный градиент II: 379—382
 — — тропики II: 371—372, 373—377
 — — умеренные зоны II: 371—372, 377
 — — фауны, структурное разнообразие растений II: 365—366
 — — широтный градиент II: 372—378
 — — экстремальные условия среды обитания II: 368—369
 — — разнообразие, закономерности II: 353—386
 — — на островах II: 292—324
 Виды, зависимость между двумя видами I: 62—63
 — закономерности распределения II: 125
 — наиболее редкие I: 109
 — обычные II: 107—109
 — распространение I: 19—27; II: 126
 — сосуществование I: 45—47
 — специализация внутри вида I: 47—56
 Вирус бешенства I: 615
 Вирусы растений I: 566
 Влажность относительная, влияние на распространение организмов I: 94—95
 — — и температура, взаимосвязь I: 74, 89, 93
 — — — влияние на распространение мха I: 95—96
 — — устойчивого завядания I: 131
 Вода, влияние на первичную продукцию II: 173, 175, 176
 — в почве I: 130—133
 — использование при фотосинтезе I: 126
 — как ресурс I: 126—136
 — повышение кислотности и видовое разнообразие I: 97, 98
 — потери I: 127—130
 — степень доступности I: 127
 — pH I: 96—99
 Водоросли I: 645—650, 656; II: 257, 258, 259, 279
 — диатомовые I: 98, 646
 — сукцессия II: 145—148
 Волокна I: 151, 406, 528
 Ворона I: 556; II: 317
 Всеядные I: 396, 424

- Выедание хищниками II: 148, 255, 259, 262, 278
- Вымирание I: 504, 512; II: 106; 110—111, 138, 211, 252, 263, 283, 297—299, 385
- круговорот видов II: 315
- локальное I: 387
- селективное II: 386
- Выровненность II: 120
- Выюрки дарвиновы Галапагосских островов I: 31, 32
- Гаустория I: 574
- Гемиселлюлозы, устойчивость к разложению I: 530
- Генет I: 183, 187
- Генетическая изменчивость I: 615
- Генетический полиморфизм паразитов и хозяев I: 615—618
- Генотипы, смешанные культуры I: 583
- Геометрический ряд II: 121
- Гербициды II: 100
- «Гетерозис» I: 52
- Гетеротрофные организмы (гетеротрофы) I: 144; II: 138, 183, 186, 196, 197, 202
- Гильдия II: 222, 231
- «Гиперобъем» (n-мерная фигура) I: 109, 174
- Гиполимнион I: 238
- Гипотеза лимитирующего сходства I: 361
- «мобилизма» I: 19
- потока энергии II: 343—344
- Гифы грибов как пища I: 533
- Гликозиды I: 161, 164
- сердечные I: 164, 165
- Глисты I: 591, 606
- Глупыш II: 109
- β-Глюкозидаза I: 161
- Головня пшеницы I: 590, 591
- Голодание II: 70, 73, 74
- Голопаразиты I: 572, 573
- Гомойотермные организмы I: 65, 66
- Гомологичные структуры I: 32
- Гонофоры I: 180
- Градиентный анализ II: 123—128
- Градиенты распределения видов II: 126
- Границы в экологии сообществ II: 133—134
- Гриб амброзиевый I: 628
- Грибы биотрофные I: 596
- водные I: 529, 552
- колонизация сосновой хвои II: 138—139
- облигатные паразиты растений I: 144
- разложение мертвого органического материала I: 524, 526, 527—532
- — трупов животных I: 556, 557
- ржавчинные I: 62, 577, 617
- эктомикоризные I: 638, 639, 659
- Гумус II: 140, 160
- Гуппи I: 426, 427
- Данаиды I: 164, 165, 167, 241—243
- Девон, появление семенных растений: 383
- Демографические процессы I: 177
- Детрит I: 533; II: 138, 190
- растительный, потребление I: 546—552
- Детритофаги I: 144, 149, 153, 283, 524—563; II: 155, 188, 189, 194, 196, 208
- биомасса I: 539—540
- водные, размельчители I: 537, 538
- — собиратели I: 537, 538
- — собиратели-фильтраторы I: 537, 538
- — соскребатели I: 537, 538
- — — хищники I: 537, 538
- и их ресурсы, взаимодействия I: 546—561
- Детритофаги-мусорщики I: 556
- Детритофагия I: 281, 282, 396
- Дефолиация I: 400, 401, 406, 407, 408
- влияние на плодovitость растений I: 408
- повышение смертности растений I: 407
- Дженколиновая кислота I: 173
- Диаграммы замещения I: 378, 379
- рангового распределения обилия II: 121—122
- Дианауза I: 273—274
- насекомых, влияние температуры I: 72
- облигатная I: 273
- Диатомовые водоросли, влияние pH на видовой состав I: 98—99, 101
- — межвидовая конкуренция I: 346—347
- Диморфизм типа «бродяги — домоседы» I: 265
- Дисковое управление Холлинга I: 443, 448
- Дождевой тропический лес, чистая первичная продукция и биомасса II: 169
- Дождевые черви, роль в формировании почвы I: 533—534

- Дожди кислотные I: 98; II: 205
 Древесины, образование I: 407
 — потребление термитами I: 547—548
 — разложение I: 530
 Дрозофилы узорчатокрылые Гавайских островов, генеалогическое древо I: 29—31
 Дронт I: 410
 Дыхание, влияние температуры II: 175
 — интенсивность, влияние на продукцию II: 193—194
 — и фотосинтез, соотношение I: 400
 — потери (Д) II: 161, 184, 188, 190
 — — филогенетические ограничения II: 46—53
 Жизненный цикл, значение сомы II: 11—12
 — — и циклические изменения в окружающей среде I: 59—61
 — — как компромисс II: 14—20
 — — компенсации II: 14—16
 — — трудности учета II: 55
 — — фазы II: 79
 Жук-бомбардир I: 163—164
 Жук колорадский I: 252; II: 69—74
 Жук-навозник I: 557
 Жуки-короеды II: 375, 376
 Жуки-мертвоеды I: 559—561
 Еж I: 570
 Естественный отбор I: 16—17, 375, 420
 — — воздействие на расселение организмов I: 270—271
 — — и приспособленность I: 18
 — — механизмы I: 618
 — — территориальность I: 334
 Железо, влияние pH почвы на концентрацию I: 97
 Жертва I: 397, 411
 — влияние хищничества на уровне популяции I: 411—414
 — вымирание I: 461
 Жертвы, взаимодействия I: 371—372
 Жизненные циклы, аллометрические ограничения II: 46—53
 — — возрастные таблицы плодовитости I: 192, 196, 214—215, 223, 224
 — — классификация Грейма II: 40—41
 — — когортные таблицы выживания I: 208—209, 212, 223, 224
 — — компоненты II: 8—12
 — — кратковременные реакции организма на среду II: 43—46
 — — кривые выживания I: 191, 200—202, 208, 226—228
 — — многообразие II: 6—53
 — — статические таблицы выживания I: 210—214, 217
 — — таблицы выживания I: 191, 193—195
 — — типы I: 190—192, 226—233; II: 7
 Заболевания, влияние на структуру сообщества II: 264—265
 Загрязнение окружающей среды, генетическая изменчивость I: 106
 — — — устойчивые особи I: 106—107
 — — — эволюция в действии I: 106
 Загрязняющие вещества I: 105—107
 «Закаливание» растений I: 75, 76
 Закон постоянства конечного урожая I: 302—304
 Заповедники II: 322—323
 Заразиха I: 573
 Заселение (колонизация) I: 365; II: 278—281, 292—324
 Защита физическая I: 161
 — химическая I: 161, 163, 164
 Защитные вещества I: 400
 — приспособления механические II: 157
 — реакции растений I: 406
 Заяц-беляк американский I: 406, 476, 477, 484, 485; II: 81, 84
 — — защитные реакции I: 406
 — — колебания численности популяции I: 484—485
 Земли возделываемые, чистая первичная продукция и биомасса II: 169
 Земноводные, влияние относительной влажности I: 94
 Зигота I: 179, 188
 Значение (показатель) k I: 195, 305—309, 481, 482; II: 70, 71, 72, 74, 78
 Зональность размещения организмов морских побережий I: 103—105
 — — — — — влияние конкуренции и хищничества I: 105
 — — — — — обсыхания I: 103

- Идеальное свободное размещение (распределение) I: 457—459
- Изоклина нулевого прироста популяции (ИНПП) I: 390—395, II: 227
- Изоклины роста I: 171
- Изотермы, географическое распространение организмов I: 85—88
- Иммиграция I: 252; II: 65, 95
- круговорот видов II: 315
- Иммунитет I: 594
- Инактивация ферментов под влиянием высокой температуры I: 74
- Инбредная депрессия I: 271
- Индекс листовой поверхности I: 121, 122—123, 124, 298, 338, 412, 413; II: 177—178
- разнообразия Симпсона II: 119, 120, 121
- — Шеннона II: 119, 120, 121
- скорости разложения опада I: 540—541
- Инсектициды II: 264, 265
- Интенсивность II: 106—107, 112
- Интерференция I: 458
- взаимная I: 447—449, 451, 487, 489
- Интродукция консумента II: 103—106
- новых видов II: 97—98
- Какао I: 582
- Калий II: 357, 361
- Кальций, дефицит II: 369
- модель круговорота II: 352
- Каннибализм I: 333; II: 70, 71
- Капуста спаржевая I: 38
- Картофель I: 567, 583, 584; II: 174
- Каскадный эффект II: 379, 381
- Катастрофы II: 253
- «Квадрат» (квадратные пробы) I: 189, 235, 236, 237
- Квазицикл II: 81, 82, 83
- Квота годовая I: 509
- фиксированная I: 507, 509—510, 513
- Кембрий, взрыв разнообразия II: 383
- Кератин I: 528
- переваривание I: 559
- Кери донных отложений I: 98, 101
- Кислород газообразный, выделение у жука-бомбардира I: 164
- интенсивность потребления лягушками I: 72
- как ресурс I: 143—144
- концентрация и температура I: 89
- скорость потребления колорадским жуком I: 69
- Кислотность воды и видовое разнообразие I: 97, 98
- Кислотные (кислые) дожди I: 98; II: 205
- Кит синий I: 509
- Кит-финвал I: 509
- Классификация сообществ II: 128, 130—133
- Клевер ползучий I: 50, 53, 54, 55, 122, 155, 161, 162
- Клен II: 150, 151, 152, 192
- Клептопаразитизм I: 439
- Климакс II: 272, 273
- континуум типов II: 158
- концепция II: 158
- Климат, изменения I: 20, 27
- Климатические зоны II: 135
- Клональные растения I: 180
- Ключевые факторы, анализ II: 69—79
- Когорта I: 193, 194, 198, 208, 209
- Когортные таблицы выживания I: 193, 194, 198, 208—209
- Колебания численности популяций взаимосвязанные I: 481, 483, 484
- Коллагеи I: 559
- Коллагеназа I: 559
- Колючки I: 157, 160
- естественный отбор I: 161
- Комменсализм I: 283, 564
- Компенсационная точка (точка компенсации) I: 115, 130; II: 150, 156
- Компенсация воздействия хищничества I: 411—414
- у растений I: 400—403
- — — восстановление корней I: 401
- — — использование углеводов I: 401
- — — повышение интенсивности фотосинтеза I: 402
- — — распределение ассимилятов I: 401
- — — снижение скорости отмирания цветков I: 403
- Конкурентное доминирование II: 127
- исключение I: 351—359, 383, 384, 392; II: 112, 211, 216, 252, 271, 284, 286—288, 361
- Конкурентоспособность видов II: 127
- Коинкуренцы, устранение II: 100—103
- Конкуренция I: 245, 281, 458; II: 105, 149, 153—154
- влияние на структуру сообщества II: 211—248
- внутривидовая I: 285—341, 390, 391, 411, 412, 413, 487, 502, 505, 518; II: 60
- — асимметричная I: 323—330, 347

- — — территориальность I: 330—334
- — — влияние на плодовитость I: 308—309
- — — — смертность I: 305—308
- — — — зависимость от плотности роста I: 300—305, 310
- — — интерференционная I: 287
- — — общие признаки I: 286—288
- — — предельная плотность насыщения I: 293—294, 299, 363
- — — смертность, зависимость от плотности I: 289—292
- — — устойчивое равновесие I: 293
- — — эксплуатационная I: 287, 347
- — — диффузная II: 223
- — — интерференционная I: 170
- — — кажущаяся I: 371—372
- — — межвидовая I: 341—395, II: 211—248, 283, 356
- — — асимметричная I: 347—349
- — — видовое богатство II: 356
- — — интерференционная I: 347
- — — инфузории I: 344—346
- — — морские желуди I: 343—344
- — — надземная I: 350—351
- — — подземная I: 350—351
- — — подмаренник I: 342—343
- — — саламандры I: 342
- — — смещение признаков I: 385—388
- — — эксплуатационная I: 347
- — — между паразитами I: 591
- — — плодовитость, зависимость от плотности I: 292, 326
- — — подавительная I: 307
- «Конкуренция постоянно действующая» II: 216, 217, 218
- Конкуренция состязательная I: 307
- «Конкуренция текущая» I: 375
- Конкуренция эксплуатационная I: 169
- Консументы, интродукция II: 103
- — — устранение II: 103
- Концепция «зон пониженной ресурсообеспеченности» (ЗПР) I: 140
- r/K-концепция II: 34, 35—43
- Кона правило II: 386
- Копрофагия I: 552—556
- — — экскременты хищником I: 553
- Кора, сдирание I: 404
- Кораллы I: 49, 179, 644; II: 79, 155, 156
- Кормовые пятна I: 449—457, 459, 462, 463, 467, 470
- — — «игра в прятки» I: 459—461
- Корневая система растений I: 132—136
- — — стратегический (генотипический) контроль I: 136
- Корни, конкуренция I: 350
- Коррелограмма II: 81, 82, 83
- Кофе I: 624
- Козволюция (сопряженная эволюция) I: 63, 157, 429
- — — растений и растительноядных насекомых, видовое богатство II: 385
- Коэффициент воспроизводства основной (R_0) I: 196, 199, 220, 221, 225
- — — интерференции I: 449
- — — конкуренции I: 352, 362
- — — регрессии II: 71, 72, 76
- — — смертности I: 194, 195, 198, 209, 211
- Коэффициенты диффузии анионов и катионов I: 142
- Крабы I: 49, 423
- Крахмал, устойчивость к разложению I: 530
- Кремний I: 139
- Крестовник I: 257, 408, 416, 476, 477
- Криптизм как оборонительная стратегия I: 164, 165
- Кристаллы льда в клетках, повреждающее действие I: 75
- Кролик I: 616, 617; II: 110, 157, 254—256, 262
- Круговорот видов II: 313—316
- — — вымирание II: 315
- — — иммиграция II: 315
- — — эмиграция II: 315
- Крыса I: 588, 589; II: 46, 108
- Кряква I: 427
- Кузнечик I: 70, 285, 286
- Куропатка I: 425, 501; II: 341
- — — шотландская II: 81
- Кутины, устойчивость к разложению I: 530
- Ласточка I: 239; II: 317
- Леггемоглобин I: 651
- Лес вечнозеленый умеренный, чистая первичная продукция и биомасса II: 169
- — — климатический II: 149
- — — тропический дождевой II: 135
- Леса северные хвойные II: 135
- — — тропические, распространение I: 27, 28
- — — умеренной зоны II: 135
- — — умеренных широт Северного полушария, изменения I: 25, 27
- Лесная подстилка II: 139, 160
- Лесное сообщество II: 160, 203
- Лигнии I: 149, 153, 158, 528, 548; II: 192

- разложение I: 530; II: 140
- устойчивость к разложению I: 530
- Линамарин, ферментативное отщепление цианистого водорода I: 161
- Липаза I: 556
- Липиды, разложение I: 531
- Литораль II: 145, 147
- Лишайники I: 645—650
- Логистическая кривая роста популяции II: 105
- Логистическое уравнение I: 322, 351, 479—480, 507
- с запаздыванием по времени I: 479—481
- Лось американский I: 425, II: 20, 264

- Макропаразиты I: 569—577**
 - группы I: 569—574
 - динамика популяций I: 605—611
 - — — латентный период I: 607
 - жизненные циклы I: 570, 571, 574, 575
 - передача непосредственная (прямым путем) I: 570, 572, 605—607
 - — через переносчиков I: 574—577
 - покоящиеся споры I: 577
- Максимальный поддерживаемый урожай (МПУ) I: 507—508, 510, 511, 512—513, 515
- Малярия I: 566, 568, 569, 605
- Марганец II: 369
- влияние pH почвы на концентрацию I: 97
- Марена чужеземная I: 86, 87
- Марши солоноводные I: 99
- Марь белая I: 184; II: 107
- Маскировка (крипсизм) I: 167
- Материки, перемещения I: 19
- Мегафауна, разложение мертвого органического материала I: 533
- Мегафиты I: 37, 38—39
- Медведь белый I: 60; II: 341
- Медь как загрязняющее вещество I: 105, 106, 107
- Мезофауна, разложение мертвого органического материала I: 533, 535
- Меллибиоза I: 151
- Меристема I: 216, 400, 407
- Меристемы, защита I: 159, 160
- Мерофаги («пастбищники») I: 145
- Мерофагия I: 145
- Мертвое органическое вещество II: 155
- Местообитания, дифференциация II: 223
- классификация Грейма II: 40—41
- — демографическая II: 22—24
- — пространственно-временная II: 21—22
- отличие от экологической ниши I: 111
- сезонное разделение II: 223
- эфемерные II: 21, 34
- Метаболизм, зависимость скорости от температуры I: 68—69
- сахаров I: 529
- фенола у сосны I: 406
- Металлов соединения, загрязнение окружающей среды I: 105—107
- Миграции, закономерности I: 237—245
- на большие расстояния I: 239—241
- приливо-отливные I: 237
- суточные циклы I: 238
- «туда и обратно» I: 241—243
- Миграция I: 234—235
- Микориза I: 619, 621, 638—642; II: 369
- везикулярно-арбускулярная I: 639—641
- у орхидей I: 642
- Микробиотопы, географическое распространение вида I: 91
- Микроклиматические различия I: 82
- Микроместообитания I: 389
- Микроорганизмы и детритофаги, разложение мертвого органического материала I: 540—542, 557
- симбиотические I: 548
- содержание фосфора I: 545
- эффективность продуцирования II: 194
- Микропаразиты I: 565—569, 577
- группы I: 566—567
- динамика популяций I: 602—605
- жизненный цикл I: 568, 569, 604
- передача непосредственная (прямым путем) I: 567, 602—603
- — через переносчиков I: 567, 569, 604—605
- покоящиеся споры I: 567, 602
- размножение I: 565, 566, 567, 568
- частота встречаемости заболеваний I: 585, 586
- Микрофауна, разложение мертвого органического материала I: 533, 535, 536
- Микрофлора, взаимодействие с детритофагами I: 542
- интенсивность дыхания I: 540—541, 542
- как пища I: 532, 533, 536
- разложение мертвого органического вещества I: 536—543

— — трупов животных I: 556, 558—559
 Миксоматоз II: 103, 255
 Мильдью I: 572, 606
 Мимикрия бейтсовская I: 167
 Минерализация химических веществ I: 525
 Минеральное голодание (недостаточность) I: 143, 424
 — питание растений, макро-и микро-элементы
 Млекопитающие плацентарные I: 36, 37, 39
 — Северной и Южной Америки вымиравшие II: 109, 110—111
 — сумчатые I: 36, 37, 39
 Многолетники модулярные с многократным размножением I: 215—219
 «Многоугольники Тиссена» I: 328—330
 Модели контролируемых донором взаимодействий I: 525
 Модель Лотки—Вольтерры I: 355, 361, 362, 381, 475—479, 486—488, 490; II: 283, 285
 — оптимальной диеты I: 435—436.
См. также Теория оптимального добывания пищи
 — — — время обработки I: 433, 498
 — — — поиска I: 432, 433
 — — — переключение I: 434—436
 — — — состав диеты I: 433—434
 — паразитоид — хозяин I: 481—482
 Модуль I: 179, 180
 Модулярные организмы I: 178—185, 526
 Модулярный рост I: 185, 187
 Моноклимакс II: 158
 Монофаги I: 146, 421, 582
 Монофагия, преимущества I: 429
 Море, дно, животные-мусорщики I: 561
 — зональность морского берега I: 103—105
 — распространение морского желудка в зависимости от температуры I: 86—88
 Морские желуды I: 86—88, 287, 343—344; II: 261
 — — зональность размещения I: 343—344
 — звезды II: 261
 Муравьи-фуражиры, длина мандибул I: 385
 Мутуализм I: 282, 533, 543, 560, 619—660. *См. также* Симбиоз
 — азотфиксация I: 650—657
 — водорослей и животных I: 643—645

— гриба и водоросли *см.* Лишайники
 — креветки и бычки I: 620, 622
 — медоуказчик и медоед I: 620
 — микориза I: 638—642
 — микроорганизмы пищеварительного тракта I: 631—637
 — модели I: 658—659
 — муравьи и акация I: 623—624
 — облигатный I: 547, 620
 — общие черты I: 659—660
 — поведенческие взаимосвязи I: 620—624
 — при опылении I: 627—631
 — разведение грибов жуками I: 626
 — — — муравьями I: 626—627
 — — гусениц муравьями I: 624—626
 — рыба-клоун и актинидия I: 622
 — рыбы-чистильщики и их клиенты I: 622—623
 — сельское хозяйство I: 624
 — симбионты в тканях и клетках животных I: 637—638
 — факультативный I: 547, 620
 Мутуалистические взаимодействия, поедание репродуктивных тканей растений I: 409
 Мутуалисты I: 524, 525
 Муха плодовая, диапауза I: 273
 Муха-цел I: 567—568
 Мухи минирующие I: 596
 — падальные I: 558—559
 Мышь I: 251, 494, 592

Народонаселение, возрастной состав и численность I: 231—233
 Нарушения, влияние на структуру сообществ II: 249—291
 Нейтрализм I: 283
 Нейтральные модели и морфологические различия II: 238—243
 — — — различия ареалов II: 243—247
 — — — структуры сообществ II: 235—238
 Некромасса II: 155, 160
 Некротрофные паразиты I: 527, 593—594
 Некрофаги беспозвоночные I: 559
 Нектар цветочный I: 528
 Нелетающие птицы, распространение I: 19, 22—23
 Нематоды в кишечнике человека I: 570
 — корневые I: 405
 — филарии I: 574—575, 578
 Неясыть обыкновенная I: 497; II: 75
 Нисса лесная II: 152

- Нитраты I: 172, 174
 — зоны пониженной ресурсообеспеченности I: 140
 Ниша, комплементарность II: 223
 — реализованная I: 110, 356, 357, 362, 439
 — фундаментальная I: 110, 356, 375, 382; II: 97, 100
 Ниши видовые, перекрывание II: 354—355, 356
 Нуль-гипотезы II: 235, 240
 «Нунатаки» I: 20—21, 23
- Обезвоживание при высоких температурах I: 74**
 Овес и ячмень, конкуренция I: 405
 — повреждающее действие нематод I: 405
 Однолетники озимые II: 149
 — факультативные I: 207
 Однолетники-эфемеры I: 206—207
 Одуванчик лекарственный II: 29
 Озера и реки, чистая первичная продукция и биомасса II: 169
 Океаны, продукция II: 162, 167, 181—183, 185
 Окраска покровительственная I: 166
 Окружающая среда, изменения I: 57—62, 368
 Оледенение, циклы I: 23, 25
 Олень I: 208—212, 632
 Олигофаги I: 421
 Оппортунисты-трупоеды I: 556
 Оппортунисты, численность популяций I: 528
 Организм как совокупность потенциальных местообитаний паразитов I: 587—588, 589
 Организмы как пищевой ресурс I: 144—168
 — прикрепленные и подвижные I: 48—49
 — с однолетним циклом I: 192—207
 — — — многократное размножение I: 192, 207—219
 — — — однократное размножение I: 192, 202—203
 Органические кислоты, неполное разложение сахаров I: 528, 529
 Органический материал мертвый, разложение I: 525, 529—530
 Органическое вещество автохтонное II: 163
 — — аллохтонное II: 163
 — — источники II: 163
- Ординация и классификация, взаимосвязь II: 130—131
 — сообществ II: 128—133
 — — влажность почвы II: 129
 — — концентрация натрия II: 129
 — — корреляция растительности с экологическими факторами II: 130
 — — факторы среды II: 129
 Осадки, влияние на первичную продукцию II: 173, 176—177
 Освещенность I: 115—121, 339—340
 — зона пониженной ресурсообеспеченности I: 119
 Освобождение от конкуренции I: 382—383, 384
 Осморегуляция, влияние кислотности воды I: 97
 Особи, определение численности I: 185—191
 Острова II: 292—324
 — биогеография II: 293
 — видовое разнообразие II: 292—324
 — вымирание видов II: 295, 297—299
 — зависимость: число видов — площадь II: 292—296, 303—305
 — иммиграция II: 295, 297—299
 — круговорот видов II: 313—316
 — охрана природы II: 322—324
 — удаленность от материков II: 306—309
 — — — влияние на видовое разнообразие II: 306—309
 — фауна и флора I: 22—31
 Островные сообщества, дисгармония видового состава II: 316—319
 — — насекомые-фитофаги, «эффект площади» II: 310
 — — правила сосуществования II: 318
 — — «равновесная теория островной биогеографии» II: 297—301, 302—303
 — — разнообразие местообитаний II: 296—297, 301—305
 — — расселение II: 316—318
 — — «релаксация» II: 303
 — — функция встречаемости II: 317—318
 — — экологические теории II: 296—301
 Отбор, зависящий от плотности II: 262
 К-отбор II: 32—34
 r-отбор II: 32—33
 Отношение продукция/биомасса (P/B) II: 167—171

- Палеонтологическая летопись, видо-
вое разнообразие II: 382—385
- Пампа II: 135
- Папоротник орляк II: 107, 215
- Паразитизм I: 144, 282, 564—618;
II: 75, 83. См. также Эпидемиоло-
гия, Хозяева
- динамика популяций I: 601—615
- — критическая пороговая плот-
ность I: 603
- — основной коэффициент вос-
производства I: 602, 605, 607, 609,
610
- — — порог передачи I: 602
- определение I: 564—565
- Паразитические взаимодействия I:
564
- Паразитоиды I: 398—399, 421, 429,
441, 442, 446, 462, 493
- агрегирующий ответ I: 450—451
- Паразиты I: 144, 397, 524
- биотрофные I: 592—593, 596—598
- биотрофные, устойчивость хозяев
I: 596
- влияние на структуру сообщества
II: 263—264
- генетический полиморфизм I:
615—618
- гены вирулентности I: 615, 616
- — определяющие патогенность I:
583
- зависимость от плотности популя-
ции I: 591—592
- изменение морфогенеза хозяина I:
596—598
- иммунный ответ хозяина I: 594—
595
- интенсивность заражения I: 586
- и хозяева, коэволюция I: 616
- конкуренция I: 591
- некотрофные I: 527, 593—540
- передача I: 577—578
- популяционная динамика хозяев
I: 611—615
- разнообразие I: 565—577
- распространение I: 580, 581, 582,
585
- сверхчувствительность растений-
хозяев I: 595—596
- специализация по местообитаниям
I: 588—590
- средняя интенсивность заражения
I: 586
- эволюция I: 583
- Партеногенетическое размножение I:
265
- Пастушья сумка I: 204, 310; II: 107
- Пектины, устойчивость к разложе-
нию I: 530
- Пентозаны в древесине I: 548
- Пептидные цепи кератина I: 559
- Переселения «в один конец» I: 243
- сезонные I: 238—239
- Пермь, спад разнообразия II: 383
- Пероксидаза I: 164
- D,L-пипеколиновая кислота I: 173
- Пищевая сеть II: 114, 115, 329, 330,
332, 334, 335, 341, 342
- Пищевое переключение II: 262
- предпочтение I: 421—427
- — переключение I: 425—427,
434—436
- — ранжированная диета I: 422—
424
- — сбалансированная диета I:
424—425
- Пищевые сети ветвящиеся II: 263
- цепи II: 187, 330, 332, 342, 344,
346—348
- — конечные звенья II: 260
- Пищедобывательное поведение, избе-
гание хищников I: 436—437
- Плодовитость, динамика I: 198, 199,
292, 343
- Плотность популяции I: 188, 189,
293; II: 60, 65, 66, 88
- — вида, интенсивность II: 106,
107
- Плотоядные животные I: 282, 440,
524
- — изменение численности популя-
ции I: 473
- — пищеварение I: 155
- — пищевые ресурсы I: 170
- — организмы II: 227
- Позвоночные — мусорщики I: 556,
557, 558
- Пойкилотермные организмы I: 66
- Покой врожденный I: 272, 274, 277
- вынужденный I: 272, 274
- индуцированный I: 272, 275
- Поколения неперекрывающиеся I:
192
- перекрывающиеся I: 219, 220, 221,
222, 223, 226, 229
- Покровительственная окраска насе-
комых I: 428
- Поликлимат II: 158
- Полиморфизм генетический I: 52—56
- по расселяемости I: 263—266
- последовательный в листовом по-
логе I: 128
- у паразитов и их хозяев I: 615—
618
- фенотипический I: 61—62, 263
- Полисахариды растительные, разло-
жение симбиотическими бактериями
I: 547

- структурные клеточных оболочек I: 544
- Полифаги I: 421
- Полифагия, преимущества I: 429
- Полупаразиты I: 572, 573—574
- Помет копытных животных, заселение беспозвоночными I: 555
- коровий I: 555—556
- растительноядных животных, фауна I: 554
- хищных позвоночных как источник питания I: 553—554
- Популяции, динамика численности I: 317—320
- — — влияние межвидовой конкуренции I: 341—346
- — — макропаразитов I: 605—611
- — — микропаразитов I: 602—605
- — — хищника и жертвы I: 473—421
- — — хозяев I: 611—615
- изменчивость II: 56—69
- *K*-отбор II: 339
- *r*-отбор II: 339
- плотность и масса растений I: 335—337
- — — рост растений I: 335—336
- промышляемые, несколько равновесных состояний I: 512—514
- растений, логистическая кривая роста II: 105
- редуцентов и детритофагов, плотность I: 562
- самоизреживание I: 334—340
- стабильность II: 56—69
- циклы в изменениях численности II: 80—94
- Популяция I: 188
- взрывообразный рост II: 103
- возрастная структура (состав) I: 184, 210, 211, 225, 231—232
- время генерации (*T*) I: 221, 222, 223, 225
- колебания численности II: 56—59
- индекс (показатель) численности I: 189, 191
- определение численности I: 188—189, 219—226
- промышляемая, структура I: 515, 517
- регуляция численности I: 293—300
- с дискретным размножением, модель сигмоидного роста численности I: 311, 313
- — — — учитывающая интенсивность конкуренции I: 315—319
- — — — экспоненциального роста численности I: 311—313
- — — — численность, равновесное состояние I: 318, 319
- — — — устойчивые предельные циклы I: 318, 319, 479
- скорость увеличения численности I: 220, 221, 225, 226
- структура, влияние промысла I: 517—518
- чистая скорость пополнения I: 296—298, 299, 507—508, 512
- «Пороговая ценность» пятна I: 465, 468
- Пороговая ценность, теорема I: 464—472
- Потребление пищи (ресурса), влияние на консументов I: 414—419
- — скорость I: 391, 395, 414, 453
- пороговый предел I: 414, 416
- эффективность (ЭК) II: 191, 195, 198
- Потребляемая пища, качество I: 417—418
- Почва, аэрация II: 145
- влияние микрорельефа на проращивание семян I: 102—103
- — pH на видовое богатство II: 369—370
- — — — доступность биогенных элементов I: 97
- структура I: 102—103, 533, 562
- — мелкокомковатая II: 145
- pH I: 96—98; II: 145
- Почки спящие I: 277, 402—403
- — влияние
- Прерия II: 135
- Приливно-отливная зона I: 344; II: 142, 257
- Приливный цикл, соленость воды I: 99, 101
- Принцип Гаузе I: 358
- Приспособленность I: 17—19, 272, 327, 331, 375
- Продукция/биомасса, отношение II: 167—171
- вторичная II: 161, 186, 197, 200
- — зависимость от первичной II: 186—187
- и биомасса, взаимозависимость I: 170—171
- первичная II: 160—161, 162—186, 187, 197
- — валовая (ВПП) II: 161, 184, 185
- — влияние кроны II: 178
- — водных сообществ II: 181—186
- — — — лимитирующие факторы II: 181—186

- — лимитирующие факторы II: 172—186
- — — биогенные элементы II: 172, 173
- — — вода II: 172, 175—176
- — — — солнечный свет II: 172—173
- — — — температура II: 172, 175—177
- — наземных сообществ, лимитирующие факторы II: 172—180
- — фитопланктона, влияние концентрации фосфата II: 183—184
- — — сезонные изменения II: 185—186
- — чистая (ЧПП) II: 161, 165, 168—171, 175, 179, 184, 185, 189, 190, 191, 195, 197, 199
- Продуцирование, эффективность (ЭП) II: 191, 193, 194, 195
- Прокариоты, фотосинтетические пигменты I: 115
- Промысел, влияние на возрастную структуру популяции I: 517, 518
- модели с объединенным динамическим фондом I: 515—519
- модель «избыточного урожая» I: 515
- — простая I: 506—509
- при регулируемом проценте изъятия I: 514—515
- Промысловое усилие, регулирование I: 510—512
- Пространство как ресурс I: 168—170
- Протеаза I: 556
- ингибиторы I: 406
- Псевдоинтерференция I: 453
- Птицы райские II: 108, 317
- Птичья гречиха II: 107
- Пустыни II: 137
- Пыльца I: 409
- Равномерность распределения II: 120, 122**
- Радияция ионизирующая, воздействие на экосистемы II: 250—251**
- Радиоуглеродный анализ II: 144**
- Развитие как компонент жизненного цикла II: 8**
- Размещение групповое (агрегированное) I: 236, 237, 369—371**
- — воздействие на скорость потребления пищи I: 453
- регулярное I: 236, 237
- случайное I: 235, 236, 237
- Размножение как компонент жизненного цикла II: 9—11**
- многократное I: 192, 202—203
- — при перекрывании поколений I: 207—219
- моноцикличность II: 9, 24—28
- моноциклические организмы II: 9
- непрерывное I: 230—233
- однократное I: 192, 202—203
- — при перекрывании поколений I: 226—229
- отсрочка II: 9, 24—28
- партеногенетическое I: 265
- полицикличность II: 9, 24—28
- полициклические организмы II: 9
- скорость II: 24—28
- Разнообразие видов в сообществе I: 44—47; II: 252, 283**
- Распространение видов «шахматное» I: 231, 232**
- Распространенность вида II: 107, 112**
- Расселение I: 234—235, 246—272, 278—280**
- близкородственное скрещивание I: 268—269
- влияние на численность популяции II: 94—96
- генетическая составляющая I: 261—262
- гипотеза генетического полиморфизма I: 267
- — переуплотненных и недоуплотненных популяций I: 267—268
- — социального доминирования I: 266—267
- — социальной интеграции I: 268
- — давление естественного отбора I: 249
- динамика численности популяции I: 251—252
- клонов I: 278—280
- — «россыпь» I: 279
- — «фаланги» I: 279
- неродственное скрещивание I: 269—270
- пассивное I: 252—255, 257—261
- — планктотрофная стратегия I: 261
- половая составляющая I: 263
- сукцессии I: 249
- фенотипический полиморфизм особей I: 263—266
- «эволюционно-стабильная стратегия» I: 250
- Растения, вертикальная поясность распределения видов II: 141**
- вещества, препятствующие пищеварению I: 161—162
- вирусы I: 566
- влияние архитектуры на видо-

- Вое разнообразие насекомых-фитофагов II: 312—313
 — плодовитость, влияние растительных организмов I: 408—410
 — реакция компенсации I: 400—403
 — рост, воздействие растительных организмов I: 408, 473, 489—490
 — токсичные вещества (яды) I: 161—162, 164
 — фитопатогены I: 397, 404
 Растительноядные животные I: 440, 554, 555
 — — переносчики фитопатогенов I: 404
 — насекомые (насекомые-фитофаги) I: 399; II: 214—216, 295, 296, 297, 300, 309—313, 322, 385
 — — конкуренция II: 214—216
 — организмы I: 396, 400—410
 — — влияние на плодовитость растений I: 408—410
 — — изменения численности популяции I: 473
 — — непропорциональные воздействия на растения I: 404—406
 — — потребление сока и ксилемы I: 405—406
 — — сообщества, классификация по Раункиеру I: 40—44
 Расчлененность сообществ II: 340—342
 «Реакция испуга» у бабочек I: 167
 Регрессионный анализ II: 64
 Редкость вида, конкурентное исключение II: 112
 — — наследственная изменчивость II: 112
 — — недостаточная фенотипическая пластичность II: 112
 — — причины II: 109—112
 — — хищничество II: 112
 Редуценты I: 524, 525, 527—532, 536, 540, 543, 545, 561—563
 — система II: 189, 196, 201
 Репродуктивная изоляция I: 29, 48
 — ценность II: 12—14, 31
 — — суммарная II: 31
 Репродуктивные траты II: 11, 17—19, 29
 Ресурсы взаимозаменяемые I: 172—174
 — — антагонистические I: 173
 — — взаимодополняющие I: 173
 — — влияние на видовое богатство II: 357—358, 363—364
 — дифференциальное использование I: 388, 389
 — — и численность популяции II: 98—99
 — классификация I: 170—174
 — направляемые на размножение II: 28—31
 — — незаменимые I: 172
 — — ингибирование I: 173
 — — разделение I: 387, 388; II: 259
 Ржавчина черная стеблевая I: 609
 — — — жизненный цикл I: 575, 577, 579
 Ризосфера I: 526
 — грибов I: 621
 Рождаемость уровень I: 293; II: 65
 Рост модулярный, стадийная таблица I: 217—218
 — организмов, скорость I: 171—174
 Рыбы, распространение в зависимости от температуры и концентрации кислорода I: 90
 Саванна II: 135
 — чистая, первичная продукция и биомасса II: 169
 Самоизреживание популяций I: 334—340
 — — линии изреживания I: 335, 336, 337, 338, 339
 Самоограничение I: 485—490
 Сапонины I: 161
 Сахара, метаболизм I: 529
 — устойчивость к разложению I: 530
 Свободные участки в сообществах II: 267—281
 — — «конкурентная лотерея» II: 268—271
 Связность II: 333—334
 Селективное давление объекта питания I: 156
 Семена, защита I: 159—161
 — покоящиеся I: 205, 274—276
 — полиморфизм I: 265
 — прорастание I: 410
 — распространение I: 409—410
 — рассевание I: 160—161, 246, 253, 255, 257—259
 — урожайность I: 416, 417
 Семенной банк I: 203—206
 Семенные годы I: 415
 Сера II: 205
 — двуокись, выброс в атмосферу I: 98, 105
 Серная кислота II: 205
 — — секреция I: 163
 Серусодержащие аминокислоты в рисе I: 173
 Силикат магния II: 123

- Силикаты, потребление I: 395
 Симбиоз микроорганизмов и моллюсков I: 548
 — эволюция субклеточных структур I: 657—658
 Симбионты, фиксирующие атмосферный азот II: 145
 Симпатрия I: 382
 Синильная кислота I: 161, 163
 Синица большая I: 331, 332, 373
 Скопления особей I: 243—245
 — селективные преимущества I: 244
 — растительоядных животных I: 455, 456
 Смертность II: 65
 — генерации II: 72, 76
 — колебания II: 72
 — динамика I: 200
 — закономерности I: 191
 — интенсивность I: 195
 — молодых особей II: 75
 — основные факторы II: 70—74
 Смола I: 406
 Сова белая II: 90
 Соленость I: 99; II: 224
 — устойчивость растений I: 99, 102
 Солнечная энергия, использование в процессе фотосинтеза I: 526
 Солнечное излучение, изменение освещенности I: 115, 117—119
 — как ресурс I: 113—125
 Соинная болезнь человека I: 569
 Сообщества, взаимодействия входящих в них организмов II: 113
 — водные II: 163—167
 — границы между ними II: 123
 — донных беспозвоночных II: 133, 379, 380
 — замкнутые неравновесные II: 286—289
 — индивидуалистическая концепция II: 133
 — и экосистема, разграничение II: 116
 — классификация II: 128, 130—133
 — климакс II: 272, 273
 — климатические зоны II: 135
 — коинтиентального шельфа II: 167
 — открытые неравновесные II: 285, 289—290
 — поток энергии и вещества II: 160—210
 — пространственное распределение II: 123—137
 — разнообразие, неравновесная теория II: 283—285, 286
 — неравновесные модели II: 281—291
 — равновесная теория II: 283—285
 — растительные, расхождение ниш II: 226—230
 — расчлененность II: 340—342
 — свободные участки II: 267—281
 — — гипотеза промежуточного нарушения II: 274—277
 — — литоральных мидиевых банок, образование и заполнение II: 278—280
 — сложность II: 327—339
 — и устойчивость II: 327—339
 — структура II: 325—352
 — влияние нарушений II: 249—291
 — — хищничества II: 254—267
 — временная неоднородность II: 267—281
 — устойчивость II: 325—352
 Сообщество, видовое богатство II: 117—118
 — возраст, влияние на видовое богатство II: 370—372
 — динамически прочное II: 326—327
 — — хрупкое II: 326
 — сопротивление II: 325
 — состав II: 117—122
 — структура в виде мозаики минисукцессий II: 159
 — — влияние конкуренции II: 211—248
 — — трофическая II: 187, 189—194
 — упругость II: 325
 — устойчивость локальная II: 325
 — — общая II: 326
 Существование I: 355, 361—365, 372, 373, 375, 387; II: 133, 217—226, 259, 268, 286, 288, 289
 Социальное облегчение I: 449
 Специализация внутри вида I: 47—56
 — организмов в потреблении пищевых ресурсов I: 145—148
 Споры бактерий и грибов I: 527
 — водных грибов I: 529
 Спячка зимняя, понижение температуры тела I: 66
 — ответная I: 272, 277—278
 — упреждающая I: 272
 Среда обитания, неоднородность I: 44; II: 364—366
 Степень умеренной зоны II: 135
 — чистая первичная продукция и биомасса II: 169
 К-стратегии II: 68, 339
 r-Стратегии II: 68, 339
 Стратегия конкурентная II: 40
 — рудеральная II: 40
 — толерантная II: 40

- К-стратегия II: 155
 Стриж II: 20, 56, 57, 317
 Субстраты, физическая природа I: 102—103
 Сукцессии I: 249; II: 137—159, 271—273, 276
 — жизненные свойства II: 153, 155
 — модель ингибирования II: 153
 — облегчения II: 144, 153
 — — толерантности II: 153
 Сукцессионный градиент видового богатства, каскадный эффект II: 379—382
 Сукцессия автогенная II: 141—157, 171
 — — механизмы II: 151—157
 — автотропная II: 140
 — аллогенная II: 140
 — вторичная II: 144
 — гетеротрофная II: 138
 — градиент II: 157
 — грибов, разложение мертвого органического вещества I: 530—531
 — деградационная II: 138—140
 — залежная II: 148—151
 — лесная, модель Хорна II: 151—152
 — — — лесохозяйственные мероприятия II: 152
 — на ледниковых отложениях II: 144—145
 — — нарушения II: 271—274
 — первичная II: 142
 Суперкочевники II: 231, 232
 r/K-схема II: 34, 35—39, 41, 43
 Сходство между растительными сообществами I: 40—44

 Тайга II: 135
 Танины I: 162, 163
 Температура, влияние на конкуренцию организмов I: 88—89
 — — — концентрацию кислорода в воде I: 89—90
 — — — организм I: 65—80
 — — — первичную продукцию II: 172, 177
 — воздуха, влияние высоты над уровнем моря I: 81
 — — влияние моря I: 82, 83
 — зависимость от глубины (под поверхностью почвы или воды) I: 83
 — сезонные и широтные различия I: 80—81
 — скорость разложения мертвого органического материала I: 536
 — зоны I: 81, 82, 84

 Теорема о пороговой ценности I: 464—472
 — — — — экспериментальная проверка I: 469—470
 Теория нарушений, сельское хозяйство II: 290—291
 — оптимального добывания пищи I: 430—439
 — — — — использование кормовых пятен I: 463—472
 Теплокровные организмы см. Гомойотермные организмы
 Территориальность I: 330—334
 — естественный отбор I: 334
 — регуляторные эффекты I: 332
 Территория I: 287, 447, 490
 Тли, высасывание сока флоэмы I: 405—406
 Токсины I: 425
 Торф I: 563; II: 160, 190
 Травоядные животные I: 152, 524
 Транспирация I: 130; II: 177
 Трипаномы I: 566, 567
 Трихомы I: 158
 Тропики, видовое богатство II: 371—372, 373—377
 Тростник сахарный I: 129; II: 175
 Трофическая структура сообщества II: 187, 189—194
 Трофические уровни II: 186, 189, 191, 337, 342, 344, 346
 Трупы животных, утилизация I: 556—561
 Тундра II: 135
 — альпийская II: 135
 — чистая первичная продукция и биомасса II: 169
 Тюлени антарктические, дивергентная эволюция I: 45—46
 Тяжелые металлы, токсичность I: 97, 98

 Убежище частичное I: 451—452, 453—457, 490—492
 Углерод, фиксация CO₂ в процессе фотосинтеза I: 200
 Угорь I: 240, 241, 242
 «Угрожающее поведение» I: 167
 Удобрения, влияние на видовое богатство II: 360—361
 Улитка литторния, выедание литоральных водорослей II: 257—258
 — — местообитания II: 41—43
 Умеренные зоны, видовое богатство II: 371—372, 373, 377

- Универсалы (полифаги) I: 145, 421, 424, 432
 Унитарные организмы I: 178—185, 526
 Урожай максимальный поддерживаемый I: 507—508, 510, 511, 512—513, 515
 — на корню II: 161, 162, 171
 — норма изъятия I: 505
 Условия среды, определение I: 64—65
 Устьица листьев растений I: 127—128
- Фактор, зависящий от плотности II: 74, 75, 78, 95
 «Факторы смертности» II: 70—74
 — регулирование численности популяции II: 72—74
 Фенотипическая пластичность II: 112
 Фенотипический полиморфизм и изменяющаяся среда I: 61—62
 Ферменты, автолиз мертвых тканей I: 527
 — влияние pH воды I: 97
 — гидролитические I: 559
 — целлюлолитические I: 549
 Физиологическое время I: 69—71
 Фиксация биогенных элементов I: 525
 Фиксированная квота I: 507, 509—510, 513
 Филетические линии I: 31—32
 Филосфера I: 527
 Фитоалексины растений I: 595
 Фитопатогены I: 397, 404
 Фитопланктон II: 163, 166, 167, 183, 184, 185, 186, 191, 360
 — выедание зоопланктоном II: 186, 259
 Фитофаги I: 153, 155, 158, 162, 164, 184, 623; II: 157, 180, 188, 189, 192, 195, 198, 202
 Флавоноиды I: 161
 Фламинго обыкновенный I: 147
 Флоркс I: 197, 199
 Флоэма, сок I: 151, 152, 405—406, 596
 Фосфаты, влияние pH почвы на доступность I: 97
 — зоны пониженной ресурсобеспеченности I: 142
 — потребление I: 395
 Фосфор I: 238, 424, 549; II: 180, 182, 357, 361
 — дефицит, обусловленный низким pH II: 369
 — содержание в детритофагах I: 545
 Фотопериод I: 273
- Фотопериодический стимул I: 72
 — — взаимодействие с температурой I: 72
 Фотосинтез I: 113, 115, 117, 120, 124, 125—126, 128—130, 339—340, 526; II: 160, 161, 163, 167, 171, 172, 173, 178, 182
 — влияние температуры II: 175
 — двуокись углерода I: 125—129
 — — поглощение растением I: 127—129
 — интенсивность I: 115, 117, 119, 120
 — повышение интенсивности I: 400
 — C₃- и C₄-растения I: 115, 130
 — скорость II: 149, 150, 172, 175, 177, 180
 — фотоингибирование II: 185
 — эффективность II: 172, 173, 174—175, 180, 181
 Фотосинтетическая система C₃-, C₄- и САМ-растений I: 129
 Фотосинтетически активная радиация (ФАР) I: 114, 119; II: 172, 181
 Фотосинтетические пигменты прокариот I: 115
 Фотосинтетический период, продолжительность, влияние на первичную продукцию II: 179
 Фунгициды II: 264
 Функциональный ответ I: 440—447
 — — динамика популяций хищника и жертвы I: 446—447
 — — типа I I: 443—444
 — — — 2 I: 440—443, 498
 — — — время обработки I: 442, 443
 — — — 3 I: 444—446, 496—498
 Функция встречаемости II: 231, 233, 317—318
- Хвоя сосновая, разложение II: 139—140
 Хемосинтез у бактерий II: 160
 Химическая защита растений и животных I: 161—164
 Хищник — жертва, взаимодействия I: 453, 460, 483; II: 186
 — — несколько равновесных состояний I: 498—503
 — — самоограничение I: 485—490
 — — динамика популяций I: 473—523
 — — изменение численности популяций I: 473—474
 — — сопряженные колебания численностей I: 473, 481
 — — циклы колебаний численности I: 479—480, 483—485

- Хищники I: 396—397, 524
 — влияние на эволюцию жертвы I: 428
 — вымирание I: 461
 — истинные, спектр питания I: 421
 — неспециализированные II: 254—256
 — относительно избирательные II: 256—261
 — поведение I: 420
 — пороговое количество жертв I: 416
 — с пастбищным типом питания I: 397, 399, 410
 Хищники-специалисты как агенты биологической борьбы II: 262—263
 — стимуляция разнообразия в сообществе II: 265—266
 Хищничество (органофагия) I: 145, 281, 282, 396—410; II: 92
 — влияние на популяцию жертвы I: 411—414
 — — — структуру сообществ II: 249—291
 — обоюдное I: 360
 Хлоропласты I: 113
 Хозяева, генетический полиморфизм I: 615—618
 — гены устойчивости к инфекции I: 615, 616
 — заселение паразитами I: 578—582
 — как «острова» I: 578—582
 — реакция на паразитов I: 592—601
 — — — иммунный ответ I: 594—595
 — — — — сверхчувствительность растений I: 595—596
 Хозяин I: 399, 446
 — гены, определяющие устойчивость I: 583
 — как местообитание I: 587—592
 — эффективная плотность популяции I: 583
 Холодовое повреждение I: 76
 Холодоустойчивость I: 91
 — растений I: 75
 Хрушаки мучные, взаимный антогонизм I: 359—361
 Цапля I: 502, 503
 Цезий, модель круговорота II: 352
 Целлюлазы I: 151, 152, 530, 546, 548
 Целлюлоза I: 149, 153, 158, 528, 548; II: 192
 — переваривание I: 546, 547, 548, 633, 635, 636
 — разложение I: 530; II: 140
 — устойчивость к разложению I: 530
 Целлюлолизис I: 546, 547, 548—549
 Целлюлолитические бактерии I: 152
 — ферменты I: 151
 Цепи питания линейные II: 263
 Цикличность, гипотеза «восстановления питательных веществ» II: 90, 91
 — роль хищников II: 90, 92
 — теории, учитывающие внешние факторы II: 87—89
 — — — внутренние факторы II: 87—89
 — — — гормональные или физиологические изменения II: 92
 — — — поведенческие изменения: расселение и агрессивность II: 92
 — — — роль расселения II: 87
 Циклы грызунов, важная роль пищи II: 88
 — оледенения I: 23, 25
 — популяции II: 80—94
 — устойчивые предельные I: 479, 480
 Цинк II: 180
 — как загрязняющее вещество I: 105
 Цисты покоящиеся I: 278
 Чайка большая полярная II: 90, 341
 Чапарраль I: 135
 — сукцессии II: 112
 Черви дождевые I: 533, 534, 535
 — ленточные I: 569, 574; II: 29
 — жизненный цикл I: 574, 575
 — — репродуктивные траты II: 29
 Численность популяции, влияние зависящих от плотности факторов II: 60—64, 65
 — — — условий среды II: 66—69
 — — регулирование I: 65—69
 — — роль расселения II: 94—96
 — — теории II: 59—64
 — — циклы II: 80—94
 Шелковники (водяные лютики) I: 61—62
 Широтное распределение видового богатства II: 372—378
 Шистозомоз (бильгарциоз) I: 574, 608, 609
 Шистозомы I: 574, 578
 Щавелевая кислота I: 161
 Эвапотранспирация потенциальная II: 177
 Эволюционная пластичность II: 386

- Эволюционное взаимодействие организмов I: 156
 — время II: 370—372, 377
 — равновесие II: 370—371, 372
 Эволюция видов островных сообществ II: 319—322
 — и естественный отбор I: 16—19
 — селективное вымирание, динамическое равновесие II: 386
 — конвергентная I: 32, 34, 35, 37
 — параллельная I: 36—37
 — пределы видового разнообразия II: 385
 — территориального поведения I: 332
 — фазы, разнообразие таксонов II: 383
 — ширина спектра питания I: 428—434
 Эврифаги растительноядные I: 146
 Эвтрофирование антропогенное, снижение разнообразия фитопланктона II: 360
 Эвфотическая зона II: 182, 183, 185
 Эктопаразиты I: 587
 Экологическая ниша I: 107—111, 174—175, 356
 — — двумерная проекция I: 108, 109, 111
 — — концепция Хатчинсона I: 109
 — — *n*-мерная фигура («гиперобъем») I: 109
 — — одномерная проекция I: 108, 110
 — — разделение (расхождение) I: 362, 372, 373—376, 389; II: 217, 219—230
 — — трехмерная проекция I: 108, 109
 Экологическое равновесие II: 370
 — регулирование, теория нарушений II: 200
 Экология поведения I: 420
 — сообществ, границы II: 133—134
 — — уровень организации живого II: 134
 Экосистема II: 116
 — рубца I: 632—635
 Экосистемы, воздействие ионизирующей радиации II: 250—251
 Экотипы I: 49—51
 — устойчивые к тяжелым металлам I: 50—51
 Экскременты беспозвоночных как пищевой ресурс I: 552—553
 — позвоночных как источник питания I: 553—555
 Эксперименты в природных условиях I: 382—388
 Экспоненциальный рост численности популяции I: 311, 312
 Экстремальные условия среды обитания, видовое богатство II: 368—369
 Эктомикориза I: 638—639
 Эктопаразиты I: 587
 Экотермы I: 66, 78; II: 194
 — регуляция теплообмена I: 67—68
 — теплообмен I: 78
 Эластин, переваривание I: 559
 Эмерджентные свойства II: 113, 115
 — — структуры пищевой сети II: 115
 Эмиграция I: 252, 447, 450; II: 65, 72, 73, 95
 — круговорот видов II: 315
 Эндемичные виды II: 320
 — — птиц, с Гавайских островов заболевания II: 264
 Эндобионт I: 620
 Эндотермы I: 66, 78—79; II: 194
 — термонейтральная зона I: 79
 — терморегуляция I: 78—80
 Энергия в сообществах, круговорот II: 186—200
 — единицы II: 160
 — поток через модельное сообщество II: 195—198
 — скорость получения I: 466, 467—468
 — солнечная, влияние на первичную продукцию II: 172—173
 — солнечной радиации II: 201, 202
 — эффективность переноса II: 190
 Энтодимиоморфы I: 634, 635
 Эпидемиология I: 577, 578, 680. *См. также* Паразитизм, Паразиты
 — заболевания I: 608
 Эпидермальные волоски растений I: 158
 Эпилимнион I: 238
 Эстуарии, продукция II: 167, 169
 Этанол как пищевой ресурс I: 550
 Эукариоты, теория эволюции на основе мутуализма I: 657—658
 Эффект Олли I: 496, 498, 523
 Эффективность ассимиляции (ЭА) II: 191, 192, 195, 198
 — переноса энергии II: 190
 — поиска I: 442, 448, 451, 475, 492
 — потребления (ЭК) II: 191, 195, 198
 — продуцирования (ЭП) II: 191, 193, 194, 195
 Яды растений I: 161—164

Указатель латинских названий

- Abies alba* I: 110
Abramis brama I: 168
Abutilon theophrasti II: 150
Acacia I: 280
 — *burkittii* I: 209, 211, 213
 — *cornigera* I: 623, 625
Acanthaster II: 79
Acari I: 533, 534, 535
Acer pensylvanicum I: 218
 — *rubrum* II: 125
 — *saccharum* II: 150
Achillea I: 51
Achnanthes microcephala I: 100
Acmaea scutum I: 424
Acrolepia assectella I: 452
Actinia equina I: 104
Actinomyces scabies I: 594
Actinomycetes I: 651
Adelina triboli I: 612; II: 265
Adoristes ovatus I: 551
Aedes I: 578
 — *trivittatus* I: 599
Aesculus glabra II: 150
 — *octandra* II: 125
Aethosciurus poensis II: 224
Agalinis II: 102
Agave I: 38
Agrilus I: 589
Agriolimax reticulatus I: 162, 209
Agrobacterium tumefaciens I: 597
Agropyron repens II: 285
 — *smithii* I: 402
Agrostemma I: 381, 382
 — *githago* I: 381
Agrostis I: 205; II: 141
 — *stolonifera* II: 143, 285
 — *tenuis* I: 106, 107; II: 259
Aira praecox II: 272
Alaria esculenta I: 104
 — *nana* II: 280
Allionia linearis I: 134
Alnus I: 651, 656, 657
 — *glutinosa* II: 143
Aloe I: 38
Alopax lagopus II: 90
Alpheus I: 620
 — *djiboutensis* I: 622
Amaranthaceae I: 129
Amaranthus retroflexus I: 380; II: 150
Ambrosia artemisiifolia II: 149, 150
 — *psilostachya* I: 134
 — *trifida* II: 150
Ambystoma opacum II: 50, 52, 53
 — *tigrinum* II: 50, 52, 53
Amphipoda I: 534
Amphiprion I: 622
Amphorophora rubi I: 148
Ancylostoma I: 592
 — *duodenale* I: 571
Andropogon scoparius II: 101
Androsace septentrionalis I: 306, II: 58, 78
Anemone hepatica I: 327
Angiostrongylus cantonensis I: 588
Anomoeoneis vitrea I: 98, 100
Anopheles I: 569, 578
Anthoceros I: 656
Anthoxanthum odoratum II: 126
Anthozoa I: 183
Apheloria montana I: 552
Aphidius hettricaria I: 398
Aphis pomi I: 264
Apion ulicis I: 473
Apis mellifera I: 147, 629
Aplonis metallica II: 246
Aplus idoei I: 148
Apus apus II: 20
Aquilegia I: 628
Araneida I: 534
Arctocephalus gazella I: 46
Arctostaphylos I: 656, 657
Ardea cinerea I: 503
Arenaria serpyllifolia II: 272
Aristida purpurea I: 134
Armadillidium vulgare II: 9, 17, 19
Armillaria mellea I: 581
Arrhenatherum elatius I: 107
Ascaris I: 592, 606
Asclepias I: 164, 629
Ascophyllum I: 104, 105
 — *nodosum* I: 104
Asellus I: 426, 537
 — *aquaticus* I: 203

Asphondylia I: 589
Asplanchna brightwelli II: 15, 16
 — *priodonta* I: 157
Aster II: 102
 — *pilosus* II: 105
 — *tripolium* II: 143
Asterionella I: 346, 347, 348, 356
 Указатель латинских названий
 — *formosa* I: 346, 348, 394
Atlanticus testaceus II: 265
Atriplex hastata I: 129
 — *rosea* I: 129
Atta I: 626
Austroicetes cruciata I: 70
Avena barbata I: 377, 378, 379
 — *fatua* I: 377, 378
Azolla I: 656
Azotobacter I: 650
Azotobacteriaceae I: 650
Azotococcus I: 650

Bacillaceae I: 651
Bacillus anthracis I: 585, 602
Bacteria I: 534
Bacteroides amylophilus I: 634
 — *succinogenes* I: 633
Baetis I: 101
Balaeniceps rex I: 147
Balanus I: 88, 343, 344, 347, 348, 358
 — *balanoides* I: 86, 87, 88, 91, 104, 343, 344
 — *cariosus* II: 279, 280
 — *gfandula* I: 209, 223; II: 261, 279
Batrachium I: 61
Battus philenor II: 262
Bdellocephala punctata II: 44, 45
Bembidion picipes I: 588, 590
Berberis vulgaris I: 577, 579
Beta vulgaris II: 174
Betula I: 129, 280
 — *allegahaniensis* II: 125
 — *lenta* II: 125
 — *pendula* I: 110; II: 322
 — *pubescens* I: 72
Biorhiza I: 589
 — *pallida* I: 154
Blackstonia perfoliata II: 272
Blasia I: 656
Blatella germanica I: 638
Bombus appositus II: 219, 220, 221
 — *bifarius* II: 220, 221
 — *flavifrons* II: 220, 222
 — *frigidus* II: 220, 221
 — *kirbyellus* II: 219, 220, 221
 — *occidentalis* II: 220, 222
 — *sylvicola* II: 220, 221
Boraginaceae I: 38
Borrichia II: 102

Bossiella plumosa II: 280
Botrytis I: 145
 — *anthophila* I: 589
 — *fabae* I: 589, 593
Bouteloua gracilis I: 134
Braconidae I: 398
Bradinus crepitans I: 163
Brassica I: 38, 454; II: 262
 — *oleracea* II: 174
Brevicoryne brassicae I: 452, 456
Briza media II: 126
Bromus inermis II: 229
 — *madritensis* I: 102, 103, 367, 368
 — *rigidus* I: 102, 103, 367, 368
Buchloe dactyloides I: 134
Buddleia II: 322
Butorides striatus II: 233
Byturus tomentosus I: 148, 149

Cactoblastis I: 404, 456, 495; II: 79, 263, 281
 — *cactorum* I: 456, 495; II: 105, 282
Cactospiza heliobates I: 32, 33
 — *pallidus* I: 32, 33
Cadra I: 448
Cakile edentula II: 79, 95, 96
Callaspidia defonscolombe I: 462
Calliphoridae I: 254
Callirhytis erythrocephalum I: 154
Callithamnion arbuscula I: 104
Callosobruchus chinensis I: 483, 484
Calluna vulgaris I: 490, 573
Calothrix I: 650
Calvaria I: 410
 — *major* I: 409
Camarhynchus parvulus I: 32, 33
 — *pauper* I: 32, 33
 — *psittacula* I: 32, 33
Campanula uniflora I: 24
Campanulaceae I: 38
Campanularia I: 183
Camponotus I: 570
Canis I: 36
Capitella II: 133
Capsella bursa-pastoris I: 204, 310; II: 107, 150
Carabodes labyrinthicus I: 551
Carcinus maenas II: 257
Cardamine pratensis I: 456
Cardiaspina albitextura I: 501, 502
Carduus nutans I: 409
Carex arenaria I: 185, 186, 277
 — *bigelowii* I: 216, 217
 — *pennsylvanica* II: 251
Carya II: 36
 — *alba* II: 125
Cassia obtusifolia I: 380
Castanea I: 551

- *dentata* II: 264
Cecidiophyopsis I: 589
Cecidiopsylla tepolita II: 262
Centaureum erythraea II: 272
Centropus violaceus I: 248, 250
Cepaea nemoralis I: 56
Cerocosporella I: 589
Certhidea olivacea I: 32, 33
Cervus elaphus I: 208; II: 18
Ceutorhynchus I: 589
Chaerophyllum prescottii I: 277
Chaetoceros lorenzianum I: 646
 — *tetrastichon* I: 646
Chalcophaps indica I: 383
 — *stephani* I: 383; II: 232, 233
Chamobates cuspidatus I: 551
Chaoborus I: 158
Chelonethi I: 534
Chenopodiaceae I: 129
Chenopodium album I: 184; II: 107, 108, 150
Chiasognathus grantii I: 147
Chilopoda I: 534
Chironomus I: 538, 553
 — *lugubris* I: 553
Chlorella I: 337, 643
Chloropidae I: 254
Chondrilla juncea I: 350, 351
Chondrus II: 258
 — *crispus* I: 104, II: 257
Choristoneura fumiferana I: 501, 502
Chorthippus brunneus I: 193, 199, 273, 295, 296; II: 16
Chrysanthemum segetum II: 10
Chrysididae I: 398
Chrysis ignata I: 398
Chrysocharis gemma I: 494
 — *pubicornis* I: 494
Chrysops I: 578
Chthamalus I: 104, 343, 344, 347, 348, 358
 — *fissus* II: 276
 — *stellatus* I: 104, 343, 344
Chydorus I: 553
 — *sphaericus* I: 553
Chytridae I: 589
Circulifer tenellus I: 263
Cistus I: 573
Citrus limonum I: 110
Cladochytrium replicatum I: 530
Claviceps I: 589
Clavicularia I: 656
Clostridium I: 651
 — *locheadit* I: 633
Cnidaria I: 183
Coccinella septempunctata I: 452
Coenorrhinus germanicus I: 148
Coleophora alticollis I: 89
Coleoptera I: 533, 534
Colias croceus I: 243
Colinus virginianus I: 501
Collema I: 649
Collembola I: 533, 534, 535
Columba palumbus I: 412, 427, 452; II: 262
Compositae I: 37, 38
Coniosporium II: 139
Conyza II: 102
 — *canadensis* II: 101
Corallina officinalis I: 104
 — *vancouveriensis* II: 279, 280
Cordulegaster I: 538
Cordylina I: 38
Cornus florida II: 125
 — *stolonifera* I: 77
Corophium volutator I: 452
Crangon septemspinosa I: 111
Crustaceae I: 330
Cryptocentrus I: 620
 — *cryptocentrus* I: 622
Cryptocercus I: 636
Cryptostylis subulata I: 630
Cryptosula I: 183
Culex I: 147, 578
Culicoides I: 578
Cupressus I: 280
 — *pygmaea* II: 108
Cuscuta epithymum I: 573
Cycadaceae I: 37
Cyclops vicinus I: 168
Cyclotella arentii I: 100
 — *kutzingiana* I: 100
 — *meneghiniana* I: 394
Cymadothea I: 54
Cymbella gracilis I: 100
Cynosurus cristatus I: 107
Cyperus papyrus I: 129
 — *rotundus* I: 129
Cyrtobagous II: 104, 105
Cyrtinus hypocistis I: 573
Cyzenis II: 75, 77
Dactylis glomerata I: 107, 129, 324, 326; II: 174, 229, 230
Dacus tryoni I: 459
Danaus plexippus I: 242
Daphnia I: 435
 — *magna* I: 187, 443, 444
 — *pulex* I: 157, 158
 — — *var. pulicaria* I: 416
Dasyurus I: 36
Delia brassicae I: 164, 165
Delphinium barbeyi II: 219
 — *nelsoni* I: 270, 271
Dendroceras I: 55
Depressaria pastinacella I: 403
Dermestidae I: 559

- Deschampsia caespitosa* II: 143
 — *flexuosa* I: 205; II: 126
Desmazierella II: 139, 140
Desulfotomaculum I: 651
Diadromus pulchellus I: 450, 452
Dicaeum livundinaceum I: 258
Dichotrix I: 650
Dicrostonyx torquatus II: 85
Digitalis purpurea I: 205; II: 17
Dimorphotheca pluvialis I: 264
Dinophyceae I: 643
Diospyros virginiana II: 150
Diphyllobothrium latum I: 575
Diplopoda I: 533, 534
Diplura I: 534
Dipodomys deserti II: 241, 242
 — *heermanni morroensis* II: 110
 — *merriami* II: 241
 — *spectabilis* II: 241, 242
Dipsacus fullonum I: 229
 — *sylvestris* I: 256, 257
Diptera I: 398, 533
Dipteryx panamensis II: 374
Dirofilaria immitis I: 599
Distichlis spicata II: 101
Ditylenchus I: 533
Diurnea I: 589
Doryphoraphaga doryphorae II: 70, 73
Dracaena I: 38
Drosophila I: 29, 95, 549
 — *adiastola* I: 31
 — *attiqua* I: 31
 — *busckii* I: 550
 — *hydei* I: 550
 — *imigrans* I: 550
 — *melanogaster* I: 261, 262, 298, 306, 310, 550
 — *obscura* I: 273
 — *primaeva* I: 31
 — *setosimentum* I: 31
 — *simulans* I: 550
 — *subobscura* I: 94; II: 15
Dryas I: 656, 657; II: 144
 — *octopetala* I: 91
Dugesia lugubris II: 45

Echinocactus fendleri I: 129
Echinochloa crus-galli I: 129
Echinococcus granulosus I: 574, 575
Echium I: 38
Eichornia I: 180
 — *crassipes* II: 103
Elaeis guineensis II: 175
Elassoma evergladei I: 326
Elodea canadensis II: 103
Elysia viridis I: 647
Emdymion non-scriptus I: 205
Empoasca fabae I: 158, 159

Encarsia formosa I: 451
Encephalartos I: 656
Enchytraeidae I: 533, 534
Endogone I: 639
Endothia parasitica II: 264, 281
Engraulis ringens I: 509, 510
Eniochthonius minutissimus I: 551
Enoicyla pusilla I: 541, 542
Entamoeba histolytica I: 567
Enterobacteriaceae I: 651
Enteromorpha II: 257
 — *intestinalis* II: 257
Eotetranychus I: 460
 — *sexmaculatus* I: 459, 460
Ephemera I: 538
 — *simulans* I: 102
Ephestia cautella I: 306, 452, 454, 469
Epichloe typhina I: 598
Epixerus ebii II: 224
Eragrostis pilosa II: 101
Ergasilus caeruleus I: 588
Ericaceae I: 642
Erichthonius brasiliensis I: 329, 330
Erigeron annuus I: 150
 — *canadensis* II: 150
Eriochisia brassicae I: 309
Eriophyllum wallacei I: 206, 207
Erithacus rubecula I: 240
Erysiphe I: 589
 — *graminis* II: 264
Escherichia coli I: 657
Espeletia I: 38
Eucallipterus tiliae I: 405
Eucalyptus I: 62
 — *regnans* I: 257
Eunotia alpina I: 100
 — *arcus* I: 100
 — *pectinalis* I: 100
 — *tenella* I: 100
 — *veneris* I: 98, 100
Euphorbia corollata I: 129
 — *maculata* I: 129
 — *poligonifolia* II: 101
Euphrasia I: 572
Eupomacentrus apicalis II: 269, 270
Eutermes I: 547
Eutintinnus pinguis I: 646
Exobasidium I: 589

Fagus I: 129
 — *grandifolia* II: 150
 — *sylvatica* I: 110, 416; II: 179
Falco I: 147
Faciola hepatica I: 591, 599
Felis I: 36
Ferocactus acanthoides I: 129
Festuca arundinacea II: 174
 — *octoflora* I: 183

- *ovina* II: 126
- *pratensis* II: 285
- *rubra* II: 143, 259
- Ficus* I: 629
- Fimbristylis* II: 100, 102
- *spadiceae* II: 101
- Fragilaria construens* I: 100
- *virescens* I: 100
- Frankia* I: 651, 656
- Fratercula corniculata* I: 147
- Fraxinus americana* II: 150
- Fucus* II: 257
- *serratus* I: 104, 105
- *spiralis* I: 104, 105
- *vesiculosus* I: 104
- Fungi* I: 534
- Funisciurus anerythrus* II: 223, 224
- *isabella* II: 223, 224
- *lemniscatus* II: 224
- *pyrrhopus* II: 224
- Fusicoccus* II: 139, 140

- Galinsoga parviflora* I: 264
- Galium* I: 342, 357
- *hercynicum* I: 343, 357
- *palustre* II: 143
- *pumilum* I: 343, 357
- *saxatile* I: 343
- *sylvestre* I: 343
- Gallicolumba rufigula* I: 383
- Gambusia affinis* II: 46
- Gammarus* I: 537, 538; II: 223, 225, 226, 234
- *duebeni* II: 223, 225
- *locusta* I: 99, 102; II: 225
- *oceanicus* II: 223, 225
- *pseudolimnaeus* I: 550
- *pulex* I: 99, 102
- *salinus* II: 225
- *zaddachi* I: 99, 102; II: 225
- Gelidium coulteri* II: 145, 147, 148, 275, 276
- Geospiza conirostris* I: 32, 33
- *difficilis* I: 32, 33
- *fortis* I: 32, 33
- *fuliginosa* I: 32, 33
- *magnirostris* I: 32, 33
- *scandens* I: 32, 33
- Geotrupes spiniger* I: 555
- Geranium* I: 253
- Gerbillus allenbyi* I: 384
- Gerris* I: 265
- Geum reptans* I: 110
- Giardia intestinalis* I: 566
- Gibbula cineraria* I: 104
- Gigartina canaliculata* II: 145, 147, 275, 276, 277
- *stellata* I: 104

- Gigaspora calospora* I: 640
- Glaucomys* I: 36
- Glomus* I: 639
- *mosseae* I: 640, 642
- Glossina* I: 567
- Glossiphonia* I: 538
- Glossosoma* I: 538
- Glycine max* I: 402; II: 174
- *soja* I: 292, 655
- Gomphocerippus rufus* I: 91
- Gorddus* I: 598
- Gorgonia* I: 183
- Gossypium hirsutum* II: 175
- Grindelia lanceolata* I: 228
- Gunnera* I: 656
- Gurania* I: 172
- Gymnarrhena* I: 265
- *micrantha* I: 264

- Haematopus ostralegus* I: 442
- Halesia monticola* II: 125
- Halidrys siliquosa* I: 104
- Halipegus eccentricus* I: 590
- Halosaccion glandiforme* II: 280
- Hamamelis virginiana* II: 125
- Helianthella quinquenervis* I: 623
- Helicoma* II: 139
- Heliconia* II: 226
- Helicontus* I: 172, 175, 372, 589
- Heliocopris* I: 554, 557
- *dilloni* I: 554
- Heliosciurus rufobrachium* II: 224
- Helix pomatia* I: 546
- Helminthosporium maydis* I: 610
- Hemiptera* I: 589
- Hemizonia* I: 51
- Henicoperis longicauda* II: 233
- Hepialus numuli* I: 148
- Heptagenia* I: 538
- Hermaniella granulata* I: 551
- Heterodera avenae* I: 405
- Heteromastus* II: 133
- Heterospilus prosopidis* I: 483, 484
- Himanthalia elongata* I: 104
- Hippophae* I: 656, 657
- Hirondella* I: 561
- Hispinae* II: 226
- Holcus lanatus* II: 126, 271
- *mollis* I: 205
- Homo sapiens* I: 230
- Hordeum vulgare* II: 174
- Hydra* I: 183
- *viridis* I: 643
- Hydrobia ulvae* I: 386, 387
- *ventrosa* I: 386, 387
- Hydrocotyle bonariensis* II: 101
- Hydrometra myrae* I: 599, 600
- Hydropsyche* I: 538

- Hydrozoa I: 183
Hydrurga leptonyx I: 46
Hydryphantes tenuabilis I: 599, 600
Hymenolepis microstoma I: 591, 592
Hymenoptera I: 398
Hypericum perforatum II: 272
Hyphomycetes I: 529
- Icerya purchasi* I: 473
Ichneumonidae I: 283
Ipomopsis aggregata II: 222, 223
Iridaea lineare II: 280
Iris pseudacorus II: 143
Isopoda I: 533, 534, 541
Isoptera I: 534
Ixodes hexagonus I: 570
- Juncus* I: 89
 — *bufonius* I: 205
 — *effusus* I: 205; II: 143
 — *gerardii* II: 143
 — *maritimus* II: 143
 — *squarrosus* I: 89
Juniperus virginiana II: 150
- Keratella cochlearis* I: 157, 158
Kiefferia I: 589
Klebsiella pneumoniae I: 657
Kuhnia glutinosa I: 134
- Laboulbenia* I: 588, 590
Lactuca scariola II: 150
Laemophloeus minutus I: 612
Lagopus lagopus scoticus I: 489, 490;
 II: 81
Laminaria I: 104
 — *digitata* I: 104
Lampronia rubiella I: 148, 149
Lamprophyllum I: 166
Lapsana communis I: 328
Larix decidua I: 110
Larrea tridentata I: 218
Lasioderma serricorne I: 316
Laurencis pinnatifida I: 104
Lemmus sibericus II: 85
Lemna I: 180, 183
Leontopithecus rosalia II: 111
Lepidium sativum I: 581
Lepidoptera I: 589
Lepomis gibbosus I: 588
 — *macrochirus* I: 434, 438
Leptasterias II: 343
Leptinotarsa decemlineata I: 252; II:
 70
Leptocylindricus mediterraneus I: 646
- Leptonychotes weddellii* I: 46
Leptoterna dolabrata I: 309
Lepus americanus I: 406, 477, 484
Lessoniopsis littoralis II: 280
Leucojum vernum I: 110
Leuctra nigra II: 131
Leveillula I: 589
Liacarus xylariae I: 551
Lichina confinis I: 104
 — *pygmaea* I: 104
Ligula intestinalis I: 601
Liliaceae I: 37
Limenitis archippus I: 165, 167
Limonium II: 102
 — *carolinianum* II: 101
Linum usitatissimum I: 323, 324
Linyphia triangularis I: 416
Liriodendron tulipifera II: 125, 150
Lissapimpla excelsa I: 630
Littorina I: 104; II: 343
 — *littorea* I: 104; II: 257, 258
 — *nigrolineata* II: 41, 42
 — *obtusata* I: 104
 — *rudis* II: 41, 42
 — *saxatilis* I: 104
Lobelias I: 38
Lobodon carcinophagus I: 46
Lodoicea seychellarum II: 108
Lolium multiflorum I: 401
 — *perenne* I: 50, 107, 129, 205, 304,
 335, 337, 441, 634; II: 174, 285
Lophodermium II: 139, 140
Lucilia I: 559
 — *cuprina* I: 413, 505, 593
Luzula campestris II: 272
Lycaena avion I: 624, 626
Lycaenidae I: 625
Lygodesmia juncea I: 134
Lymantia dispar I: 407
Lymnaea elodes I: 369
Lynx canadensis I: 477, 484; II: 82
Lyrodus pedicellatus I: 548
- Macropygia mackinlayi* I: 248, 250; II:
 231, 232
Macrozemia macdonelli I: 37
Malvastrum coccineum I: 134
Manduca quinquemaculata I: 147
Manihot esculenta II: 175
Mansonia I: 578
Marmota I: 36
 — *vancouveriensis* II: 110
Mastotermia paradoxa I: 637
Matricaria matricarioides I: 205
Mattesia dispersa I: 612
Mechanitis isthmia I: 158
Medicago lupulina II: 229
 — *sativa* I: 129; II: 174

- Megadrili* I: 533, 534
Melampsora lini I: 615
Melampyrum lineare II: 265
Melanerpes formicivorus I: 258
Meligethes I: 589
Melilotus albus I: 226, 227
Melostra distans I: 110
Meriones tristrami I: 384
Mesodinium rubrum I: 645
Methanobacterium ruminantium I: 633
Microtus agrestis I: 497
— *pennsylvanicus* I: 262, 266
Milium effusum I: 205
Mirounga leonina I: 46
Moellerius I: 628
Molinia caerulea II: 259
Mollusca I: 533, 534
Monarcha cinerascens II: 231, 233
Monomorium minimum I: 264
Monotropa I: 642
Moraceae I: 35, 629
Muhlenbergia capillaris II: 101
Muscidae I: 254
Musculium securis I: 294
Mustela erminea II: 90
— *nivalis* II: 90
— *vison* I: 411
Mya arenaria II: 126
Myosciurus pumilio II: 223, 224
Myotis grisescens II: 110
Myrica I: 651, 656, 657
Myrmecobius I: 36
Myrmecophaga I: 36
Myrmica laevonoides I: 626
— *scabrinoides* I: 626
Mytilus II: 104
— *californianus* I: 366, 426; II: 261, 278, 279, 280
— *edulis* I: 104, 425, 426
Myzomela pammelaena II: 231, 233, 246
Myzus persicae I: 398

Nanhermannia elegantula I: 551
Nassarius obsoletus II: 126
Navicula cocconeiformis I: 100
— *hofleri* I: 100
Necator I: 606
Necrophorus I: 559, 560
— *vespilloides* I: 559
Nectria I: 589
Nematoda I: 534
Nemurella I: 538
— *picteti* II: 131
Neodiprion sertifer I: 441
Neopanope texana II: 126
Neotoma floridana II: 46
Neottia I: 642

Nereis virens II: 126
Neuroterus I: 589
— *lenticulatus* I: 154
— *numismalis* I: 154
— *quercus-baccarum* I: 154
Nippostonylus brasiliensis I: 590
Nitzschia perminuta I: 100
Nostoc I: 650, 656
Nothrus sylvestris I: 551
Notonecta I: 426
— *glauca* I: 427
— *hoffmanni* I: 436
Notoryctes I: 36

Obelia I: 181, 184
Octopus cyanea I: 230
— *vulgaris* I: 229
Odocoileus virginianus II: 157
Odontites verna I: 572
Oenanthe lachenalii II: 143
Oenothera humifusa II: 101
Olea europea I: 110
Ommatophoca rossii I: 46
Onchocerca volvulus I: 575, 578
Ondatra zibethicus I: 411
Onygenaceae I: 559
Operophtera brumata I: 162, 316, 482; II: 74
Ophiobolus I: 589
Opiliones I: 534
Opria I: 551
Opuntia I: 404, 456; II: 79, 312, 313
— *inermis* I: 456, 495; II: 105
— *polyacantha* I: 129
— *stricta* I: 456, 495; II: 105
Orobanchae I: 572
— *gracilis* I: 573
Oryza sativa II: 174
Oscinella I: 589
Ostrinia I: 589
Otiorrhynchus clavipes I: 148
— *singularis* I: 148
— *sulcatus* I: 148
Oxydendrum arboreum II: 125
Oxyria digyna I: 110

Pachygrapsus crassipes II: 148
Palmaceae I: 37
Panicum miliaceum I: 129
Panolis flammulae I: 501
Papaver I: 160
— *argemone* I: 160
— *dubium* I: 160, 256, 257
— *hybridum* I: 160
— *lecoqii* I: 160
— *rhoeas* I: 160
— *somniferum* I: 161
Paralicella I: 561

- Paramecium* I: 344, 345, 347, 377; II: 338
 — *aurelia* I: 345, 346, 356, 357
 — *bursaria* I: 345, 346, 356, 357
 — *caudatum* I: 345, 346, 356
Parlatoria oleae I: 495
Parus ater I: 373
 — *caeruleus* I: 373
 — *major* I: 214, 270, 373, 434, 452
 — *montanus* I: 373
 — *palustris* I: 373
Paspalum I: 654, 655; II: 102
Passiflora I: 158, 172, 175
Pastinaca sativa I: 403
Patella I: 323
 — *aspera* I: 104
 — *cochlear* I: 301, 302, 309
 — *vulgata* I: 104
Pediculus humanis capitis I: 585
Pelodera I: 532
Pelvetia I: 104
 — *canaliculata* I: 104
Penicillium II: 139
Pennaria I: 183
Pennisetum purpureum II: 175
 — *typhoides* II: 175
Perca fluviatilis I: 326
Perga affinis affinis I: 411
Perognathus amplus II: 242
 — *flavus* II: 241, 242
 — *formosus* II: 241
 — *longimembris* II: 241, 242
 — *penicillatus* II: 241
Perospora I: 589
Petalonia II: 280
Petaurus I: 36
Phalera bucephala I: 166
Phaseolus multiflorus I: 129
 — *vulgaris* I: 158, 159
Philodendron I: 66
Philoscia muscorum I: 207, 548
Phleum pratense II: 229, 230, 285
Phlogophora meticulosa I: 428
Phlox drummondii I: 197, 198, 199, 200; II: 14
Phoenicapterus ruber I: 147
Phthiracarus ligneus I: 551
Phyllobius argentatus II: 400
Phyllodactylus porphyreus I: 166
Phyllotreta cruciferae I: 454
 — *striolata* I: 454
Phyoptus glacilis I: 148
Physa gyrina I: 369
Physobrachia I: 622
Physoderma zeae-maydis I: 567
Phytomyza I: 589
 — *ilicis* I: 494
Phytophthora I: 589
 — *injestans* I: 584
Phytoseiulus persimilis I: 451
Picea abies I: 10, 215; II: 179
Pieris rapae I: 70, 454
Pinaroloxias inornata I: 32
Pinus I: 129; II: 36
 — *cembra* I: 110
 — *contorta* II: 145
 — *radiata* II: 180
 — *rigida* II: 125, 251
 — *strobis* II: 125, 253
 — *sylvestris* I: 215, 641; II: 138
 — *virginiana* II: 125
Pisaster II: 343
 — *ochraceus* II: 260, 261
Pistia I: 180
Pisum sativum I: 73; II: 174
Plachobrachus ianthobapsus I: 647
Placida dendritica I: 647
Plantago lanceolata II: 97
 — *major* I: 309; II: 97
 — *maritima* I: 51
 — *media* II: 97
Plasmodiophora I: 589, 602
 — *brassicae* I: 567, 597
Plasmodium I: 566, 568, 569, 605
Platynothrus peltifer I: 551
Platypodidae II: 376
Platyspiza crassirostris I: 32, 33
Plectrocnemia I: 463
 — *conspersa* I: 462, 464; II: 131, 262
Plectroglyphidodon lacrymatus II: 269, 270
Pleolophus basizonus I: 440, 441
Plethodon glutinosus I: 342
 — *jordani* I: 342
Plodia interpunctella I: 306, 448, 455
Pneumostrogylus tenuis II: 264
Poa alpina I: 51
 — *annua* I: 203, 205, 408; II: 37, 38, 39, 107
 — *pratensis* I: 285
 — *trivialis* I: 107, 205; II: 285
Poecilochirus necrophori I: 560
Pollicipes polymerus II: 279, 280
Polydora II: 133
Polygonum aviculare I: 205; II: 107
 — *pennsylvanicum* II: 150
Polypodium vulgare I: 183
Pomacea I: 421
Pomacentrus wardi II: 269, 270
Ponerinae II: 304, 305
Populus deltoides II: 150
 — *tremuloides* I: 279
Porphyra pseudolanceolata II: 280
 — *umbilicalis* I: 104
Portulacaceae I: 129
Postelsia I: 366, 367
 — *palmaeformis* I: 366
Prochloron I: 621

- Promerops cafer* I: 629
Protea eximia I: 629
Protoxerus stangeri II: 224
 Protozoa I: 534
 Protura I: 534
Prunella vulgaris II: 272
Prunus aurocerasus I: 110
 — *spinosa* II: 143
Pseudomyrmex ferruginea I: 623
Pseudopeziza I: 589
 — *medicaginis* I: 593, 594
Pseudotsuga menziesii I: 413; II: 15, 16
Psoralea tenuiflora I: 134
Pteridium I: 279
 — *aquilinum* I: 162, 163; II: 107, 215, 310
Puccinellia II: 141
 — *maritima* II: 143
Puccinia graminis I: 579
 — *striiformis* I: 608
Pullularia II: 139
Pythium I: 581, 593
 — *irregulare* I: 581

Quercus I: 129, 183; II: 36, 141, 295, 312
 — *alba* I: 53, 135, 531; II: 125, 150
 — *carris* I: 154
 — *cerris* I: 531
 — *coccinea* II: 125
 — *ilex* I: 110
 — *montana* II: 125
 — *pubescens* I: 110
 — *robur* I: 597; II: 143, 322
 — *rubra* II: 150
 — *velutina* II: 150

Radianthus I: 622
Rafflesia arnoldii I: 572
Rallina tricolor II: 233
Rana pipiens I: 72
 — *sylvatica* I: 325
 — *tigrina* I: 301
Ranunculus I: 61, 409
 — *aquatilis* I: 61
 — *circinatus* I: 61
 — *ficaria* I: 205, 628
 — *flabellaris* I: 62
 — *fluitans* I: 61
 — *glacialis* I: 110
 — *hederaceus* I: 61
 — *omniophyllus* I: 61
 — *repens* II: 57
 — *trichophyllus* I: 61
Rapistrum rugosum I: 264
Reticulitermes I: 548

 — *flavipes* I: 636
Rhinanthus minor I: 572
Rhinocyllus conicus I: 409
 Rhizobiaceae I: 650
Rhizobium I: 589, 651, 652, 654, 655
Rhizopertha dominica I: 299
Rhizophora mangle II: 108, 302
Rhodnius prolixus I: 638
Rhodoglossum affine II: 145, 148, 275, 276
Rhodymenia palmata I: 104
Rhynchops nigra I: 147
Riparia riparia I: 247
Rodolia cardinalis I: 473
Romerolagus diazi II: 110, 263
 Rosaceae I: 35
Rostrhamus sociabilis I: 421
 Rotifera I: 534
Rubia peregrina I: 86, 87
Rubus fruticosus I: 628
Ruminococcus I: 633
 — *flavefaciens* I: 634
 Rutaceae I: 35
Rutilus rutilus I: 168
Rutthnera pringsheimii I: 646

Sabatia II: 102, 103
 — *stellaris* II: 101
Saccharinum II: 175
Saccharomyces cerevisiae I: 444
Saccharum officinale I: 129
Saguinus oedipus oedipus II: 110
Saimiri oerstedii II: 110
Salicornia II: 103
Salix atrocinerea II: 143
 — *pauciflora* I: 76
 — *sachalinensis* I: 76
Salmo trutta I: 295, 296
Salvinia I: 280; II: 104, 105
 — *molesta* II: 103, 104
 Sarcophagidae I: 254
Sargassum I: 165
Sassafras albidum II: 150
Saxifraga tridactylites II: 272
 Scarabeidae I: 554
Scatophaga stercoraria I: 555
Schistocephalus solidus I: 570
Schistosoma mansoni I: 574
Schoenoplectus tabernae montani II: 143
Scirpus II: 141
 — *maritimus* II: 143
Sclerotinia I: 589
 Scolytidae I: 626; II: 376
Scolytus I: 589
 Scrophulariaceae I: 572
Scytonema I: 650
Secale cereale I: 129

- Sedum acre* II: 272
Selasphorus rufus I: 333
Senecio I: 38
 — *jacobaea* I: 256, 257, 408, 416
 — *keniodendron* I: 37
 — *vulgaris* I: 203, 204; II: 10
Sequoia sempervirens I: 337
Sericea lespedeza II: 192
Setaria II: 103
 — *faberii* II: 150
 — *geniculata* II: 108
 — *italica* I: 129
Sialis I: 538
 — *fuliginosa* II: 131
Sideranthus spinulosus I: 134
Siegingia decumbens II: 272
Sigmodon hispidus II: 46
Silene nutans II: 272
Simulium I: 538, 578
Smyrnum olusatrum II: 44
Solanaceae I: 35
Solanum tuberosa II: 174
Solenicola setigera I: 646
Solenodon cubanus II: 110
 — *paradoxus* II: 110
Solidago mollis I: 134
 — *sempervirens* II: 101
Sorenoa repens I: 37
Sorghum II: 175
 — *vulgare* I: 129
Spartina I: 130
 — *alterniflora* II: 101, 294
 — *patens* II: 100, 101, 102
Spermophilus beldingi I: 333
Sphagnum I: 656
Sphegigaster pallicornis I: 494
Spirillaceae I: 651
Spirillum lipiferum I: 651
Spirocera lupi I: 590
Steganacarus magnus I: 551
Stegobium panaceum I: 316
Stellaria media I: 104; II: 107
Stenophylax I: 537
Sterna paradisaea I: 241
Streptocephalus vitreus I: 203, 204
Strix aluco I: 477; II: 75
Symphyla I: 534
Sympodiella II: 139
Syncerus caffer II: 75
Synchytrium I: 567
 — *endobioticum*
Synedra I: 346, 347, 348, 356
 — *ulna* I: 346, 348

Tabanus atratus I: 147
Tabellaria binalis I: 100
 — *flocculosa* I: 98, 100
 — *quadriseptata* I: 98, 100

Talpa I: 36
Tamiasciurus douglasii II: 98, 99
Taphrina I: 589
Taraxacum officinale II: 29, 30
Taxaceae I: 35
Taxus baccata I: 110
 — *canadensis* II: 108
Tectocephus velatus I: 551
Tegula II: 343
Tenebrio mollitor I: 452
Tetranychus urticae I: 451
Tetraphis I: 92
 — *pellucida* I: 95, 96
Teucrium polium I: 62, 128
Thais II: 261, 343
 — *lapillus* I: 104
Theileria I: 587
Thlaspi arvense I: 204
Thrips imaginis II: 58, 61, 62, 63, 64
Thylacinus I: 36
Tilia heterophylla II: 125
 — *vulgaris* I: 405
Tillandsia recurvata I: 129
Tilletia tritici I: 589, 591
Tineidae I: 559
Tipula I: 538
 — *paludosa* I: 148
Tomocerus I: 549
Torreya taxifolia II: 108
Toxicara canis I: 585
Trebouxia I: 648
Tremarctos ornatus II: 111
Trialeurodes vaporariorum I: 451
Tribolium castaneum I: 316, 359, 360, 361, 612; II: 265
 — *confusum* I: 289, 316, 359, 360, 361; II: 265
Trichoderma II: 139
Trichogramma pretiosum I: 455
Trichomonas termopsidis I: 636
Trichoscyphella willkommii II: 264
Trichostrongylus tenuis I: 599, 615
Tridachia crispata I: 647
Trifolium arvense I: 183
 — *pratense* II: 229, 230
 — *repens* I: 50, 54, 55, 123, 129, 155, 161, 162; II: 174, 229, 285
 — *subterraneum* I: 124, 301, 303, 350, 351
Triglochin II: 103, 141
 — *maritima* II: 143
Tringa totanus I: 452
Triplasis II: 102
 — *purpurea* II: 101
Tripleurospermum maritimum I: 205
Triticum vulgare I: 129; II: 174
Trypanosoma brucei I: 566
Tsuga canadensis II: 125, 157
Tubifex I: 538

- Turdus merula* I: 462
— *philomelos* I: 462
Tussilago farfara I: 256, 257
Typha angustifolia I: 348, 349; II: 37
— *domingensis* II: 37
— *latifolia* I: 348, 349
Typhlodromus I: 460
— *occidentalis* I: 459, 460
— *pyri* I: 589
Tyria jacobaeae I: 416, 477
- Ulex europaeus* I: 405, 473; II: 143
Ulmus alata II: 150
— *campestris* II: 264
Ulva II: 145, 148, 275, 276
Uniola II: 100, 102
— *paniculata* II: 101
Urtica dioica I: 205
Ustilago longissima I: 589
— *tritici* I: 589, 590
Vaginicola I: 646
Vampyrella I: 151
Vanessa atalanta I: 243
— *cardui* I: 243
Venturia I: 470, 471, 472
— *canescens* I: 446, 448, 452, 454, 469, 471
Verbascum thapsiforme I: 205
- Veromessor pergandei* I: 385, 386
Veronica I: 203
— *arvensis* II: 272
Verrucaria I: 104
— *maura* I: 104
Vicia faba I: 129, 593
Vicugna vicugna II: 111
Viteus vitifoliae I: 264
Vombatus I: 36
Vulpia fasciculata I: 294, 302, 303, 304; II: 67
- Wuchereria bancrofti* I: 575, 578
- Xanthorrhoea* I: 37
Xanthorrhoeaceae I: 37, 38
Xyleborus xylographus I: 628
- Yucca* I: 37, 38
- Zea mays* I: 129, 305, 567; II: 174
Zeiraphera diniana I: 406, 614, 615
Zerna erecta II: 126
Zoothamnium pelagicum I: 646
Zorothamnium pelagicum I: 646
Zorotypus hubbardi I: 264
Zostera marina II: 126

Оглавление

Часть 3. Два небольших обзора (пер. Пелымского А. Г.)

Введение	5
Глава 14. Многообразие жизненных циклов	6
14.1. Введение	8
14.2. Компоненты жизненных циклов и их потенциальные преимущества	8
14.2.1. Размеры	8
14.2.2. Скорости роста и развития	9
14.2.3. Размножение	11
14.2.4. Значение сомы	12
14.3. Репродуктивная ценность	14
14.4. Компромисс жизненного цикла	14
14.4.1. Компенсации	17
14.4.2. Репродуктивные траты	19
14.4.3. Компромиссы и оптимумы	20
14.4.4. Какие ресурсы взаимокompенсируются?	21
14.5. Местообитания и их классификация	21
14.5.1. Пространственно-временная классификация местообитания	22
14.5.2. Классификация местообитаний по их демографическим эффектам	24
14.6. Моноцикличность и полицикличность; скороспелость и отсрочка размножения	28
14.7. Направление ресурсов на размножение и связанные с ним траты	31
14.8. Больше мелкого или меньше крупного потомства?	32
14.9. r - и K -отбор	35
14.10. Данные в пользу r/K -концепции	35
14.10.1. Широкомасштабное сравнение по таксонам	39
14.10.2. Сравнение близкородственных таксонов	39
14.10.3. Оценка r/K -концепции	39
14.11. «Альтернативы», связанные с r/K -концепцией	39
14.11.1. «Перестраховка»	40
14.11.2. Классификация Грейма	41
14.12. Демографические силы, не учитываемые r/K -схемой	43
14.13. Кратковременные реакции на среду	46
14.14. Взаимосвязь с физиологическими потребностями	46
14.15. Филогенетические и аллометрические ограничения	47
14.15.1. Влияние размера	49
14.15.2. Аллометрические зависимости	51
14.15.3. Почему существуют аллометрические зависимости?	52
14.15.4. Сопоставления жизненных циклов	

Глава 15. Численность	54
15.1. Введение: интерпретация данных учета	54
15.2. Изменчивость или стабильность	56
15.2.1. Теории численности видов	59
15.2.2. Чем определяется и регулируется численность	65
15.3. Анализ ключевых факторов	69
15.3.1. Колорадский жук	69
15.3.2. Другие примеры анализа ключевых факторов	74
15.3.3. Оценка анализа ключевых факторов	78
15.4. Популяционные циклы и их анализ	80
15.4.1. Циклы и квазициклы	80
15.4.2. Популяционные изменения у мелких грызунов	84
15.5. Зависимость численности от расселения	94
15.6. Экспериментальное нарушение популяций	96
15.6.1. Интродукция новых видов	97
15.6.2. Увеличение ресурсов	98
15.6.3. Устранение возможных конкурентов	100
15.6.4. Устранение консументов	103
15.6.5. Интродукция консумента	103
15.7. Обычные и редкие виды	106
15.7.1. Наиболее обычные виды	107
15.7.2. Наиболее редкие виды	109
15.7.3. Причины редкости	109

Часть 4. Сообщества (пер. Пелымского А. Г.)

Введение	113
Глава 16. Природа сообщества	115
16.1. Введение	115
16.2. Описание состава сообщества	117
16.2.1. Индексы разнообразия	118
16.2.2. Диаграммы рангового распределения обилия	121
16.3. Пространственное распределение сообществ	123
16.3.1. Градиентный анализ	123
16.3.2. Ординация и классификация сообществ	128
16.3.3. Проблема границ в экологии сообществ	133
16.3.4. Крупномасштабные пространственные структуры — биомы	134
16.4. Временной аспект структуры сообщества — сукцессия	137
16.4.1. Деградационная сукцессия	138
16.4.2. Аллогенная сукцессия	140
16.4.3. Автогенная сукцессия	141
16.4.4. Механизмы автогенных сукцессий	151
16.4.5. Концепция климакса	158
Глава 17. Поток энергии и вещества в сообществах	160
17.1. Введение	160
17.2. Распределение первичной продукции	162
17.2.1. Водные сообщества: автохтонное и аллохтонное вещество	163
17.2.2. Различия в отношении продукция/биомасса	167
17.3. Факторы, лимитирующие первичную продукцию	172
17.3.1. Наземные сообщества	172
17.3.2. Выводы о факторах, лимитирующих продукцию на суше	180
17.3.3. Первичная продукция водных сообществ	181

17.4. Круговорот энергии в сообществах	186
17.4.1. Полная модель трофической структуры сообщества	189
17.4.2. Поток энергии через модельное сообщество	195
17.4.3. Системы потоков энергии в резко различных сообществах	198
17.5. Поток вещества в сообществах	200
17.6. Последнее замечание	210
Глава 18. Влияние конкуренции на структуру сообщества (пер. Белова В. В.)	211
18.1. Введение	211
18.2. Постоянно действующая конкуренция в естественных сообществах	211
18.2.1. Растительноядные насекомые и другие возможные исключения	214
18.2.2. Интенсивность и организующая сила конкуренции не всегда между собой связаны	216
18.3. Доказательство, связанное с особенностями сообществ	218
18.3.1. Расхождение ниш	219
18.3.2. Расхождение ниш в растительных сообществах	226
18.3.3. Распределение с отрицательной сочетаемостью	230
18.3.4. Выводы	232
18.4. Нейтральные модели и нуль-гипотезы	234
18.4.1. Нейтральные модели и разделение ресурсов	235
18.4.2. Нейтральные модели и морфологические различия	238
18.4.3. Нейтральные модели и различия ареалов	243
18.4.4. Оценка эффективности метода нейтральных моделей	247
18.5. Роль конкуренции: некоторые выводы	248
Глава 19. Влияние хищничества и нарушений на структуру сообществ (пер. Белова В. В.)	249
19.1. Введение	249
19.1.1. Нарушения и разнообразие сообществ	252
19.1.2. Что такое нарушение?	253
19.2. Влияние хищничества на структуру сообществ	254
19.2.1. Неспециализированные хищники	254
19.2.2. Влияние относительно избирательных хищников	256
19.2.3. Пищевое переключение и отбор, зависящий от плотности	262
19.2.4. Воздействие специализированных хищников	262
19.2.5. Вспышки численности паразитов и патогенов	263
19.2.6. Выводы из обсуждения роли хищников, паразитов и заболеваний	265
19.3. Временная неоднородность и физические нарушения	267
19.3.1. Нарушения и свободные участки	267
19.3.2. «Конкурентная лотерея» в присутствии свободных участков	268
19.3.3. Нарушения, прерывающие ход сукцессии	271
19.3.4. Частота образования свободных участков	274
19.3.5. Размеры свободных участков	278
19.3.6. Нарушение может быть как кратковременным, так и устойчивым изменением условий	281
19.4. Неравновесные модели разнообразия сообществ	281
19.4.1. Замкнутые неравновесные системы	286
19.4.2. Открытые неравновесные системы	289
19.5. Значение теории нарушений и эксперимента для экологического регулирования	290

Глава 20. Острова, их площадь и заселение (пер. Белова В. В.)	292
20.1. Введение: зависимость между числом видов и площадью острова	292
20.2. Экологические теории, касающиеся островных сообществ	296
20.2.1. Разнообразие местообитаний	296
20.2.2. Разнообразие местообитаний и растительоядные насекомые	297
20.2.3. «Теория равновесия» Мак-Артура и Уилсона	297
20.2.4. Равновесная теория и растительоядные насекомые	300
20.3. Факты, подтверждающие экологические теории	301
20.3.1. Разнообразие местообитаний или разница в площади?	301
20.3.2. Удаленность	306
20.3.3. Разнообразие, площадь и удаленность в случае сообществ насекомых-фитофагов	309
20.3.4. Какие виды участвуют в круговороте?	311
20.3.5. Дисгармония видового состава на островах	316
20.4. Островные сообщества и эволюция	319
20.5. Острова и охрана природы	322
Глава 21. Устойчивость и структура сообщества (пер. Белова В. В.)	325
21.1. Введение	325
21.2. Сложность и устойчивость	327
21.2.1. «Общепринятые воззрения»	327
21.2.2. Сложность и устойчивость в модельных сообществах	329
21.2.3. Сложность и устойчивость на практике	333
21.2.4. Итоговая оценка	339
21.3. Расчлененность сообществ	340
21.4. Число трофических уровней	342
21.4.1. Гипотеза потока энергии	343
21.4.2. Динамическая хрупкость модельных пищевых цепей	344
21.4.3. Ограничения в строении и поведении консументов	346
21.4.4. Итоговая оценка	347
21.5. Устойчивость, не связанная с демографическими аспектами	347
Глава 22. Закономерности видового разнообразия (пер. Белова В. В.)	353
22.1. Введение	353
22.2. Простая модель	354
22.3. Связь видового богатства с различными факторами	357
22.3.1. Продуктивность	357
22.3.2. Пространственная неоднородность	364
22.3.3. Климатические колебания	366
22.3.4. Суровость среды	368
22.3.5. Возраст сообщества: эволюционное время	370
22.4. Градиенты видового богатства	372
22.4.1. Широта	372
22.4.2. Высота	378
22.4.3. Глубина	379
22.4.4. Сукцессия	379
22.4.5. Богатство фауны и флоры по данным палеонтологической летописи	382
22.5. Относительное обилие мелких и крупных форм	385
22.6. Общее заключение	386
Литература	387
Предметный указатель	445
Указатель латинских названий	463