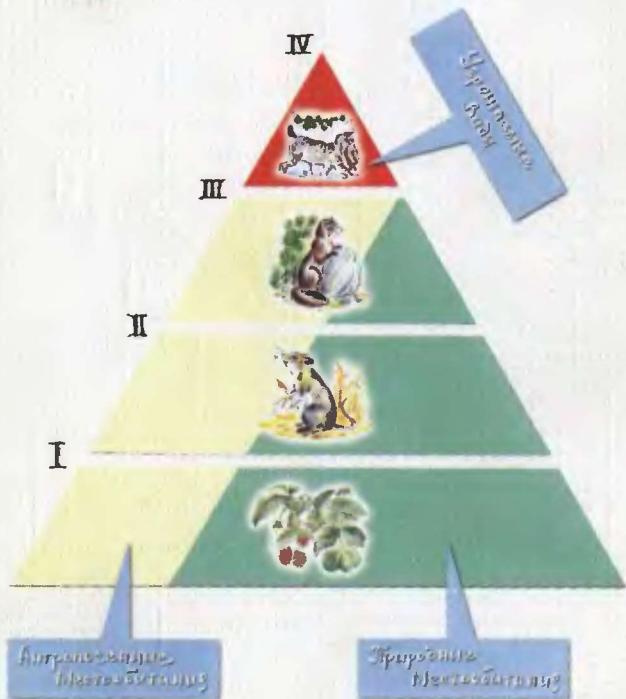


Е.А. Шварц

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ



Москва 2004

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ГЕОГРАФИИ РАН

Е.А. Шварц

**СОХРАНЕНИЕ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ:
СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ**

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А.В. КОЖАРИНОВ

Рецензенты:

академик РАН, д.б.н. В.Н. БОЛЬШАКОВ
профессор, д.б.н. А.П. РАСНИЦЫН



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2004

Е.А. ШВАРЦ. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2004, 112 с.

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

Полученные выводы позволили представить теоретические обобщения перспективных путей и механизмов сохранения природного биоразнообразия и нетрансформированных и малотрансформированных экосистем, как условия предотвращения преждевременного глобального биоценотического кризиса.

Библ. 313 назв., 6 табл., 7 рис.

ISBN 5-87317-156-4

© Е.А. Шварц, текст, 2004.

© Институт географии РАН, 2004.

© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2004.

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Geography (IG RAS)

E.A. SHVARTS

**CONSERVATION OF
BIODIVERSITY:
COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS**

Edited by Alexander V. Kozharinov

Scientific reviewers:
Academician V.N. Bolshakov (Dr.Sc.),
Professor A.P. Rasnitsyn (Dr.Sc.).



KMK Scientific Press
Moscow 2004

E.A. SHVARTS. Conservation of biodiversity: communities and ecosystems. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2004, 112 p.

On the basis of the original synthesis of large field material and modern eco-evolutionary theories and hypotheses, scientific backgrounds of natural biodiversity conservation at the community and ecosystem level are analyzed. Contradiction between principles of "competitive elimination" by G.F. Gauze and "co-existence" by P. de Boer is shown to be artificial; it can be removed by the phenomenon scaling. Both principles are true and can co-exist, but it cannot be used as an evidence of the absence of long-term evolutionary co-adaptation of species in natural communities. On the basis of the analysis of consequences of species introduction into natural continental and island ecosystems in different landscape zones, application of a concept of "endogenic biocenotic crises" is shown to processes in modern biota. Evaluation of evolutionary consequences of anthropogenic influence of the natural biota is given. Ecological priorities of natural biodiversity conservation are formulated on its basis.

Results obtained allow to provide theoretical generalizations about perspective ways and mechanisms of conservation of natural biodiversity and non-transformed and little-transformed ecosystems as a condition of prevention of premature global biocenotic crisis.

313 references, 6 tabs., 7 figs.

ISBN 5-87317-156-4

© E.A. Shvarts, text, 2004.
© Institute of Geography, RAS, 2004.
© KMK Scientific Press Ltd.,
publication, 2004.

Содержание

I. Введение	9
II. Биоценотическая регуляция эволюции: концепция биоценотических (экологических) кризисов и её значение для практики сохранения природного биоразнообразия	15
III. Реальность существования природных сообществ биоты (Д. Симберлофф и П Де Бур против Г.Ф. Гаузе и Чарльза Элтона) ...	20
Заключение Главы III	34
IV. «Напряженность» трофических связей в природных экосистемах	35
4.1. Много или мало лесной травянистой растительности для кормовой базы полевок?	35
4.2. Сколько нужно почвенных беспозвоночных в лесу, чтобы прокормить землероек-бурозубок?	37
Заключение Главы IV	41
V. Резистентность природных сообществ биоты к вселению чужеродных видов и влияние антропогенного фактора	42
Заключение Главы V	47
VI. Угроза блокировки естественной сукцессионной динамики ..	48
Заключение Главы VI	55
VII. Эволюционные последствия антропогенного воздействия на биоту	56
7.1. Эволюционно-значимые факторы антропогенного воздействия	56
7.2. Снижение природного биологического разнообразия	59
7.3. Изменение структуры сообществ биоты и появление “вакантных лицензий” (уменьшение эффективности рассеивания солнечной энергии)	64
7.4. Увеличение темпов и масштабов „перемешивания” видов	72
7.5. Дестабилизация популяций при разрушении естественных сообществ и видообразование	76
VIII. «Серая биота» или что день грядущий нам готовит?	78
Заключение Главы VIII	83

IX. Заключение. Экологические приоритеты сохранения природного биологического разнообразия	84
<i>Приложение 1. Первичные данные по осенней относительной численности мышевидных грызунов на Валдае (количество особей /100 ловушко-суток; вторая половина августа-сентябрь)</i>	<i>89</i>
<i>Приложение 2. Индексы сходства осеннего пространственного распределения мышевидных грызунов — уровень растительных ассоциаций, выделенных по флористическому критерию (всего 31 ассоциация)</i>	<i>92</i>
<i>Приложение 3. Индексы сходства осеннего пространственного распределения мышевидных грызунов — уровень основных типов местообитания, выделенных по морфологии экосистем и доминирующими ценозообразователям (всего 7 типов местообитаний)</i>	<i>93</i>
<i>Литература</i>	<i>94</i>

CONTENTS

I.	INTRODUCTION	9
II.	BIOCENOTIC REGULATION OF EVOLUTION: THE CONCEPT OF BIOCENOTIC (ECOLOGICAL) CRISES AND ITS SIGNIFICANCE FOR PRACTICS OF NATURAL BIODIVERSITY CONSERVATION	15
III.	REALITY OF EXISTENCE OF NATURAL BIOTIC COMMUNITIES (D. Simberloff and P. den Boer against G.F. Gause and C. Elton)	20
IV.	"INTENSIVITY" OF TROPHIC RELATIONSHIPS IN NATURAL ECOSYSTEMS	35
	4.1. How much forest herb vegetation is necessary for trophic base of voles — more or less?	35
	4.2. How much should be soil invertebrates into forests for feeding of red-toothed shrews?	37
V.	RESISTENCE OF NATURAL BIOTIC COMMUNITIES TO INTRODUCTION OF ALIEN SPECIES AND INFLUENCE OF ANTHROPOGENIC FACTOR	42
VI.	THREAT OF NATURAL SUCCESSION DYNAMICS BLOCKING	48
VII.	EVOLUTIONARY CONSEQUENCES OF ANTHROPOGENIC INFLUENCE TO BIOTA	56
	7.1. Evolutionary significant factors of anthropogenic influence	56
	7.2. Decrease of natural biodiversity	59
	7.3. Changes in patterns of biotic communities and appearance of "vacant licenses (vacant niches)" (decreasing of effectiveness of soil energy dissipation)	64
	7.4. Increase of tempo and range of species "mixing"	72
	7.5. Population destabilizing during destruction of natural communities and speciation	76

VIII. «Dark Biota», or the coming day — what it is preparing for us? ..	78
IX. CONCLUSION. ECOLOGICAL PRIORITIES FOR CONSERVATION OF NATURAL BIODIVERSITY	84
X. APPENDICES	89
XI. REFERENCES	94

I. Введение

Многим современным отечественным (и не только отечественным) естествоиспытателям практически ежедневно приходят в голову те или иные вопросы, еще вчера вероятно казавшиеся почти крамольными.

Например:

- Нужно ли в условиях страны, находящейся в достаточно сложной экономической и политической ситуации, добиваться сохранения всех видов — компонентов естественного природного биоразнообразия, тем более, что виды, как и особи, имеют свою историю, а значит — свое начало и свой конец, а сам феномен массовых вымираний хорошо известен из палеонтологической истории биоты и, тем не менее, не прервал хода эволюции?
- Нужно ли беспокоиться о последствиях синантропизации природной биоты вокруг нас, тем более что этот процесс имеет своего мощного экономического и культурного аналога — глобализацию, а стирание границ происходит не только в биogeографии и экологии, но и в экономике и культуре?
- Насколько в действительности опасны процессы экотонизации природных местообитаний, тем более что теоретически, по крайней мере — на первый взгляд, всю лесостепную зону можно рассматривать в качестве эктона? Во всяком случае, живая изгородь из интродуцированного американского клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) лучше бетонного аналога, тем более что она дает укрытие и места для размножения и автохтонным видам птиц.
- Насколько в действительности опасны процессы антропогенной трансформации крупных природных массивов, тем более что видовое богатство при низкой и средней степени трансформации старовозрастных лесов явно возрастает за счет лесостепных видов и видов вторичных мелколиственных лесов?
- Насколько в действительности опасны процессы фрагментации крупных природных массивов, тем более, что, например, птицам, в отличие от других наземных позвоночных животных, нетрудно перелететь через любые физические барьеры?

Задача настоящей и очень небольшой по объему книги — сформулировать современную теоретическую базу, которая собственно и сможет помочь обоснованно ответить на эти и аналогичные или сходные вопросы. Сами конкретные вопросы, на которые стремится от-

ветить эта книга, приведены в конце главы II. Написание книги во многом обусловлено тем, что в ходе бурного развития экологии сообществ во второй половине прошлого века и поисков путей максимальной объективизации экологии как науки, произошел существенный разрыв между самим ходом развития теоретической экологии сообществ и реальными нуждами природоохранной и природопользовательской практики. Одновременно произошло формирование некоторого количества мифов, существующих в науке благодаря бурному развитию отдельных направлений и школ, часто при почти полном отсутствии более широкого научного диалога и попыток синтеза между ними.

В условиях существенных различий в степени благоприятствования разных стадий хозяйственного освоения (стадий урбанизации) регионов и разных стратегий экономического развития территориальным методам сохранения биоразнообразия (Шварц, 1998; 2003а), все более актуальной становится проблема выбора практических приоритетов сохранения биоразнообразия и научных основ природоохранных требований. Понимая и признавая большое значение различного рода этических оснований и мотиваций охраны живой природы (Борейко, Симонов, 1996 и др.)^{*}, тем не менее, нужно констатировать, что проблема научных основ собственно экологических требований к сохранению природного биоразнообразия и экосистемного покрова еще довольно далека от своего практического разрешения. Даже в столь далекой от «большого бизнеса» сфере, как сохранение биоразнообразия, также как и в других областях человеческой деятельности, в тех или иных научных или экспертных аргументах легко можно проследить соответствующие экономические интересы их носителей (см. например, Шварц, Вайсфельд, 1993; Shvarts, Vaisfeld, 1995). Именно поэтому выявление, знание и правильное понимание экологических норм и ограничений, связанных с сохранением биологического разнообразия в качестве одного из важнейших элементов устойчивого развития является крайне важным.

Если критерии и требования к сохранению биологического разнообразия будут заниженными, то возможны существенные потери в результате вымирания видов и, соответственно, уменьшения способности природных и полуприродных экосистем к самовосстанов-

* см. также, например, Гуманитарный экологический журнал, издающийся с 1999 года Киевским культурно-экологическим центром.

лению и естественному функционированию. Если критерии и требования будут существенно завышены, то легко прогнозируются потери и в результате снижения конкурентоспособности национальных экономик, и, что существенно более опасно, в результате отказа от любых природоохранных ограничений и регулирования ввиду экономической невозможности их соблюдения и реализации. Кроме того, в условиях объективной ограниченности финансовых ресурсов для реализации природоохранных программ и проектов важнейшее значение имеет формирование научно-обоснованной системы выбора приоритетов и критериев их применения.

В этих условиях кажущиеся чисто формально-теоретическими расхождения в научных подходах могут иметь крайне существенные последствия как для сохранения биоразнообразия, так и для функционирования всей биосфера Земли в целом. Недостаточная развитость представлений о том, каковы ограничения (границы) применимости того или иного методического подхода в экологии сообществ фактически привели к тому, что в ходе замены «организмических» представлений сторонников дискретности в описании организации растительного покрова парадигмой континуализма (Уиттекер, 1980; Миркин, 1984; 1989 и многие другие) «с водой выплеснули и ребенка» — то есть сформировались представления об условности как коадаптированности видов в сообществах, так и об условности существования самих биологических сообществ — то есть фактическое отрицание их существования в реальности.

Так, например, непонимание очевидного факта, что принцип «конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе (Гаузе, 1934, Gause, 1972 и др.) был установлен в крайне ограниченных экспериментальных условиях, когда все возможное природное разнообразие местообитаний было сведено фактически к одному-единственному типу, тогда как в реальной природе при высокой гетерогенности среды может происходить успешное сосуществование экологически сходных видов за счет разнесения оптимумов «ценотических ареалов» этих видов по разным местообитаниям (Шварц, Шефтель, 1990), послужило одной из причин кризиса конкурентной теории структуризации биологических сообществ (Brown, 1981, 1995; Ecological communities ..., 1984 и др.). В течение короткого времени и без того ограниченный набор закономерностей организации биологических сообществ (правило «конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе, правило «размерных различий» Г. Хатчинсона (Hutchinson, 1959, см. также Шварц, Демин, 1986) оказался под огнем критики, причем зачастую недостаточно

конструктивной. В результате среди многих, особенно зарубежных исследователей (Simberloff, 1970; Simberloff, Boecklen, 1991 и мн. др.) сформировались представления, что биологические сообщества являются условными абстракциями более или менее случайного набора видов во времени и/или пространстве (Уиттекер, 1980; Миркин, 1989 и др.). Фактически данная позиция означает отрицание реальности существования у биологических сообществ каких-либо особых собственных (эмергентных или эмерджентных) свойств, которые бы не сводились к свойствам (характеристикам) составляющих их видов.

Если такая точка зрения верна, то в этом случае проблема сохранения биологического разнообразия существенно упрощается. То есть, для сохранения биологического разнообразия можно не сохранять естественные природные экосистемы и сукцессионные системы в целом, а достаточно сохранять только отдельные виды и/или их генофонд, что может быть обеспечено существенно более простыми и дешевыми способами (зоопарки, ботанические сады, банки генетических данных). Если же такая точка зрения ошибочна, то в этом случае необходимо решать гораздо более трудные задачи — сохранения не только и не столько самих видов как таковых, но и обеспечение сохранения естественного природного видового состава экосистем и выполнения саморегулирующих и самовосстанавливающих функций природного экосистемного покрова (Шварц, 1990; 2003б; Жигарев, 1993; Hansen et al., 1991).

Очевидно, что в обоих случаях существует необходимость исключения из прямой интенсивной хозяйственной эксплуатации достаточно существенной территории, необходимой для обеспечения выполнения биологическими системами саморегулирующих и самовосстанавливающих функций в масштабе всей планеты, с чем согласны представители многих научных школ и концепций (например, Горшков, 1990, 1991, 1995; Горшков и др., 1994; Gorshkov et al., 2000; Кондратьев и др., 2002 и др.). Но во втором случае к исключаемым из хозяйственной эксплуатации территориям должны будут предъявляться существенно более «жесткие» требования, в том числе такие, как размеры отдельных массивов, «качество» видового состава, возможность природных территорий сохранять естественный природный видовой состав в долгосрочной перспективе и т.п.

Наиболее очевидный актуальный пример — приоритеты при выборе площади природных массивов девственных (старовозрастных) лесов для охраны и исключения из процессов фрагментации и

промышленной эксплуатации. В России, которая, как принято считать, является обладателем примерно четверти всех девственных (старовозрастных) лесов мира (Брайант и др., 1997; Атлас малонарушенных лесных территорий России, 2003; *Atlas of Russia's intact forest landscapes*, 2002), потенциальные последствия даже сравнительно небольших нюансов в научных подходах к сохранению экосистемного покрова и природного биоразнообразия имеют огромное экономическое и социальное значение. Более того, в виду неизбежного в условиях трансформации российской экономики кризиса всей госбюджетной сферы, крупный бизнес активно поддерживает носителей именно тех взглядов и школ в науке, которые способствуют минимизации его финансовых издержек в их широком понимании. Если учесть, что примерно 26% территории лесов России (289 миллионов га) представляют собой девственные лесные ландшафты, неравномерным образом распределенные по регионам страны (9% девственных лесов в лесном покрове Европейской России, 25% — в Западной Сибири; 31% — Дальний Восток; 39% — в Восточной Сибири — Атлас малонарушенных лесных территорий России, 2003; *Atlas of Russia's intact forest landscapes*, 2002), то от научных аргументов и обоснованности тех или иных позиций в вопросе об организации природных сообществ зависит, в том числе и судьба последних в Европе и в Северной Евразии в целом крупных массивов девственных boreальных и умеренных лесов, и судьба связанных с ними десятков видов животных и растений. К числу последних относятся и такие общепризнанные «знакома» охраны биоразнообразия как уссурийский тигр (*Panthera tigris altaica* Temminck) и амурский леопард (*Panthera pardus orientalis* Schlegel), и совсем неизвестные широкой публике виды — дальневосточники удивительная бурозубка (*Sorex mirabilis* Ognev) и дикиша (*Falcipennis falcipennis* Hartl.), а также десятки других видов, в том числе насекомых, грибов и лишайников, требующих для своего существования разновозрастных древостояев с длительным непрерывным циклом существования и существенным запасом мертвый древесины и крупноразмерных деревьев с диаметром ствола более 30 см (Rose, 1976; Taigan in Sverige, 1992; Berg et al., 1994; Mikusinski, Angelstam, 1997 и др.).

Следует также отметить, что для понимания экологических причин необходимости ограничения и/или пространственной оптимизации воздействия человека и его экономики на природный экосистемный покров Северной Евразии в частности и биосферу планеты в целом, для анализа необходимо привлекать информацию об анало-

гичных и сходных процессах не только в самой России и Северной Евразии, но и из иных регионов. Риск потери целых «блоков» видов весьма велик, а сходство процессов трансформации природных экосистем в России, Скандинавии, Северной Америке и даже Австралии, Новой Зеландии, Гавайских и иных тропических и субтропических островах Пацифики не вызывает сомнений. «Эффект домино» вымирания видов при разрушении природных биомов довольно хорошо известен в научной литературе (Owen-Smith, 1987; Lewin, 1987b). Кроме того, при таком подходе можно попытаться сразу же выявить и сравнительно-географические особенности процессов.

Благодарности: Автор считает своим долгом помянуть Н.В.Чернышева, С.М.Разумовского и В.В.Жерихина, своими человеческими качествами и преданностью науке оказавшим на меня наибольшее влияние и пользуется случаем выразить признательность В.О.Мокиевскому, А.И.Азовскому, А.В.Кожаринову, Б.И.Шефтелею, В.Б.Степаницкому, Н.А.Соболеву, О.В.Морозовой, Е.А.Белоновской, Саре Чурчфилд (S.J.Churchfield), покойному Гордону Киркланду мл. (G.L.Kirkland Jr.), Роберту Хоффману (R.S.Hoffmann), И.Э.Смелянскому, В.В.Смирнову, О.А.Хейфецу, В.А.Спиридовону, Е.Н.Кураевой, А.В.Макарову и А.Г.Саргсян за ценные мысли, обсуждение идей, замечания и помощь. Многие «полевые» разделы работы были бы невозможны без многолетней деятельности М.В.Глазова — руководителя Валдайского стационара Института географии РАН. Существенное значение для работы автора над рукописью имели замечания рецензентов — В.Н.Большакова и А.П.Расницына.

Большинство идей и материалов данной книги были сформулированы и собраны в рамках руководимых автором плановых тем лаборатории биogeографии Института географии РАН в 1991-1998 гг. и конкурсных проектов, финансировавшихся Международным Научным Фондом (International Science Foundation, MMV000, MMV300), Российским Фондом Фундаментальных Исследований (93-04-21619), U.S. Man and the Biosphere Program — “Biodiversity of Holarctic Mammals” (R78, grant № 1753-300227), программой «Биоразнообразие» Министерства науки и технической политики России, программой «Экология России» Госкомприроды России и ряда других. Дальнейшее развитие этих идей и внедрение их в практику проводилось автором в процессе руководства Благотворительным Фондом «Центр охраны дикой природы» (1993-1998), и Всемирным фондом дикой природы (WWF) России в качестве директора по охране природы (с 1998 года по настоящее время), в частности в ходе разработки и реализации Природоохранной стратегии Всемирного фонда дикой природы (WWF) в России (1998-2001 и 2002-2007 гг.).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

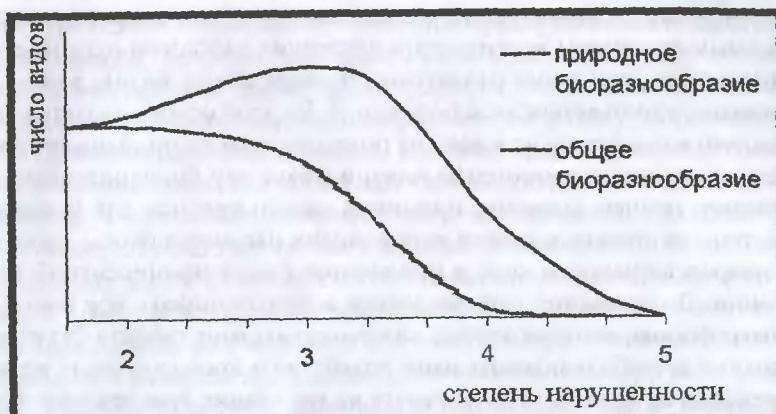


Рис. 1. Соотношение между общим и природным биоразнообразием.

ние доли сорных и чужеродных видов должно рассматриваться не как возрастание устойчивости экосистемного покрова, а как индикатор ее потенциального снижения.

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

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

Очевидно, что проблематика научного экологического обоснования задач сохранения биологического разнообразия не исчерпывает-

ся этими четырьмя вопросами (о значении, например, проблематики популяционного уровня организации живого см. Щипанов, 1992, Соколов и др., 1995 и др.). Но именно эти вопросы сегодня представляются нам актуальными и значимыми для рассмотрения комплекса теоретических проблем сохранения биологического разнообразия.

III. Реальность существования природных сообществ биоты

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

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

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

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

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

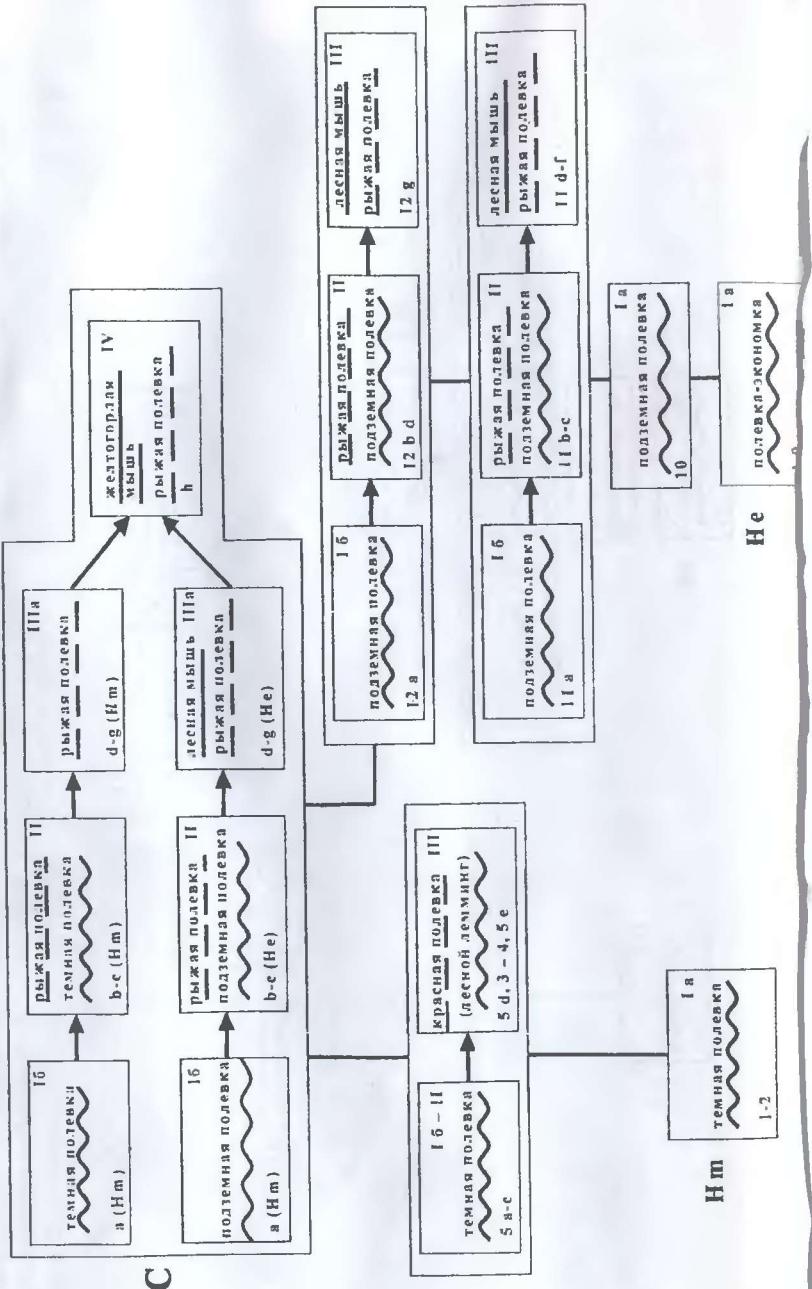
многовидовых сообществ мышевидных грызунов (10 видов) и землероек (6 видов) хорошо соответствует классическим правилам организации многовидовых сообществ животных, а именно — «принципу конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и правилу ограничения размерного сходства Г. Хатчинсона (Шварц, Демин, 1986; Шварц,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

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

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

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

Rис. 2. «Колониализмическая система экологических ниш» (КС'Н). Мышевидных крысунов Валдайской возвышенности (Шварц, Демин, Запрудников, 1992): 1. (—) — зеленоягодные полевки; 2. (---) — семеноядные полевки; 3. (—) — мыши. Типы местообитаний: I — открытые безлесные сообщества (Ia — болота, пойменные и приручьевые луга; Iб — луга и пустоши) II — лесокустенные лесные сообщества; III — коренные лесные сообщества; IV — краинакстые дубравы.



Предложенная нами «комбинативная система экологических ниш» получила поддержку ряда исследователей (Емельянов, 1999 и др.) и, как оказалось, обладает существенными прогностическими свойствами. Так, на ее основе нам удалось не только предсказать широкое распространение европейской подземной полевки (*Terricola subterraneus* Selys-Longchamps) на европейской части России, но и фактически описать его границы, биотопическую приуроченность, указать какие териологические сборы и музейные коллекции требуют переопределения и т.п. (Шварц, 1985). Все наши предсказания впоследствии были подтверждены многими находками исследователей России, Украины, Эстонии и Латвии (Истомин, 1990; Тимм, 1990; Загороднюк 1992; Шварц и др., 1992а и другие)*. Кроме того, сопоставление ареалогической и экологической структуры фаунистических комплексов мышевидных грызунов умеренного пояса равнинной Северной Евразии и Северной Америки, выполненное на основе КСЭН, выявило их близкое к полной тождественности сходство (Шварц, 1988).

Аналогичные выводы были получены при анализе организации многовидовых сообществ землероек бурозубок Валдайской возвышенности (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992а, 1992б; Shvarts, Demin, 1994 и др.), причем сделанные нами выводы полностью совпали с результатами выполненного в те же годы исследования Б.И. Шефтеля (Шефталь, 1990). Кроме того, было показано, что взаимопроникновение между фауногенетически различными таксоценами землероек происходит в результате частичного «встраивания» новых видов между морфологически наиболее «удаленными» или специализированными аналогами: «встраивание» дальневосточной средней бурозубки (*S. caecutiens* Laxmann) между европейскими обыкновенной (*S. araneus* L.) и малой (*S. minutus* L.) бурозубками (рис. 3). Однако данному «встраиванию» предшествует принципиальное увеличение пространственной значимости благоприятных для «вселенцев» биотопов (в случае со средней бурозубкой — бедных таежных экосистем с высокой долей таежного мохового покрова) и фактическое формирование вакантной трофической (энергетической) «лицензии» (Шварц, 1989 и др.).

Дополнительно удалось показать, что существенно больший (более чем в 2,5 раза) запас почвенных беспозвоночных в интразо-

*Прогностически ценные результаты были получены также и А.С. Боголюбовым (1986) в аналогичном исследовании структуры и компоновки пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи в лесах Подмосковья.

Таблица 1. «Комбинативная система экологических ниш» (КСЭН) мышевидных грызунов Валдайской возвышенности (обобщение рис. 2 и материалов книги Шварц и др., 1992а).

Типы место-обитаний Сукцессион-ные (эколого-трафические) ряды	I Открытые безлесные		II Вторичные леса	III Коренные хвойные леса	IV Климатическая дубрава
	Подземная полевка	Рыжая полевка	Лесная мышь	Желтогорлая мышь	
Демутационный комплекс климакса (неморальная растительность)	Подземная полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка
Демутационный комплекс климакса (таежная растительность)		Темная полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка
Эвтрофная экологический ряд (экогенетическая сукцессия)	Полевка-экономка Подземная полевка	Лесная мышь	Лесная мышь	Лесная мышь	Желтогорлая мышь
Мезотрофный экологический ряд (экогенетическая сукцессия)		Рыжая полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка	Рыжая полевка
Олиготрофный экологический ряд (экогенетическая сукцессия)	Темная полевка	Темная полевка	Красная полевка	Красная полевка	Желтогорлая мышь
Демутационные комплексы эвтрофной гидросерии			(Лесной лемминг)	(Лесной лемминг)	Рыжая полевка
Демутационный комплекс мезотрофной гидросерии	Подземная полевка	Рыжая полевка	Лесная мышь	Лесная мышь	
Демутационный комплекс олиготрофной гидросерии	Темная полевка	Темная полевка	Рыжая полевка	Красная полевка	
	Темная полевка	Темная полевка	(Лесной лемминг)	Красная полевка	

Зеленоядные (некорнезубые) полевки
Семеноядные (корнезубые) полевки
Мыши

Обозначения биологических типов (жизненных форм) мышевидных грызунов в табл. 1.:

Черным цветом в таблице 1 заштрихованы несуществующие типы местообитаний. Для более подробной характеристики местообитаний и растительности см. Приложение 1.

нальных пойменных местообитаниях по сравнению со всеми остальными типами пространственно доминирующими биотопов (ゾональных экосистем) позволяет внедряться в сообщества новым, биогеографически чужеродным видам (*S. isodon* Turov — на Валдайской возвышенности, *S. daphaenodon* Thomas, *S. roboratus* Hollister — в Енисейской тайге, (Шварц и др., 1992б) — рис. 4, 5. То есть, в результате наличия локальной возможности разделения ресурса на достаточные для существования большего числа видов «порции» (модель Р. МакАртура — Э. Пианки — MacArthur, 1965; Pianka, 1971) происходит снижение способности таксоценов противостоять внедрению новых видов.

Данное свойство вероятно аналогично тому, как условия экваториальной зоны способствуют выживанию «перспективных уродцев» у высших растений (Мейен, 1987).

Впоследствии полученные нами выводы были также подтверждены в ходе проверки данных идей более широкой группой исследователей на 9 видовом сообществе землероек в условиях средней Енисейской тайги (Churchfield et al., 1997)**, а затем — и на многовидовом сообществе землероек юга Дальнего Востока России (Churchfield et al., 1999)***. Последнее тестирование было особенно важным, поскольку оно проводилось в регионе с существенно иным набором

* Лесной лемминг (*Myopus schisticolor* Lilljeborg) отсутствовал в наших сборах, поскольку практически не ловится в ловушки Гера на стандартную приманку, а установка конусов в оптимальных для него биотопах затруднена из-за выпаривания конусов водой. Данный вид условно включен нами в КСЭН поскольку даже южнее района наших полевых работ, в условиях крупного лесного болотного массива (Центрально-Лесной биосферный заповедник), когда типичные коренные стации вида занимают значительное место в ландшафте, участие этого повсеместно редкого таежного вида в населении мышевидных грызунов может достигать в отдельные годы 8,3% (Волков, 1983).

** Полевые работы автора 1991 года.

*** Полевые работы автора 1994-1995 гг. Всего на Дальнего Востока России обитает не менее 12 видов землероек - 9 видов бурозубок (*Sorex*), 2 (возможно 3 - Нестеренко, 1999) вида белозубок (*Crocidura*) и кутюра (*Neomys fodiens* Репп.).

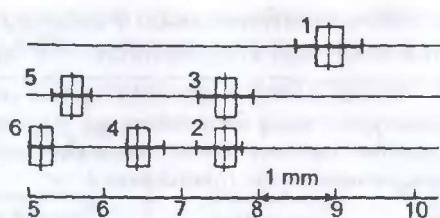
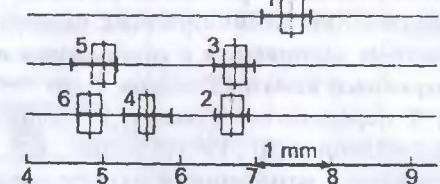
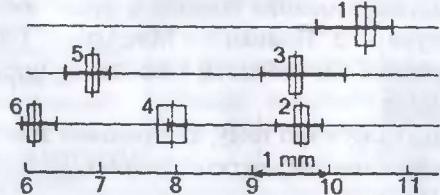
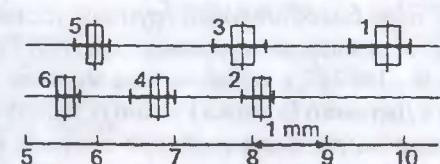
А**Б****В****Г**

Рис. 3. Диапазоны размеров морфометрических параметров ротовых аппаратов землероек Валдайской возвышенности.

*А — длина зубного ряда нижней челюсти; Б — длина нижней челюсти; В — длина рычага верхней челюсти; Г — длина зубного ряда верхней челюсти; горизонтальный отрезок — пределы изменчивости; вертикальная черта — среднее значение параметра; прямоугольник — доверительный интервал параметра ($\alpha = 0.05$). Обозначения видов землероек: 1 — *Neomys sodiens*; 2 — *Sorex isodon*; 3 — *S. araneus*; 4 — *S. caecutiens*; 5 — *S. minutus*; 6 — *S. minutissimus*.*

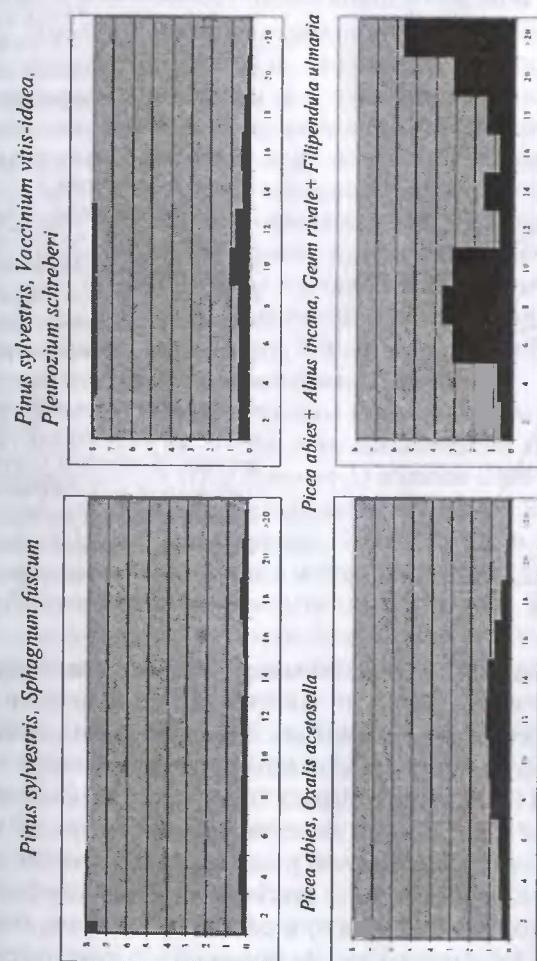
Виды 3, 5 принадлежат к европейскому фауногенетическому комплексу, виды 4, 6 — дальневосточному фауногенетическому комплексу, вид 2 — к алтайскому фауногенетическому комплексу (Шварц, 1989).

видов (Шварц, 1989; Нестеренко, 1999; Shvarts et al., 1995), чем тот, который нами изучался в Европейской России и Средней Сибири.

В те же годы к аналогичным выводам о закономерностях организации многовидовых сообществ млекопитающих Европы (правда, на основе данных по более простым, с более бедным видовым составом сообществам) пришел и исследователь из Германии Р. Шрёффер (Schröpfer, 1990). Однако в обстановке «переоценки ценностей» и увлечения новыми идеями и сложными математическими подходами выводы из его работ остались фактически проигнорированными.

Таким образом, постепенно стала очевидной самостоятельная научная задача осознания причин противоречий между многочисленными полевыми и экспериментальными исследованиями, базирую-

Запасы почвенных беспозвоночных в зависимости от размеров особей



По оси X размерный класс по длине тела (мм); по оси Y биомасса почвенных беспозвоночных ($\text{г}/\text{м}^2$)

Рис. 4. Запасы биомассы почвенных беспозвоночных по размерным классам в разных типах местообитаний Валдайской возвышенности (по Шварц и др., 1992а, 1992б, Shvarts, Demin, 1994). На последней гистограмме (богатый пойменный елово-ольховый лес с гравилатом и таволгой) видна возможность сосуществования 2-3 видов землероек, различающихся по размерам кормодобывающего аппарата.

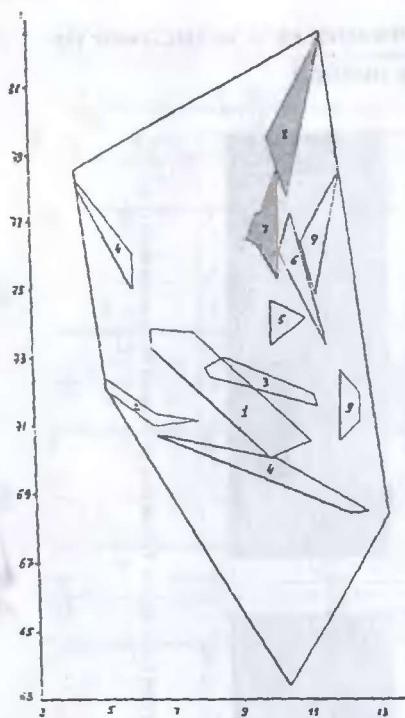


Рис. 5. Схема распределения девяти видов землероек в двумерном экологическом пространстве (по: Шефтель, 1990, Sheftel, 1994):
1 — *Sorex araneus*, 2 — *S. caecutiens*,
3 — *S. minutus*, 4 — *S. minutissimus*,
5 — *S. isodon*, 6 — *tundrensis*, 7 — *S. roboratus*, 8 — *S. daphaenodon*, 9 — *Neomys fodiens*.

По оси X богатство почвы, по оси Y — влажность.

Выделены виды, встроившиеся в сообщество по наиболее богатым поименным местообитаниям. Видно частичное перекрывание оптимумов пространственного распределения у наиболее различающихся по размерам видов землероек-буровузбок европейского фауногенетического комплекса (*Sorex araneus* — *S. minutus*). Соотношение длин верхних промежуточных зубов у видов, имеющих сходные экологические требования к условиям среды, во всех случаях равно или несколько превышает 1,17.

щимися на большом фактическом материале и использующими все более сложный математический аппарат*. Нами на основе анализа результатов многолетних полевых исследований было сделано предположение, что описанное выше противоречие между взглядами «старых» классиков (Г.Ф. Гаузе и Чарльз Элтон) и «новых» авторитетов (Д. Симберлофф и П. Де Бур) экологии сообществ просто является результатом разных «масштабов» рассмотрения организации сообществ (в большинстве случаев — таксоценов, то есть сообществ таксономически родственных видов) и разных подходов к выделению местообитаний (экосистем) на реализованном экологическом пространстве** (Шварц, Шефтель, 1990).

* На практике зачастую фактически «подгоняемый» под идеологические установки исследователей (Wartenberg et al., 1987; Jackson et al., 1989 и др.).

** Разные подходы к выделению экосистем и местообитаний часто также могут отражать разные масштабы анализа организации экосистемного покрова.

Мы предположили, что *при малой дробности классификации местообитаний, например, только по основным стадиям сукцессии растительности или по доминированию хвойных или лиственных пород в лесных экосистемах, все виды одного биологического типа мышевидных грызунов* (корнезубые полевки рода *Clethrionomys*, некорнезубые полевки родов *Microtus* и *Terricola*, лесные мыши рода *Apodemus* и др.) *окажутся «существующими» по сравнению со «случайно» выбранными парами из разных биологических типов* (например, желтогорлой мышью *Apodemus flavicollis* Melchior и темной полевкой *Microtus agrestis* L.). С другой стороны, *при подробной флористической классификации местообитаний виды, относящиеся к одному биологическому типу (жизненной форме в общем случае), расходясь по разным местообитаниям в рамках «ценотического ареала» данного экологического типа, будут, скорее всего, демонстрировать следование принципу «конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе.*

Для проверки данной гипотезы нами на основе полевых данных по биотопическому распределению мышевидных грызунов Валдайской возвышенности (Приложение 1) и около 2300 описаний растительности, собранных на Валдайском стационаре Института географии РАН (Шварц, Замолодчиков, 1991; Шварц и др., 1992а и др.) были рассчитаны две группы матриц индексов сходства пространственного распределения мышевидных грызунов. В первом варианте все описания растительности были сгруппированы в 31 растительную ассоциацию, на основе деталей флористического состава травянистого яруса растительности и мохового покрова (Разумовский, 1981, 1999; Шварц и др., 1992а, Приложение 2). Во втором варианте описания растительности были сгруппированы в основные типы местообитаний, на основе структурно отличающихся стадий сукцессии (открытые местообитания, вторичные леса и первичные леса) и доминирования в лесных экосистемах тех или иных видов деревьев (ель *Picea abies* Karst., сосна *Pinus sylvestris* L., березы *Betula pubescens* Ehrh. и *B. pendula* Ehrh., дуб черешчатый *Quercus robur* L.). В результате были рассчитаны новые матрицы сходства пространственного распределения мышевидных грызунов по 7 местообитаниям: сухие верещатники и гари, сосновые леса, вторичные лиственные леса, ельники, климаксная дубрава, луга и поля (Приложение 3). Типы местообитаний, выделенные таким путем, соответствуют биотопам, местообитаниям и макроместообитаниям, обычно выделяемым в аналогичных исследованиях (например, Mottis, 1984). Все расчеты были

выполнены для данных за позднелетний — осенний сезон, для которого имелся наибольший и наиболее полный набор фактического материала (Шварц и др., 1992а).

Для анализа закономерностей пространственного распределения был использован метод анализа матриц сходства, рассчитанных с помощью проблемно-ориентированной программы ECOS 1.3 (Азовский, 1993). Для анализа сходства стационарного распределения мышевидных грызунов (R-analysis) были использованы индексы сходства Пианки и Ренконена (процентный) — (Wolda, 1981; Krebs, 1989).

Полученные значения индексов сходства затем были трансформированы методом трансформации «случайных матриц», который был специально разработан для таких задач А.И. Азовским (Азовский, 1993, Burkovsky et al., 1994, Azovsky, 1996 и др.). Использование предложенного А.И. Азовским метода позволило нам учесть критику использования простых традиционных матриц коэффициентов сходства (Jackson et al., 1989) и увеличить надежность выводов благодаря проверке неслучайности значений коэффициентов сходства пространственного распределения. Для матриц сходства пространственного распределения, полученных после трансформации, были рассчитаны значения сходства пространственного распределения как для всех пар видов одного биологического типа (рода), так и для пар из разных биологических типов (родов) — Табл.2.

Таблица 2. Значения индексов сходства для видов из одного (congeners) и из разных (non-congeners) биологических типов мышевидных грызунов (трансформированные матрицы)

1. — пары видов одного биологического типа (рода), ($n=8$).
2. — пары видов разных биологических типов (родов), ($n=28$).
3. — значимость различий (Wilcoxon matched pairs test).

Уровень растительных ассоциаций (31 ассоциация)			Уровень основных типов местообитаний (7 местообитаний)		
1	2	3	1	2	3
Индекс сходства Пианки			Индекс сходства Пианки		
0.391 ± 0.052	0.478 ± 0.148	0.123	0.504 ± 0.167	0.463 ± 0.134	0.092
Индекс процентного сходства			Индекс процентного сходства		
0.364 ± 0.051	0.489 ± 0.171	0.326	0.532 ± 0.168	0.481 ± 0.125	0.161

Как легко заметить, полученные данные подтверждают высказанную нами гипотезу. В первом варианте матриц (выделение местообитаний на уровне растительных ассоциаций на основе деталей флористических различий наземного травянистого яруса растительности и мохового покрова) индексы сходства пространственного распределения были меньше для видов одного биологического типа, чем для видов разных биологических типов.

В тоже время, во втором варианте матриц пространственного сходства (данные генерализованы по основным структурным стадиям сукцессии и доминирующими лесообразующими породам) средние значения индексов сходства пространственного распределения для видов одного биологического типа были, наоборот, больше, чем у видов разных биологических типов.

Зная полученные выше результаты проверки гипотезы о зависимости сходства стационарного распределения и/или избегания видами одного биологического типа друг друга от типа и/или масштаба классификации местообитаний, можно подобрать такие варианты классификации и/или масштабы описания местообитаний, при которых выявленные закономерности будут и статистически абсолютно достоверными. Например, если объединить естественные луга и сельскохозяйственные поля, то существенно возрастет сходство стационарного распределения у всех 4-х видов серых полевок, а если объединить коренные еловые леса и дубраву, существенно возрастет сходство стационарного распределения у обоих видов лесных мышей и у обоих видов семеноядных полевок (см. материалы Приложения 1).

Из полученных результатов можно сделать следующие два заключения:

- Анализ пространственной структуры многовидового населения мышевидных грызунов Валдайской возвышенности на основе детальной флористической классификации растительности (= крупный масштаб выделения местообитаний) свидетельствует о хорошем соответствии многолетней структуры сообщества «принципу конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе (Гаузе, 1934; Gause, 1972; Elton, 1946 и мн. др.). Мышевидные грызуны одного биологического типа сосуществуют, расходясь по аналогичным сообществам разных трофических и, соответственно, — флорогенетических рядов растительности (*Clethrionomys glareolus* Schreb. vs. *Cl. rutilus* Pallas; *Terricola subterraneus* Sel.-Longch. vs. *Microtus agrestis* L.; *M. agrestis* vs. *M. oeconomus* Pallas) или по разным стадиям одного ряда (*Terricola*

subterraneus vs. *Microtus oeconomus*; *Apodemus flavicollis* Melchior vs. *A. sylvaticus* L.).

- В тоже время, используя более традиционный и более генерализированный подход выделения основных биотопов можно сделать вывод, что «принцип сосуществования» П. Де Бура (Den Boer, 1980, 1985, 1986) также очевидно справедлив, но в другом, более мелком масштабе выделения местообитаний. Объяснение этому эффекту довольно простое — пространственное распределение видов одного биологического типа не случайное, поскольку все виды одного биологического типа связаны с экологически сходными и/или аналогичными местообитаниями. Так, все зеленоядные полевки (*Microtus*, *Terricola*, *Arvicola*) связаны с открытыми луговыми и/или болотистыми местообитаниями; семеноядные полевки (*Clethrionomys*) — с хвойными и смешанными вторичными лесами; мыши (*Apodemus*) — главным образом с широколиственными и смешанными хвойно-широколиственными лесами.

Таким образом, основываясь на результатах нашей работы можно сделать вывод, что *противоречие между «принципом конкурентного исключения» Г.Ф. Гаузе и «принципом сосуществования» П. Де Бура фактически мнимое и существует лишь в воображении исследователей*. Существование данного противоречия основано на разных масштабах рассмотрения организации сообществ в экологическом пространстве (Шварц, Шефтель, 1990; Шварц и др., 1992а). Поэтому, выбор того или иного метода выделения сообществ и/или классификации местообитаний зачастую уже сам по себе предопределяет результаты исследований по выявлению наличия тех или иных закономерностей организации сообществ экологически сходных и/или близкородственных видов. Фактически это и является наиболее важным: *выбор исследователем метода и/или масштаба определения биологического разнообразия во многом и предопределяет ответ на вопрос — существуют или нет эволюционно коадаптированные биологические сообщества*.

Сходные результаты и выводы были получены А.И. Азовским (Azovsky 1992, 1996, 2000). На примере различных групп беспозвоночных (одноклеточных и многоклеточных, морских, пресноводных и наземных) и с использованием разных статистических методов было показано, что частота совместной встречаемости родственных видов в реальных видовых совокупностях систематически отклоняется от таковой для случайных выборок из исходного пула видов, причем направление и степень этого отклонения зависят от экологичес-

кого масштаба обследуемых единиц. В локальных выборках (микроместообитаниях) совместная встречаемость родственных видов ниже, чем на уровне регионов или биотопов. На основе детального анализа возможной роли различных экологических и эволюционных факторов, влияющих на встречаемость видов, автором был сделан вывод о том, что *совместная встречаемость родственных видов – это зависящий от масштаба феномен, являющийся результатом сочетания нескольких противоположно направленных разномасштабных тенденций*.

Несомненно, что исследователи должны осознанно учитывать данный фактор и не становиться «заложниками» и масштаба пространства самих своих объектов, и «масштаба», к которому, как к «мерной линейке», исследователь примеряет объекты своих исследований (Hoekstra et al., 1991). Не случайно изучение многовидовых сообществ млекопитающих на разных континентах и в разных природных зонах приводило к формулированию все новых и новых «правил сосуществования» (*“assembly rules”*) (Шварц, Демин, 1986; Шварц, Замолодчиков, 1991; Шварц и др., 1992; Шефтель, 1990; Fox, 1989; Fox, Kirkland, 1992; Fox, Brown, 1993; Schröpfer, 1990; Shvarts, Demin, 1994; Brown, 1995 и др.), тогда как те исследователи, которые «опровергали» Г.Ф. Гаузе и Ч. Элтона, изучали главным образом жуки (Den Boer, 1980), сосудистые или только цветковые растения (Williams, 1964; Simberloff, 1970), муравьев (Simberloff, 1970), мхи (Vitt, Slack, 1984), фитопланктон (Lewis, 1977) и другие аналогичные группы (Азовский, 1990 и др.), живущие в гораздо более «дробном» масштабе местообитаний. В тоже время, даже при изучении столь трудной группы для анализа закономерностей организации сообществ животных, как птицы (поскольку они живут в «трехмерном» пространстве), было продемонстрировано, что в случае правильного выбора характеристик времени и пространства все виды в сообществе характеризуются четкими различиями ниш, а виды со сходными нишами разделены в пространстве (Боголюбов, 1986; Oksanen, 1987 и др.).

Заключение Главы III

Таким образом, противоречие между классическими взглядами Г.Ф. Гаузе и Ч. Элтона с одной стороны, и взглядами Д. Симберлоффа и П. Де Бура, базирующимися на «современных, строгих статистических подходах», может быть преодолено/ снято учетом фактора масштаба изучаемого феномена (Azovsky, 1992, 1996, 2000). Оба принципа справедливы, но каждый в своем масштабе, и они, поэтому могут сосуществовать и использоваться в экологии сообществ.

Однако, *факты того, что в масштабе несколько более генерализованном, чем реальный масштаб различия местообитаний экологически сходными видами, виды одной жизненной формы / рода могут удовлетворять «принципу сосуществования» П. Де Бура, не могут быть использованы в качестве аргумента или, тем более, доказательства отсутствия длительного пути эволюционной коадаптации естественных природных сообществ*. Наоборот, все новые и новые варианты «assembly rules» выявляемые исследователями в масштабах описания экологического пространства, соответствующих «экологическому шагу» различий между видами одного биологического типа /рода, являются очевидными свидетельствами реальности объективных закономерностей организации многовидовых экологических сообществ. Кроме того, *установленные нами закономерности формирования многовидовых сообществ землероек в соответствии со структурой населения почвенных беспозвоночных (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992а, 1992б; Shvarts, Demin, 1994; Churchfield et al., 1997, 1999 и др.) продемонстрировали совпадение с эвристической моделью эволюции сообществ (Каландадзе, Раутшан, 1992, 1993), являющейся составной частью «концепции биоценотических кризисов».*

IV. «Напряженность» трофических связей в природных экосистемах

Предыдущий раздел книги во многом построен на предпосылке, что существует значимая напряженность трофических связей в природных экосистемах. В ходе многочисленных работ по изучению показателей массы вещества и энергетики как водных, так наземных экосистем были получены огромные массивы данных, характеризующих структуру органического вещества различных экосистем (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич, 1993 и мн. др.). При этом, поскольку показатели средней величины изъятия первичной продукции консументами на суше за год составляет около 10%, а во многих лесных сообществах — всего 2% (Crawley, 1983), то зачастую исследователи фактически пренебрегают ролью животных в функционировании экосистем, за исключением тех экосистем, в которых доминируют травянистые растения. Большинство частных исследований констатируют небольшое воздействие потребления зеленой массы отдельными группами фитофагов. Так, например, было показано, что наиболее массовый вид мышевидных грызунов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Европы — рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) потребляет при среднем пике численности не больше 0,06% от запаса листьев и 0,03% (0,041% — в год высокого пика численности, 0,017% — в год депрессии численности) от всей надземной фитомассы травянистых растений широколиственного леса (Кузнецов, Михайлин, 1985; Кузнецов и др., 1985). Казалось бы, при такой ничтожной доле изъятия биомассы можно прийти к выводу, что кормовая база не является ведущим ограничивающим фактором для численности и плотности популяций мышевидных грызунов, а сама «напряженность» трофических связей в блоке «травянистые растения — мышевидные грызуны» весьма невелика. Некоторые исследователи даже делают вывод, что кормовая база в беснежное время года не может лимитировать численность мышевидных грызунов.

4.1. Много или мало лесной травянистой растительности для кормовой базы полевок?

У рассмотренного выше подхода есть один существенный объективный недостаток — кормовая база оценивается исследователем, а не объектом исследования. Основываясь на предположении Д.В. Владышевского о недостаточном или не совсем корректном изуче-

нии т.н. «неиспользуемого остатка» кормовых ресурсов в естественных экосистемах, нами в июне — августе 1980 года была поставлена небольшая серия экспериментов с целью проверить, насколько обычно применяемый исследовательский подход отражает реальные отношения между травянистой растительностью и мышевидными грызунами.

Для оценки максимально возможного изъятия травянистой растительности мышевидными грызунами было проведено 4 эксперимента по выпасу мышевидных грызунов в изолированных загонах площадью около 1,3 м² каждый (в двух экспериментах в загон высыгивались только по одному самцу рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), в двух — по одному самцу рыжей полевки и по одному самцу темной (пашенной) полевки (*Microtus agrestis*)*. Металлическое заграждение загонов прикалывалось, а сверху загоны накрывались сетью, чтобы предотвратить нападения хищных птиц. Запасы биомассы травянистой растительности в загонах определялись с помощью модельных укосов на соседних участках с такой же степенью сокрушенности травянистого покрова в 3-х кратной повторности и высушивались до воздушно-сухого веса. В ходе экспериментов в течение нескольких часов (в том числе — и ночью) проводились наблюдения за кормовым поведением животных.

Во всех экспериментах животные погибли от голодной смерти на третьи — четвертые сутки изоляции. Желудки их были пусты или наполнены примерно до 20% среднего веса желудков самцов данной весовой категории. При этом общий запас надземной фитомассы травянистых растений в экспериментах только с самцами рыжих полевок уменьшился в пределах 15%**, а внешний вид растительности самих загонов существенно не изменился. В экспериментах с парами самцов двух видов (*Clethrionomys glareolus* и *Microtus agrestis*) внешние изменения растительности изолятов были более существенными, так как практически полностью исчезли вертикально стоящие стебли вейника лесного (*Calamagrostis arundinacea* Roth.), бора развесистого (*Milium effusum* L.) и лесного хвоща (*Equisetum sylvaticum* L.). Однако общие изменения запаса зеленой фитомассы также были небольшими. Причем, наблюдения за питанием животных и разбор растительных остатков показали, что потреблялась существенно

* Малое количество повторов в этих экспериментах обусловлено их безусловной жестокостью по отношению к животным. Нашей задачей было качественно оценить общий результат, а не получить точную количественную оценку.

** То есть на грани точности определения.

меньшая часть отторгнутой зеленой массы. Так, у большинства злаков пашенные полевки откусывали целые стебли у основания, но отъедали только молодые, светло-зеленые приузловые части, оставляя нетронутыми основную часть стеблей.

Таким образом, можно сделать вывод, что *степень «свободы» во взаимоотношениях мелких позвоночных-фитофагов и их кормовой базы с позиции «исследователя» и позиции «полевки» может существенно различаться*. Причем исчерпание кормовой базы для «исследователя» может остаться незамеченным.

4.2. Сколько нужно почвенных беспозвоночных в лесу, чтобы прокормить землероек-бурозубок?

У описанного выше эксперимента, как и у любого реального «полевого» экологического эксперимента есть определенные недостатки. Так, например, зеленая масса лесных травянистых растений не является единственным и энергетически наиболее значимым источником питания для лесных полевок рода *Clethrionomys*, а темную полевку корректнее рассматривать в качестве обитателя небольших лесных лужков, полян, «окон» и болот, а не типичного «лесного» вида (Шварц и др., 1992а). Поэтому мы попытались рассмотреть проблему «напряженности» трофических связей в природных экосистемах еще с одной стороны и на других модельных объектах.

Для оценки «напряженности» трофических связей как структурирующего и лимитирующего фактора сохранения биоразнообразия нами были проведены расчеты суммарного потребления почвенных беспозвоночных землеройками в лесах умеренного пояса Евразии по полевым материалам автора и Валдайского стационара Института географии РАН и по данным других авторов, в тех случаях, когда можно было сделать подобные расчеты (Шварц и др., 1986; Shvarts et al, 1997). Хорошо известно, что землеройки-бурозубки, потребляющие в сутки количество корма, зачастую превышающее их живой вес, не могут прожить без корма и нескольких часов. При этом, благодаря их мощному ротовому аппарату (Шварц, Демин, 1986; Шварц и др., 1992а; Shvarts, Demin, 1994 и др.) в случае лимитированности кормовых ресурсов они способны потреблять практически любую группу почвенных беспозвоночных, будучи ограниченными только верхними размерами потенциальных жертв (Чернышев, Демин, 1992), причем последним, в случае работы со всем сообществом землероек лесов умеренного пояса потенциально можно пренебречь. Методы количественного изучения мезофауны почвенных беспозвоночных

также хорошо отработаны и позволяют работать с данными, достаточными для объективного сопоставления.

Хорошо известна строгая положительная корреляция между численностью землероек и почвенных беспозвоночных (Юдин, 1962). Так, коэффициент корреляции между относительной суммарной биомассой всех видов землероек (по данным учетов ловчими канавками) и биомассой почвенных беспозвоночных в 6 типах местообитаний Валдайской возвышенности составил 0,89 ($p < 0.008$) — (Шварц и др., 1992а). Э.В. Ивантер и А.М. Макаров (Ивантер, Макаров, 1994) показали, что распределение обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) по четырем местообитаниям также зависит от биомассы почвенных беспозвоночных ($r = 0.97$). Однако, в связи с тем, что общая (то есть оседлые плюс мигранты) «динамическая» плотность землероек оценивалась достаточно редко, то оценок суммарного воздействия населения землероек на почвенных беспозвоночных было опубликовано довольно немного.

Проведенные нами полевые исследования и анализ опубликованных литературных данных (Шварц и др., 1986; Shvarts et al., 1997, см. Табл. 3.)^{*}, показали, что даже при учете того факта, что 20-30% питания землероек-бурозубок составляют иные виды корма, чем почвенные беспозвоночные (Докучаев, 1990), годовое потребление землеройками составляет от 22 до 240 % (32-151% при исключении крайних значений) общего запаса почвенных и напочвенных беспозвоночных в летний период года.

Аналогичные и даже еще более «высокие» данные потреблению почвенных беспозвоночных землеройками-бурозубками были получены позднее и другими авторами. Так, К.С. Ходашова и В.И. Елисеева (Ходашова, Елисеева, 1992) на основе данных тридцатилетнего иссле-

^{*} Наша первая публикация на данную тему (Шварц и др., 1986) вызвала интерес к данной проблеме и проведение аналогичных анализов и расчетов другими исследователями (Докучаев, 1990, 1996; Ходашова, Елисеева, 1992 и др.), получивших сопоставимые оценки.

¹ Данные по биомассе почвенных беспозвоночных во всех случаях были получены ручной сортировкой почвенных образцов 50*50 см или 25*25 см со статистически достаточным числом образцов.

² 70% общего ежегодного потребления пищи бурозубками на общую биомассу почвенных беспозвоночных

³ из Глазов, Кручинина, Войцик, 1986. Амплитуда изменения запасов биомассы почвенных беспозвоночных в 1973-1977 годах.

⁴ из Гришина, Коротков, 1976. Наименьшее значение запаса биомассы отмечено в 1973, наибольшее рассчитано на основе данных по динамике биомассы почвенной мезофауны в 1973-1977 годах (Глазов, Кручинина, Войцик, 1986).

Таблица 3. Оценка годового потребления пищи землеройками-буровузами в лесах Северной Евразии (по: Shvarts et al., 1997).

Тип местообитаний	Особей на 1 га, август	Ежегодное потребление кг/га в год	Биомасса почвенной мезофауны кг/га ¹	Потребление беспозвоночных по отношению к их общей биомассе (%) ²
Валдайская возвышенность (исследования автора)				
Сухие boreальные ельники	31	25.1	19.1-54.0 ³	32.6-92.1
Бореальные <i>Picea abies</i> - <i>Oxalis acetosella</i> лесные сообщества	179	152.3	44.4-147.0 ³	72.5-240.1
Богатые неморальные ельники	224-258	212.2-244.3	113.2-288.9 ⁴	51.4-151.1
Восточная Сибирь (Юдин, 1962)				
Сосняки (<i>Pinus sylvestris</i>)	>28	132	100-420	22-92.4
Смешанные кедрово-пихтовые (<i>Pinus sibirica</i> - <i>Abies sibirica</i>) лесные сообщества	>56	264	192-568	32.5-96.3
Юг Дальнего Востока России (Охотина, 1974)				
<i>Populus maximowiczii</i> - <i>Ulmus japonica</i> лесные сообщества	44	177	390	31.8
Смешанные <i>Abies holophylla</i> - <i>Carpinus cordata</i> лесные сообщества	56	237	420	39.5
Смешанные кедрово-широколиственные леса	84	351	485	50.7
Северо-Восточная Сибирь (Докучаев, 1990)				
Лиственичики <i>Larix dahurica</i> в долине р. Омолон	211-243	265	-	-
Тоже, в год пика численности	(262-301)	(330)	-	-
Лиственичики <i>Larix dahurica</i> в долине р. Челомджа	186-214	330	-	-
Тоже, в год пика численности	(566-653)	(840)	-	-

дования экологии землероек лесостепи Русской равнины продемонстрировали, что отношение потребления землеройками беспозвоночных к их месячному запасу увеличивается с апреля-июня к ноябрю-марту. В годы с высокой и очень высокой численностью землероек это отношение было 20-58% в августе-октябре и 20-101% в ноябре-марте. Э.В. Ивантер и А.М. Макаров (Ивантер, Макаров, 1994) рассчитали, что только один доминирующий вид землероек — обыкновенная бурозубка в течение июля-августа может потреблять более 50% общего запаса почвенных беспозвоночных в смешанном елово-березовом лесу на северо-восточном побережье Ладожского озера (Карелия).

Приведенные оценки отражают потребление почвенных беспозвоночных только одной группой консументов — землеройками. Если учесть воздействие других групп потребителей (наземно питающиеся насекомоядные птицы, амфибии, ящерицы, собственно мышевидные грызуны и, в особенности, самих хищных беспозвоночных), очевидно, что суммарное изъятие почвенных беспозвоночных всеми группами консументов находится вблизи предела возможностей нормального воспроизводства популяций почвенных беспозвоночных. Последнее, с учетом данных о темпах воспроизводства основных групп почвенных беспозвоночных (30-140% в год, иногда немного больше — (Nyffeler, 1982; Sály, 1984; Lee, 1985, и др.), оказывается справедливым даже с учетом известного явления увеличения биологической продукции популяции при разряжении их плотности (Печуркин, 1982, Mech, 1970 и др.)*. В этой связи нами была выдвинута гипотеза о роли землероек в функционировании лесных экосистем в качестве «биологического катализатора» разложения почвенной подстилки в результате непрерывного разреживания плотности популяций почвенных беспозвоночных (Шварц и др., 1986; Shvarts et al., 1997).

Следует при этом отметить, что наибольшая нагрузка на почвенных беспозвоночных, очевидно, приходится в период с установившимся снежным покровом, когда поддержание плотности населения беспозвоночных в наибольшей степени затруднено ввиду фактической приостановки размножения. А существенное уменьшение плотности почвенной мезофауны консументами в течение зимнего периода неизбежно вызывает сложности с поддержанием численности самих консументов в течение теплого периода года.

* Кроме того, определенную роль в снижении суммарного пресса землероек и других хищников на беспозвоночных вероятно играет и сезонная динамика видового состава и запасов биомассы разных групп почвенных и напочвенных беспозвоночных (Ивантер, Макаров, 1994).

Заключение Главы IV.

Рассмотренные в настоящем разделе материалы по оценке «напряженности» трофических связей в природных экосистемах показывают, что традиционные подходы по изучению структуры органического вещества природных экосистем не позволяют достаточно надежно даже качественно оценить степень «напряженности» трофических связей в природных экосистемах. Проанализированные материалы, полученные, в том числе и на основе собственных полевых исследований, показывают что степень «напряженности» трофических связей даже для таких массовых и разносторонне хорошо изученных видов, как мелкие наземные млекопитающие, фактически существенно недооценивалась при традиционных экосистемных исследованиях. Очевидно, что отсутствие «свободных» или «избыточных» энергетических ресурсов в естественных природных экосистемах должно рассматриваться в качестве одного из ведущих лимитирующих факторов, ограничивающего входжение в состав исторически сложившихся ассоциаций (таксоценов) экологически сходных видов новых, биогеографически чужеродных участников (модель Р. МакАртура-Э. Пианки — MacArthur, 1965; Pianka, 1971), а также при анализе экологических последствий различных типов антропогенной трансформации природных экосистем. Важно отметить, что в этих условиях, даже казалось бы такой относительно «мягкий» тип антропогенного воздействия, как фактор «беспокойства» приводит к существенному росту затрат времени и энергии на обеспечение безопасности и в конце концов — превращается в главный лимитирующий фактор (А. Владышевский, 1979; Владышевский и Владышевский, 1980; Ковалевский, 1983 и др.). В условиях увеличивающейся фрагментации природных местообитаний и существенной трансформации части их территории, удаленности друг от друга пригодных для обитания участков при учете реальной «напряженности» трофических цепей один только фактор беспокойства ставит большее количество видов с существенными требованиями к территории индивидуальных /групповых участков на грань исчезновения по сугубо энергетическим показателям (см. также раздел 7.2, рис. 6).

V. Резистентность природных сообществ биоты к вселению чужеродных видов и влияние антропогенного фактора

В случае реальности (объективности) существования природных сообществ биоты они должны обладать некоторыми «эмергентными» свойствами, которые не могут быть сведены к свойствам составляющих их элементов (видов). Одним из таких свойств должна быть **резистентность природных сообществ к вселению интродуцированных видов**. С этих позиций нами были проанализированы последствия программы «реконструкции охотничье-промышленной фауны СССР» (Шварц, 1992; Шварц и др., 1993а, 1993б).

Принимая во внимание, что особый интерес, представляют именно случаи „успешных“ интродукций, а не конкретные причины неудач частных выпусков экзотических интродуцентов (Шварц и др., 1993а, 1993б; Pimm, 1991), можно констатировать, что полевые данные практически довольно хорошо соответствуют данному положению или, во всяком случае, ему не противоречат. Особый интерес, по нашему мнению, представляют собой выпуски на европейской части бывшего СССР енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck), так как *с позиций исторической биогеографии* *данные случаи вероятно правильно рассмотривать в качестве реакклиматизации, неожиданно акклиматизаций*, как это всегда традиционно делалось. Как было показано в работах Е.Н.Матюшкина (Матюшкин, 1976, 1982), существовала единая (верхнеплиоценовая) основа фауны широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, а также лесостепей Палеарктики. При господстве в ледниковые эпохи своеобразного ландшафта «тундростепей» (или «тундро-лесостепей») северное фаунистическое полукольцо Евразии (Матюшкин, 1982) почти целиком разрушалось, его фрагменты откатывались далеко на юго-запад и юго-восток континента. В результате происходило постоянное обеднение европейского фауногенетического комплекса в процессе вымирания ряда характерных для широколиственных и близких к ним типов экосистем форм (в том числе — горалов *Nemorhaedus*, оленей линий *Cervus nippon*, медведей линии *Ursus thibetanus* G. Cuvier и некоторых других форм млекопитающих — Матюшкин, 1976). Особенно нагляден в этом плане пример с енотовидной собакой, которая в ископаемом состоянии известна из позднего плиоцена - древнего плейстоцена Приазовья (Валовая балка), Закавказья (Квабеби), а также

Испании, Италии, Франции, Румынии и Польши (Каталог млекопитающих..., 1981; Stach, 1954 и др.). В отличие от дальневосточного фаунистического фрагмента, представители которого могли в климатически неблагоприятные периоды отступать на юго-восток континента, не встречая на тихоокеанском побережье непреодолимых преград, многие европейские формы не имели возможностей для „отступления“. Так, наиболее поздние по времени верхнеплейстоценовые остатки енотовидных собак известны из Палестины (Каталог млекопитающих..., 1981; Kurten, 1965).

С позиции изложенного, мы можем рассматривать „акклиматизацию“ енотовидной собаки и пятнистого оленя в европейской части СССР в качестве процесса „встройки“ вновь вселенных видов в фаунистическую структуру, которая первоначально формировалась с участием их прямых предков или наиболее близких к ним форм. Очевидно, что данный реакклиматизационный процесс не может не происходить с известными эффектами, связанными с перестройкой ценотических связей, в том числе — в результате утраты у некоторых видов-жертв ряда поведенческих реакций к специальному воздействию данного хищника; с определенным перераспределением кормовых и некоторых других ресурсов (например, места размножения хищных млекопитающих-норников) в природных экосистемах и т.п. С этим и были связаны имеющиеся в литературе сведения об отрицательном воздействии енотовидной собаки на численность наземно-гнездящихся водоплавающих и куриных птиц, активизации природных очагов различных зоонозных заболеваний (Корнеев, 1954 и др.). Однако можно предположить, что с течением некоторого времени данная ситуация, связанная с негативными последствиями влияния процесса „встройки“ енотовидной собаки в природные экосистемы Европы должна стабилизироваться. Не случайно, работы более позднего периода (Насимович, 1985; Литус, 1986; Nowak, 1984) показывают, что первоначальное мнение о вредной деятельности енотовидной собаки, по-видимому, оказалось несколько преувеличенным. Что же касается случаев негативного пресса пятнистого оленя на лесные культуры, массовых потрав ими посевов сельскохозяйственных культур и т.п., то данная проблема касается не только этого завезенного вида и связана с общей, повсеместно (от Украины до Швеции) конфликтной ситуацией в системе „копытные фитофаги - лесное хозяйство“.

Ряд успешных акклиматизаций представляет собой *вытеснение* (*субституцию*) евразийских видов конвергентными или близко-

родственными с ними северо-американскими без изменения структуры биоценозов. Положение о том, что антропогенное воздействие на природные сообщества, как правило, предшествует успешным интродукциям, подтверждается и в этом случае. В первую очередь это активно обсуждаемое в литературе явление повсеместного вытеснения в пределах естественного ареала европейской норки (*Mustela lutreola* L.) американской (*M. vison* Shreb.). Было распространено мнение, что данное вытеснение обусловлено тем, что более крупные и сильные самцы американской норки, у которых гон начинается на две недели раньше, чем у европейской, не дают самцам европейской норки спариваться с самками своего вида, а спариваются с ними сами. В результате чего у самок европейской норки происходит резорбция эмбрионов, и они не оставляют потомства, самки же американской норки успешно приносят плодовитое потомство от самцов своего вида (Терновский, 1977 и др.). Однако тщательное изучение истории данного процесса выявило иную картину. Было показано, что во многих местах экологически крайне стенотопная и консервативная европейская норка исчезла или находилась в глубокой депрессии численности в результате антропогенной трансформации характерных для нее местообитаний и (или) преследования человеком еще до вселения в данные районы американской норки. Существуют и существовали территории, где европейская норка исчезла, а американская вселилась гораздо позднее или не вселилась до сих пор (Шубникова, 1978, 1982; Туманов, Зверев, 1986; Schröpfer, Paliocha, 1989). Практически аналогичная картина описывается в настоящее время для замещения аборигенной обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris* L.) интродуцированной в 1876 году из Северной Америки каролинской белкой (*S. carolinensis* Gmelin) (Reynolds, 1985; Lawton, Godfray, 1990; Usher et al, 1992).

Данные по американскому еноту-полоскуну свидетельствуют о том, что *наибольшей численности и широкого освоения территории распространения этот хищный зверек достигает в антропогенных ландшафтах Кавказа.* На менее трансформированных человеком территориях (Приморский край, Белоруссия, труднодоступные горные районы Киргизии и Узбекистана) численность и широта спектра освоенных зверьком биотопов очень малы, а на Дальнем Востоке зверек полностью исчез (Акклиматизация..., 1973; Наземные млекопитающие..., 1984; Гинеев, 1987; Рыминская, Фоменков, 1989). Последнее хорошо соответствует известному и многократно продемонстрированному на разных таксономических группах

биоты (высшие сосудистые растения, дождевые черви, моллюски, насекомые, мокрицы, пауки и даже птицы) факту, что вселение интродуцированных человеком видов биоты происходит практически исключительно по антропогенно измененным местообитаниям (Orians, 1986; Lewin, 1987a; Hobbs, Atkins, 1991; Brothers, Spingarm, 1992; Tyser, Worley, 1992 и др.).

Вселение новых видов в ненасыщенные и нарушенные экосистемы протекает, как правило, проще, чем в ненарушенные с устойчивыми межвидовыми связями, которые способны формировать своеобразный биологический барьер для инвазий (Westman, 1990; Case, 1991). Это правило оказывается справедливым даже для архаичных и заметно обедненных биот (например, Новой Зеландии) и заведомо таксономически неполноценных биот океанических островов, например, Гавайских (Элтон, 1960; Исаков и др., 1980; Разумовский, 1981, 1999; Жерихин, 1987; Orians, 1986 и др.). В некоторых случаях можно говорить о крайне экстремальных условиях, в которых способны выжить только интродуцированные виды (Noble, 1989). Не случайно, Ю.А.Исаков считал, что широко известная проблема воздействия завезенного в Австралию европейского кролика является в первую очередь следствием того, что аборигенная австралийская биота была первоначально трансформирована выпасом овец (Исаков и др., 1980). Соответствует данной концепции и высказанное Ю.А.Исаковым объяснение необычайно быстрого расселения в Европе канадской элодеи (*Elodea canadensis* Michaux), которое связывается им с антропогенным эвтрофированием мелководных слабопроточных водоемов, которое угнетающее оказывается на развитии многих видов местных растений, что помогает элодее завоевывать положение доминанта. Это же явление обусловило расселение на северо-запад России ветвистоусого рака *Daphnia magna*, причем в случае очищения водоемов и восстановления в них коренных сообществ биоты эта степная дафния исчезает (Макрушин, 1971).

Хотя время от времени в мировой научной литературе появляются работы, которые пытаются тем или иным способом поставить под сомнение явление резистентности естественных природных сообществ к вселению новых видов (например, Hengeveld, 1988; Niemela, Spence, 1991; Simberloff, Boecklen, 1991), очевидно, что они не могут опровергнуть большого количества полученных на самых разных группах биоты фактов и, вероятно, допускают иную трактовку приводимых в них материалов (вспомним, например, ситуацию с „акклиматизацией“ енотовидной собаки). Так, в работе Р.Хенгевельда

показан стохастический характер модели расселения кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto* Friv.) в противовес вытекающей из концепции «природного равновесия» детерминистской модели расселения. Но при этом как-то забывается, что сама кольчатая горлица - это вид явно характерный именно для антропогенного ландшафта, поэтому применимость к его расселению стохастической модели не удивительна и не противоречит справедливости обратных утверждений в случае видов с иной экологией и специализацией*. М. Моултон (Moulton, 1993), полевые материалы которого были использованы в работе Симберлофа и Беклена, не согласен с трактовкой данных материалов последними и однозначно указывает на некорректность их выводов и т.п. (для критического анализа многочисленных аналогичных публикаций Д. Симберлоффа также см. Herbold, Moyle, 1986; Pimm, 1991 и др.).

* К числу ярких и наглядных, но одновременно малоизвестных и не анализируемых в науке примеров «обратных утверждений» следует отнести практически полностью взаимоисключающие ареалы рыжих полевок рода *Clethrionomys* в Северной Америке (Hall, 1981). Западная граница распространения красной полевки (*Cl. rutilus* Pall.) и восточная граница распространения полевки Гаттера (*Cl. gapperi* Vigors) фактически совпадают, иллюстрируя собой применимость в ряде случаев ботанико-географических подходов С.М. Рузумовского (1999, стр. 35-46) и к ареалам наземных животных.

Заключение Главы V.

Таким образом, за исключением интродукции ондатры (*Ondatra zibetica* L.), которая по причине особенностей воздействия данного грызуна на сообщества водных макрофитов безусловно заслуживает отдельного дополнительного рассмотрения (см. следующий раздел VI), практически все случаи успешных интродукций млекопитающих в Северной Евразии являются или реакклиматизациями с позиций исторической биогеографии, или представляют собой замену (субSTITУЦИЮ) экологически аналогичных элементов в рамках неизменной структуры биоценозов, или же связаны с трансформированными человеком местообитаниями. Можно констатировать, что экологические результаты «реконструкции охотничьe-промышленной фауны СССР» в целом не противоречат и соответствуют положениям «эвристической модели эволюции сообществ» и «концепции биоценотических кризисов».

VI. Угроза блокировки естественной сукцессионной динамики

Для экологических аспектов сохранения биоразнообразия большой интерес и актуальность представляет собой анализ возможности блокировки интродуцированными (безразлично-стихийно или сознательно) видами устойчивых путей сукцессионной динамики на современном экологическом материале. Чужеродные виды, внедряющиеся первоначально по нестабильным, нарушенным, антропогенно-трансформированным местообитаниям, а затем проникающие и натурализующиеся в естественных природных сообществах, *практически моделируют наименее тривиальное и потому более всего нуждающееся в проверке положение концепции биоценотических кризисов В.В. Жерихина о том, что первые цветковые растения, первоначально занимавшие только лишевые растительно-посещенные участки (аллювий, береговые оползни), впоследствии внедрялись в сукцессию "снизу", со стороны ее первых стадий, конкуренцию вытесняя прежних пионеров.* Тем самым, последующие стадии сукцессии оказались блокированными, а установление зрелых (климатических) ассоциаций на местах неизбежных нарушений - невозможным. Особый интерес представляет также анализ возможных механизмов блокировки естественных сукцессий заносными видами.

Анализ литературы (Шварц и др., 1993а, 1993б) показывает, что в ряде регионов суши фиксируются ситуации, аналогичные или сходные с постулируемыми В.В.Жерихиным. Особенно часто такие ситуации наблюдаются на тропических и субтропических островах. Наиболее яркий и детально изученный группой профессора Стенфордского университета Петера Витоусека случай связан с последствиями интродукции обладающего активными азотофиксирующими симбионтами кустарника *Myrica faya* Ait. на Гавайские острова. Это растение, интродуцированное в конце XIX века португальцами с Канарских, Азорских островов и острова Мадейра, благополучно прижилось на 5 самых больших островах Гавайского архипелага, быстро разрастаясь на открытых местах бедных вулканических почв, занимая поврежденные при извержениях вулканов участки сезонно-влажных горных и дождевых лесов (Vitousek, Walker, 1989). В отличие от местных видов *Metrosideros polymorpha* и *Vaccinium reticulatum*, интродуцированные виды *Myrica faya* и *Buddeleja asiatica* обладают азотофиксирующими способностями. В результате они вчетверо уве-

личивают содержание азота в почве и изменяют химический состав подстилки (Vitousek et al., 1987). Азот, фиксированный интродуцированными видами растений, быстро вовлекается в круговорот веществ и становится доступен для всех видов растений (Vitousek, Walker, 1989). Эти изменения в почве привлекают те виды дождевых червей, которые также были завезены человеком. В результате, биомасса дождевых червей становится в 3 раза выше по сравнению с естественными лесами, а почва — более пригодной к приему новых интродуцентов (Aplet, 1990). Наблюдения за взаимоотношениями *Myrica faya* и птиц выявили, что хотя 4 вида местной авиауны садятся на ветви кустарника, они редко поедают его плоды. В тоже время, из 7 экзотических видов птиц, посещающих *Myrica faya*, 5 видов лакомятся его плодами. Наиболее часто на ветках кустарника встречается интродуцированный вид — японская белоглазка (*Zosterops japonica* Temminck et Schlegel), являющаяся главным распространителем семян *Myrica faya* (47% фекалий отловленных японских белоглазок содержали семена кустарника — Woodward et al., 1990)). Прорастание семян *Myrica faya* происходит быстрее при небольшом затенении. Поэтому, когда птицы, распространяющие семена, улетают далеко от сомкнутых лесов и садятся на одиночные деревья местного происхождения *Metrosideros polymorpha*, формирующих разреженный полог на нарушенных участках, они увеличивают шансы прорастания семян *Myrica faya* (Walker, 1990).

При изучении влияния *Myrica faya* на прорастание и развитие местных видов древесных растений было выявлено, что опад *Myrica faya* в большинстве случаев лимитирует прорастание семян местного дерева *Metrosideros*. Развитие последнего может происходить только при освобождении участков почвы от опада *Myrica faya*. Как уже отмечалось, *Myrica faya* не проникает в сомкнутые, зрелые леса, но зато успешно развивается на разреженных, нарушенных в результате извержения вулканов участках леса и быстро образует одновидовые насаждения, под пологом которых возобновление других деревьев и, в частности - *Metrosideros*, исключено (Walker, Vitousek, 1991). Необходимо отметить, что уничтожение *Myrica faya* всеми возможными способами не приводит к восстановлению естественного растительного покрова в результате захвата ранее преобразованной кустарником почвы интродуцированными злаками, которые являются на ней более конкурентоспособными, чем местные виды (Vitousek, Walker, 1989; Vitousek, 1990 и др.). Интересно отметить, что аналогичная история с другим интродуцированным кустарником, распрос-

транявшимся интродуцированной же индийской майной (*Acridotheres tristis* L.), происходила на Гавайских островах более чем за четверть века до истории с экспанссией *Myrica faya* (Динесман и др., 1971).

Другим важным агрессивным агентом нарушения естественных сукцессий и разрушения экосистем тропических лесов на Гавайских островах являются одичавшие свиньи (*Sus scrofa* L.) — (Aplet et al, 1991; Vtorov, 1992 и др.). Они вытаптывают растительность, делают порои, грязевые ванны, валят древовидные папоротники и выедают их сердцевину. Все это приводит к нарушениям и осветлению древних первичных лесов, в которых появляется возможность для развития интродуцентов. Наиболее опасной из них является *Passiflora molissima* - лиана из Южной Америки. Она быстро растет, оплетая и затеняя соседние древовидные папоротники, и обильно плодоносит. Ее плоды и семена также охотно поедаются и разносятся свиньями и интродуцированными птицами. Некоторые нарушенные экосистемы еще можно восстановить, изолировав от них наиболее деструктивный вид. Например, на очищенных от свиней и огороженных участках дождевого леса на острове Гавайи уже через 7 лет численность почвообитающих коллембол, принадлежащих к эндемичным видам, увеличивается в 10 раз, а численность космополитных видов падает в 3 раза (Vtorov, 1993).

Сходные процессы описаны для многих островов: Сейшельских (Аверьянов, Кудрявцева, 1987), Галапагосских (Hamann, 1984), Амстердам (Jolion, 1987), Содружества (Fosberg, 1990), Кергелен (Bligny et al, 1990) и других (Lewin, 1987a, Okutomi, 1990 и т.д.). В некоторых случаях, как, например, на Соломоновых островах в Индийском океане, развитие местных видов амфибий, кроме описанных выше механизмов успешного внедрения чужеродных видов, нарушают аллело-химические вещества, выделяемые интродуцированной жабой-агой *Bufo marinus* L. (Rodda, 1992). В других случаях, наоборот, хорошее сохранение архаичных видов биоты и самих сообществ рудного маквиса Новой Кaledонии связывают с защитным действием ультраосновных пород, содержащих тяжелые металлы и препятствующих проникновению аллохтонных видов (Morat et al, 1986).

На материках в определенной степени соответствуют концепции биоценотических кризисов случаи вытеснения видов ранних стадий зарастания песчаных морских побережий интродуцированным береговым злаком рода *Ammophila*. Конкурентоспособность *Arenaria* связывается, в том числе с симбиозом данного злака с

грибами и бактериями (Barbour, Pavlik, 1990). Описаны также случаи уничтожения естественных автохтонных травянистых сообществ северо-запада США заносными видами васильков (*Centaurea maculosa*, *C. diffusa*, *C. repens*, *C. solstitialis*) и молочая (*Euphorbia esula*), расселение которых первоначально было связано с автомобильными и железными дорогами. Васильки выделяют в почву ингибиторы роста — токсины, химически родственные хлороформу (Mass, 1985). Успешную инвазию заносного суккулентного растения *Carpobrotus edulis* (*Aizoaceae*) можно объяснить тем, что его семена распространяют многие неспециализированные потребители его плодов — чернохвостый (калифорнийский) заяц, кролик Бахмана, олень-мул и другие (D'Antonio, 1990).

Анализ различных механизмов внедрения агрессивных экзотических сорняков из Центральной Америки в процессе вторичных сукцессий на залежах Северо-Восточной Индии, где распространена подсечно-огневая система земледелия, показал, что в ходе инвазии меняются основные характеристики экосистемного уровня (продуктивность, круговорот веществ, соотношение видов с C_3 и с C_4 формами фотосинтеза, стратегии распространения видов) и в результате этого процесса изменяется ход вторичных сукцессий, которые надолго задерживаются на стадии травяной растительности (Ramakrishnan, Vitousek, 1989). Аналогичные процессы наблюдаются также и в центральной Австралии, где встречается немало тропических сорных злаков с C_4 формой фотосинтеза (Buckley, 1981).

На юге России и Украины в результате внедрения агрессивного и пластичного североамериканского сорняка амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.) в растительные группировки и сообщества, нарушенных незадерненными участками с разреженным растительным покровом наблюдается ингибирование восстановительных сукцессий (Теоретические основы борьбы ..., 1989). Характерно, что лучшими методами борьбы с амброзией полыннолистной в Ставропольском крае оказались интродукция монофага — жука *Zigogramma suturalis* F. (однако остается неизвестным — а сохранит ли зигограмма свою монофагию, когда будет существенно снижена плотность популяции амброзии) и искусственное ускоренное восстановление коренных степных сообществ растительности (Дзыбов и др., 1991; Дзыбов, 2001 и др.).

Наиболее значимые негативные для хода естественных сукцессий последствия отмечаются на тропических и субтропических островах, наименее значимые — в материковых сообществах

*бореальных широт**. Отмеченные географические различия, вероятно, связаны со следующими причинами. Во-первых, экосистемы различных природных зон сильно различаются по роли абиотических и биотических факторов в обеспечении стабильности их функционирования. Вклад абиотических факторов в поддержание (сохранение) видового состава и структуры бореальных экосистем очевидно значительно выше, чем у экосистем более южных широт. Элиминация интродуцентов в бореальных широтах в основном обеспечивается климатом, а возможности интродуцированных видов в сфере изменения биоценотических отношений в бореальных экосистемах весьма ограничены ввиду простоты последних. В случае же тропических экосистем поддержание видового состава сообществ обеспечивается в основном биотическими отношениями, и в случае изменения последних в результате антропогенной трансформации интродуцированные виды могут существенно повлиять на функционирование экосистем.

Во-вторых, хотя биота тропических и субтропических островов вне зависимости от их происхождения (материкового или океанического), также как и материковые экосистемы, как правило обладает резистентностью к вселению чужеродных видов (Чернов, 1982 и др.), вселения интродуцированных видов на острова имеют, как правило, гораздо более тяжелые последствия, чем в материковых экосистемах тех же природных зон из-за таксономической неполночленности биот островов океанического происхождения. Так как большинство „лицензий“ (свободных экологических ниш) на океанических островах с длительным периодом самостоятельного эволюционного развития как правило заняты формами, сформировавшимися в результате адаптивной радиации крайне незначительного числа исходных форм, и зачастую характеризующимися явлением „запредельной специализации“ (Вахрушев, 1988 и др.), то в случае появления заносных видов даже только в антропогенно нарушенных местообитаниях, они имеют гораздо большие предпосылки для трансформации естественных процессов функционирования и сукцессионной

*Существуют и на первый взгляд совершенно анекдотические случаи, представляющие на самом деле довольно серьезные практические экологические задачи. Например, малоэффективное использование навоза домашнего скота, завезенного в Австралию и на окружающие ее острова, местными видами навозников. В результате в этом регионе, значительно пострадавшем от непродуманных интродукций, до сих пор планируется целенаправленное расселение дополнительных видов навозников (Hughes, 1975; Doube, Wardhaugh, 1991 и др.).

динамики природных экосистем на островах, чем на материках. Кроме изначальной таксономической неполночленности биот океанических островов уязвимости их экосистем для интродуцированных видов способствует также то, что сама площадь острова ограничивает возможности существования видов, минимальные жизнеспособные популяции которых нуждаются в территории, превышающей площадь острова (или группы рядом расположенных островов). Оба последних фактора, очевидно, являются основными причинами того, что в результате интродукции чужеродных видов именно на тропических и субтропических островах наблюдаются наиболее глубокие перестройки естественных процессов функционирования и динамики экосистем, даже по сравнению с материковыми экосистемами тех же природных зон.

Отдельного дополнительного рассмотрения заслуживает также интродукция ондатры (*Ondatra zibetica* L.) по причине особенностей воздействия данного грызуна на сообщества водных макрофитов (Смирнов, Шварц, 1995). В кандидатской диссертации В.А. Чашухина (Чашухин, 1979) на основе полевых исследований (Чашухин, 1975а; 1975б) и работ его коллеги-ботаника Л.И. Красовского (Красовский, 1965; Красовский, Чашухин, 1974 и др.) была высказана крайне интересная следующая гипотеза. Поскольку между сообществами водных макрофитов родины ондатры Северной Америки и Евразии имеются существенные различия в родовом составе флор и сообщества водных макрофитов Северной Америки гораздо более устойчивы (резистентны) к воздействию ондатры, чем сообщества водных макрофитов Евразии, то данные различия, вероятно, отражают разную степень коадаптации ондатры и сообществ водных макрофитов Северной Америки и Евразии. Л.И. Красовским и В.А. Чашухиным было также предложено объяснение данному явлению, исходя из того факта, что на многих водоемах Евразии доминирующим видом водной растительности является тростник обыкновенный (*Phragmites communis* Trin.), одно из основных кормовых растений ондатры в Евразии. В тоже время обыкновенный тростник в водоемах Северо-Американского континента реже выступает в качестве эдификатора водной растительности и североамериканские исследователи не указывают тростник в качестве основных кормов ондатры. На основе изучения особенностей воздухопроводящей ткани (аэренихмы) водных макрофитов Л.И. Красовский и В.А. Чашухин показали, что подводные корневища обыкновенного тростника обладают столбчатой аэренихмой с ярко выраженной полостью, по-

вреждение которой ондатрой при питании приводит к образованию «водяной пробки» в аэренихиме и остановке аэробного типа дыхания корневища. Последнее в свою очередь приводит к гибели от удушья большей части корневищ и даже всей заросли в результате прекращения циркуляции кислорода и, соответственно, ингибированию весенней вегетации зарослей тростника. Преобладающие же в питании ондатры в Северной Америке водные макрофиты — камыши (*Scirpus*), рогозы (*Turpha*) и канадский рис (*Zizania aquatica L.*) обладают иным — губчательным типом строения аэренихмы со множеством мелких полостей, которые равномерно распределены по объему междуузлий. В случае повреждения таких корневищ ондатрой «водяные пробки» образуются значительно реже, что предохраняет заросли этих растений от массовых регрессий, как в случае с тростником.

Позднее изучение воздействия ондатры на водные растительные сообщества острова Валаам между 1962 и 1993 гг., проведенное для проверки данной гипотезы В.В. Смирновым и К. Третьяковым, в основном подтвердило данную гипотезу (Smirnov, Tretyakov, 1998). Можно предположить, что существующие различия в структуре и составе сообществ водных макрофитов Северной Америки и Евразии определяются в первую очередь разной степенью коадаптации водной растительности с ондатрой, а само воздействие ондатры на растительность можно рассматривать как некоторый условный локальный аналог «биоценотического кризиса» (Смирнов, Шварц, 1995) в наземных пресноводных экосистемах — сообществах водных макрофитов^{*}, поскольку в результате интродукции ондатры произошли существенные перестройки хода сукцессии гидрофитов.

^{*} В этой связи закономерными выглядят взаимоотношения околоводных грызунов после акклиматизации ондатры в Северной Евразии. Ондатра при достижении высокой плотности вытесняет водяную полевку (*Arvicola terrestris L.*) с берегов в менее удобные места, а последняя в свою очередь вытесняет полевку-экономку (*Microtus oeconomus Pallas*) с собственно берегов водоемов (Салусенко, 1958). В литературе также встречаются указания на «купирование» вспышек численности водяной полевки после акклиматизации ондатры в ряде регионов Западной и Средней Сибири.

Заключение Главы VI.

Таким образом, анализ данных по последствиям интродукций свидетельствует о принципиальной возможности блокировки сукцессионных рядов биогеографически чужеродными для них видами, которые в исторически значимые сроки могут привести к исчезновению пространственно доминирующих растительных сообществ. Успех подобных блокировок в ряде наиболее важных случаев обеспечивается за счет коадаптации интродуцированных растений с иными группами организмов, в первую очередь — с азотфиксирующими. В тоже время, намечаются существенные различия в глубине и механизмах экосистемных перестроек под воздействием интродуцентов в зависимости от географической широты местности, возраста экосистем и роли биотических и абиотических факторов в их организации. Наиболее значимые негативные для хода естественных сукцессий последствия отмечаются на тропических и субтропических островах, наименее значимые — в материковых сообществах boreальных широт.

VII. Эволюционные последствия антропогенного воздействия на биоту

„Короче говоря, ясно одно: такой види, как устойчивость сообщества вообще, попросту не существует. Этот параметр зависит от исследуемого компонента системы и характера нарушения.“

М.Бигон, Дж.Харпер, К.Таусенд. „Экология: особи, популяции и сообщества“, т. 2. М.: Мир, 1989, с. 352.

Антропогенное воздействие на биосферу в настоящее время является ведущим фактором ее динамики. Уже со времени студенческих работ В.И. Вернадского это положение стало вполне тривиальным, но конкретные механизмы воздействия человека на экосистемы и последствия таких воздействий, особенно — отдаленные во времени, до сих пор во многом не ясны и служат объектом пристального внимания. Наименее изученным остается вопрос о долгосрочных последствиях антропогенной трансформации экосистем и влиянии человека на ход эволюционного процесса. Анализируя современную ситуацию с точки зрения ее соответствия концепции «эндогенных биоценотических кризисов» и с учетом того, что сама концепция «биоценотических кризисов» возникла отчасти из замеченоной аналогии между событиями в середине мела и современной ситуацией (Родендорф, Жерихин, 1974), можно сделать вывод, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому «биоценотическому кризису». Изложенная концепция представляется весьма правдоподобной и очень важной по своему как теоретическому, так и практическому значению. Данный раздел работы, как и ряд вышедших ранее публикаций других авторов (Вахрушев, Раутиан, 1993; Барков и др., 1996 и др.), направлен на анализ сложной картины эволюционных последствий современного воздействия человека на биоту.

7.1. Эволюционно-значимые факторы антропогенного воздействия.

Довольно широкое признание в последние годы получила точка зрения С.М. Разумовского (Разумовский, 1981, с. 82) о том, что фактически не существует качественно новых, специфических антропогенных воздействий на экосистемный покров по сравнению с существовавшими в природе до начала активного влияния человека. Очевидно,

видно, что вызванные деятельностью человека пожары не имеют принципиальных отличий по своим последствиям от пожаров, вызванных попаданием молнии в сухое дерево или траву, а вырубки только пространственными масштабами отличаются от выпадения сломавшихся по верхней границе распространения красной корневой губки стволов ели; бобровые плотины в основном только размерами отличаются от современных гидроэлектростанций, а заброшенные эродированные пашни застают также, как места ветровальных вывалов или речные наносы. Даже такие сугубо специфические антропогенные воздействия, как химическое и радиоактивное загрязнение как правило имеют какие-то природные аналоги. Например, растительные сообщества „рудного маквиса“ на ультраосновных породах (перidotиты, серпентиниты), содержащих токсичные тяжелые металлы (Morat et al., 1986); кислые жидкые осадки на островах с вулканической активностью; районы с повышенным фоном естественной радиоактивности и др. Даже мутагенная активность синтезируемых человеком соединений — пестицидов и т.п. (Яблоков, 1990) вероятно не носит строго направленного характера и на качественном уровне может быть уподоблена общему мутагенному воздействию, характерному как для районов с повышенным природным фоном радиоактивности, так и для многих горных регионов (Воронцов, Ляпунова, 1984; Vorontsov, Lyapunova, 1984).

Можно предположить, что антропогенное влияние на природное биоразнообразие и естественные природные сообщества практически не привносит качественно новых воздействий, а состоит в основном в принципиальном изменении *частоты* внешних по отношению к биотическим сообществам (экосистемам, биоценозам, фитоценозам, таксоценам) *нарушений и их масштабам*. Так, например, очевидно, что площадь осветления после слома одного или нескольких стволов ели, также как оголение почвы в результате ветровальных вывалов, по своим пространственным масштабам несопоставимы с площадями вырубок или обрабатываемых сельскохозяйственных земель на участках, занятых прежде лесом. Однако вероятно, что наибольшее значение имеет именно увеличение частоты нарушений естественных трендов развития природных сообществ: давляющее большинство современных лесных пожаров имеет антропогенное происхождение, спелые хвойные леса в староосвоенных регионах проходят вырубками задолго до начала их естественного «полураспада» и существенного увеличения доли широколиственных пород деревьев в древостое, а регулярный и частый межконтинен-

тальный обмен жизнеспособными группами одновидовых особей биоты в результате развития мировой торговли и транспортных путей (Масляков, 2000 и др.), по-видимому, никогда не имел таких аналогов в прошлом.

Можно выделить следующие четыре основные группы эволюционно значимых факторов антропогенного воздействия на биоту:

- 1. Снижение природного биологического разнообразия в результате антропогенно обусловленного вымирания видов.*
- 2. Изменение структуры сообществ биоты и появление „вакантных лицензий“ — то есть свободных, неиспользуемых потоков/источников энергии и вещества (уменьшение эффективности рассеивания солнечной энергии).*
- 3. Увеличение темпов и масштабов “перемешивания видов”.*
- 4. Увеличение общего мутагенного воздействия на генофонд природной биоты.*

Как нетрудно заметить, наиболее широко осознанными являются факторы первый и последний, причем внимание „природоохранников“, как правило, привлекает первая проблема, а „энвайроменталистов“ (то есть озабоченных в первую очередь сохранением „здоровой“ по медико-гигиеническим показаниям окружающей человека среды) — последняя. При этом, если временно отрешиться от действительно страшных проблем, связанных с наследственными болезнями человека, вызванными повышением общего мутагенного фона, самостоятельное воздействие последнего (четвертого) фактора на темпы эволюции биоты, при условии отсутствия существенных проявлений первых трех, по-видимому, не очень велико. Последнее обусловлено тем, что основным фактором, тормозящим темпы когерентной эволюции, является отсутствие вакантных лицензий в исторически длительное время сложившихся сообществах. Имеется (правда, пока еще довольно ограниченный) ряд фактов (Шапошников, 1965, 1978; Bush, 1969 и др.), указывающих на существенную разницу между потенциальной (то есть обусловленной уровнем мутационной активности) и реальной (наблюдаемой) скоростью эволюции биологических видов. Далее мы рассмотрим наиболее существенные эффекты воздействия указанных факторов и их возможные эволюционные последствия*.

* Анализ четвертого из эволюционно значимых с нашей точки зрения факторов антропогенного воздействия мы сознательно оставляем за пределами более подробного, как у трех других факторов, обсуждения.

7.2. Снижение природного биологического разнообразия

В настоящее время около 11,7% территории суши по официальным данным правительственной статистики, используемой Всемирным Банком (The Little Green Data Book, 2001), занято обрабатываемыми сельскохозяйственными угодьями (табл. 4). Таким образом, всего глубоко трансформированные территории, очевидно, занимают более 15% (кроме сельскохозяйственных угодий сюда относятся урбанизированные территории городов и населенных пунктов, земли занятые транспортными коммуникациями, а в ряде случаев к ним следует относить и некоторые индустриальные плантации древесины). Существенно более высокая степень трансформации территории основных природных биомов приводится в совместном аналитико-прогностическом издании «Завтрашние рынки», подготовленного World Resources Institute, Программой ООН по окружающей среде (UNEP) и Всемирным советом бизнеса за устойчивое развитие (WBCSD). По данным этого издания около 30% потенциальной территории умеренных, субтропических и тропических лесов и около 40% умеренных травянистых биомов (включая кустарниковые) уже были превращены человеком в сельскохозяйственные земли (Tomorrow's Markets..., 2002, стр. 34).

Таблица 4 . Площадь и доля сельскохозяйственных угодий и охраняемых на национальном уровне природных территорий регионов мира.

Регионы	Площадь суши (1,000 км ²)	Сельскохозяйственные земли (% от площади суши)	Охраняемые на национальном уровне природные территории (% от площади суши)
Восточная Азия и Пацифика	15,969	14.6	7.0
Европа и Центральная Азия	23,742	12.2	3.3
Латинская Америка и Карибский бассейн	20,062	7.9	7.4
Ближний Восток и Северная Африка	10,995	5.9	2.2
Южная Азия	4,781	44.5	4.5
Африка (Sub-Saharan Africa)	23,605	7.3	6.2
Мир в целом	130,079	11.7	6.5

Источник: *The Little Green Data Book, 2001*. Регионы приведены согласно классификации Всемирного Банка.

В тоже время, известное общеэкологическое «правило 10%» (только от 1 до 30% энергии потребленной на одном трофическом уровне доступно для потребления на следующем), хотя иногда и оспаривается некоторыми экологами (обзор см. Бигон и др., 1989), по общему признанию является ведущим фактором ограничения числа уровней в трофических пирамидах (до 4-6 в реальных сообществах — Одум, 1975; Пианка, 1981; Бигон и др., 1989 и др.). Настоящее существенное сокращение площади естественных природных сообществ для видов наземных позвоночных равносильно эквивалентному сокращению энергии низших трофических уровней (в первую очередь автотрофов). Поэтому *можно сделать вывод, что глубокая трансформация более 25-30% площади природных сообществ региона превращает виды наземных позвоночных верхних трофических уровней, а также наиболее крупные по размерам виды наземных позвоночных более низких трофических уровней (крупные позвоночные-фитофаги) в разряд исчезающих (рис. 6)*^{*}.

Таким образом, проблема сохранения видов верхних трофических уровней (хищных позвоночных животных), а также во многих случаях и крупных позвоночных-фитофагов (например, копытных животных европейских степей) заключается не столько в том, что мы не можем или уже не смогли (как в случае с тарпаном *Equus gmelini Antonius*) защитить эти виды от прямого преследования со стороны человека, сколько в том, что сохранившиеся участки естественных

* А.П.Расницын полагает, что в реальности наиболее угрожаемыми оказываются наиболее крупные по размерам формы позвоночных животных, независимо от их трофического (а равно таксономического и вероятно и любого другого) статуса (Расницын, 2002; комментарии рецензента настоящей книги). Как нам представляется, важная роль принадлежит и размерам позвоночных животных (размеры позвоночных животных в существенной степени коррелированы с размерами минимально необходимой для существования жизнеспособных популяций вида площади нефрагментированных природных местообитаний) и трофическому уровню (доля угрожаемых видов у дневных иочных хищных птиц возможно выше, чем у крупных птиц-фитофагов, хотя этот вопрос безусловно нуждается в дальнейшем анализе, тем более что число видов птиц — специализированных фитофагов невелико). Кроме того, следует учитывать, что популяции крупных млекопитающих-фитофагов вероятно более уязвимы (чувствительны) к трансформации (уменьшению) площади территории своей кормовой базы, чем виды более высоких трофических уровней. Очевидно также, что все рассуждения, связанные с рис. 6, за исключением автотрофов (первичных производителей или первого трофического уровня) применимы в основном только к позвоночным животным. Ситуация же с уязвимостью тех или иных групп беспозвоночных животных существенно более сложная.

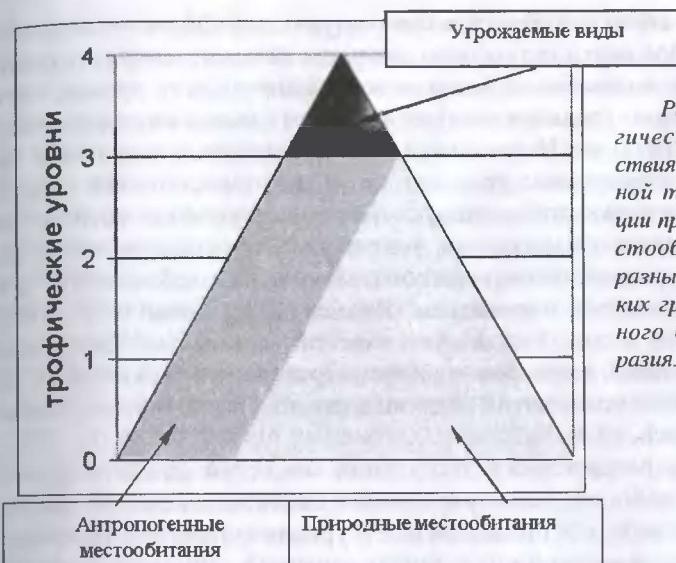


Рис. 6. Экологические последствия антропогенной трансформации природных местообитаний для разных трофических групп природного биоразнообразия.

сообществ, компонентами которых являлись эти виды, уже не обладают достаточной общей площадью для того, чтобы иметь биомассу, необходимую для сохранения популяций этих видов (рис. 6). Иными словами, с того момента, как человек начнет активно питаться плавлеными сырками и пастами из океанического криля, вымирание усатых китов становится вопросом времени, вне зависимости от эффективности контроля над выполнением международных запретов китобойного промысла^{*}. В частности это подтверждается материалами недавно опубликованной в журнале "Nature" статьи об неустойчивости океанического и пресноводного рыболовства, в которой было показано снижение значения среднего трофического уровня вылавливаемых для потребления объектов (Pauly et al, 2002).

Дополнительные трудности для сохранения видов верхних трофических уровней создает фрагментация естественных местообитаний.

^{*}Находящиеся в более благополучном состоянии кашалоты занимают более высокий трофический уровень, чем питающиеся крилем, крупным зоопланктоном и мелкой рыбой усатые киты. Но это обусловлено тем, что существенная часть потребляемой кашалотами пищи представлена в основном крупными и не используемыми человеком несъедобными антарктическими и глубоководными кальмарами.

В этой связи становится весьма актуальным вопрос — насколько потеря видов верхних трофических уровней важна как для сохранения других видов биоты более низкого трофического уровня, так и для сохранения (поддержания) нормального баланса вещества и энергии в экосистемах. Исследование на теоретических моделях и наблюдения в природных условиях позволяют с достаточной уверенностью говорить о стабилизирующей роли хищников в экосистемах. Хорошо известно, в частности, что системы, лишенные верхних трофических уровней, подвержены более широким колебаниями во времени по основным параметрам (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989; Huston, 1994 и др.). Так, широко известны локальные «биоценотические кризисы» на островах североамериканского континента в условиях не контролируемой волками динамики численности местных оленей (Mech, 1970).

Пример разрушения и деградации экосистем вследствие потери ими способности к саморегуляции и самовосстановлению вследствие исчезновения представителей уровня фитофагов трофической пирамиды — это фауна крупных копытных степной и лесостепной зоны. Известно, что после исчезновения наиболее крупных видов мегаразительноядных животных (весом более тонны), численность которых в существенно большей степени ограничивалась способностью растительности к восстановлению, чем воздействием на них хищных млекопитающих, которые, как правило, не могли наносить ущерб взрослым животным (Owen-Smith, 1987, 1989), произошло разрушение практически всей экологической структуры «мамонтовой фауны» тундростепной гиперзоны Евразии (Vereshchagin, Baryshnikov, 1991), обусловленное т.н. “эффектом домино” исчезновения мегаразительноядных животных (Верховская, 1988; Пучков, 1991, 1992а, 1992б; Owen-Smith, 1987; Lewin, 1987б). Классическим примером экологических последствий разрушения природной экологической пирамиды являются сохранившиеся малые по площади участки исчезнувшего биома европейской лесостепи на территории России и Украины (Центрально-Черноземный государственный биосферный заповедник России, заповедник «Михайловская целина» Украины и многие другие — см. Шварц и др., 1996а), потерявшие способность к саморегуляции. После исчезновения даже относительно небольших по размерам травоядных видов естественной природной пирамиды млекопитающих евразийской тундростепи (Vereshchagin, Baryshnikov, 1991), таких как тарпан (*Equus gmelini* Antonius) и европейский сурок

(*Marmota bobac Müller*), сохранившиеся небольшие по площади участки степных ландшафтов оказались не в состоянии обеспечить свое естественное самоподдержание и самовосстановление. После установления заповедного режима т.н. залежные сукцессии в степных заповедниках, приводящие к забурьяниванию и олуговению ковыльной степи (в том числе — из-за накопления растительной ветоши, которая ранее потреблялась и механически разрушалась исчезнувшими степными фитофагами), превратились в одну из наиболее известных и сложных практических проблем природоохранного менеджмента на территории современных степных ООПТ (Краснитский, 1983 и многие другие). Практическим работникам европейских степных и лесостепных заповедников России и Украины хорошо известны рекомендации об искусственном выпасе домашних лошадей (аналог окончательно исчезнувшего в начале XX века степного тарпана *Equus gmelini*) для предотвращения деградации коренной степной растительности крошечных заповедников этого региона (Гребенщиков, 1979; Насимович, 1979; Тишков, 1990; Соколов и др., 1997). Причем очевидно, что единственным конструктивным и одновременно радикальным способом решения данной проблемы является частичное восстановление исчезнувшей «экологической пирамиды» растительноядных млекопитающих (Шварц, 1998б, 1999; Переладова, 2001). Важно отметить, что целый ряд исчезнувших травоядных млекопитающих, таких как тарпан, зубр (*Bison bonasus L.*) и, вероятно, тур (*Bos primigenius Bojanus*) населяли не только степные, но и лесостепные ландшафты, поэтому их исчезновение оказало существенное влияние и на неморальные и бореально-неморальные лесные экосистемы — «антагонистов» тундростепи (Andersson, Appelqvist, 1990).

Важнейшее заключение, которое можно сделать из материалов настоящего раздела — это констатация того факта, что *вымирание очень немногих видов крупных по размерам млекопитающих может вызывать разрушение естественного функционирования целых трансконтинентальных биомов. Даже в краткосрочной исторической перспективе прекращение естественного функционирования природных биомов приводит к их исчезновению, хотя бы как регионально доминирующих в ландшафте. Исчезновению биомов сопутствует массовое вымирание свойственных им видов в результате т.н. «эффекта домино»* (Owen-Smith, 1987, 1989; Lewin, 1987б и др.).

7.3. Изменение структуры сообществ биоты и появление “вакантных лицензий” (уменьшение эффективности рассеивания солнечной энергии)

Последнее десятилетие наблюдается всплеск публикаций, посвященных проблеме связи энергии и эволюции жизни на земле (Фокс, 1992 и др). Возможно, само возникновение феномена жизни связано с тем, что биотическое рассеивание приходящей на планету Земля солнечной энергии оказалось более эффективным, чем абиотический путь рассеивания. Экосистемы — это открытые диссипативные системы, в которые поступает солнечная энергия, и которые в процессе своего функционирования превращают ее в тепло. При этом максимальной эффективностью рассеивания обладают климаксные экосистемы, которые характеризуются нейтральным балансом синтеза и разложения органического вещества (равными объемами выделенного и потребленного кислорода и углекислового газа). Соответственно на поддержание их структуры и функционирование расходуется такое же количество энергии, какое было запасено в виде синтезированного органического вещества. В отличие от климаксных экосистем, для серийных сообществ характерно превалирование процесса синтеза вещества над его распадом (объем выделенно-

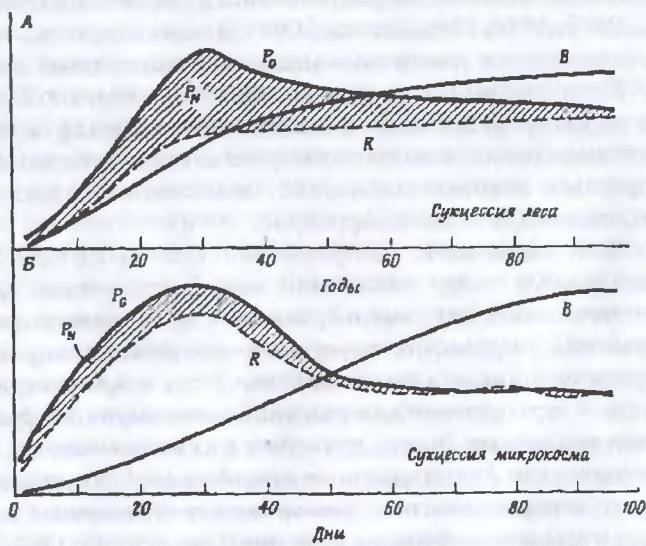


Рис. 7. Сравнение энергетики развития экосистемы леса (A) и лабораторного микрокосма (Б): P_G — валовая продукция, P_N — чистая продукция, R — полное дыхание сообщества, B — общая биомасса (по: Одум, 1975).

Таблица 5. Модель экологической сукцессии. Тенденции, которых следует ожидать в развитии экосистем (по: Одум, 1975, с сокращениями).

Признаки экосистемы	Развивающиеся стадии	Зрелые стадии
<i>Энергетика сообщества</i>		
1. Отношение P/R (отношение валовой продукции к дыханию)	>1*	~1
2. Отношение P/B (отношение валовой продукции к урожаю на корню)	высокое	низкое
3. Отношение В/Е (биомасса, поддерживаемая единицей потока энергии)	низкое	высокое
4. Урожай (чистая продукция сообщества)	высокий	низкий
5. Пищевые цепи	линейные, преимущественно пастищные	ветвящиеся (пищевые сети), преимущественно детритные
<i>Структура сообщества</i>		
6. Общее органическое вещество	мало	много
7. Неорганические биогенные вещества	экстрабиотические	интрабиотические
8. Видовое разнообразие – компонент многообразия	мало	велико
9. Видовое разнообразие – компонент выравненности	мало	велико
10. Биохимическое разнообразие	мало	велико
11. Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие)	слабо организованы	хорошо организованы
<i>Жизненный цикл</i>		
12. Специализация по нишам	широкая	узкая
13. Размеры организма	небольшие	крупные
14. Жизненные циклы	короткие и простые	длинные и сложные

* В специфических особых условиях (гетеротрофная сукцессия) данное соотношение может быть меньше 1.

<i>Круговороты биогенных веществ</i>		
15. Круговороты минеральных веществ	открытые	замкнутые
16. Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой	высокая	низкая
17. Роль детрита в регенерации биогенных веществ	незначительная	значительная
<i>Давление отбора</i>		
18. Характер роста	на быстрый отбор («г – отбор»)	на регуляцию обратной связью («К – отбор»)
19. Продукция	количество	качество
<i>Всеобщий гомеостаз</i>		
20. Внутренний симбиоз	не развит	развит
21. Сохранение биогенных веществ	с потерями	полное
22. Стабильность (устойчивость к внешним возмущениям)	низкая	высокая
23. Энтропия	высокая	низкая
24. Информация	мало	много

го кислорода превышает объем выделенного при дыхании углекислого газа) — рис. 7, табл. 5, то есть меньшая эффективность рассеивания энергии. Таким образом, фактически экологическая сукцессия направлена на репарацию эффективности ведущей биосферной функции жизни — рассеивание солнечной энергии. В то же самое время, практически все типы антропогенного воздействия: преобразование естественных сообществ в агроценозы и пастбища, пожары, вырубки и многие другие направлены против естественного градиента эндогенной сукцессионной динамики.

Один из основных глобальных результатов антропогенного воздействия на экосистемный покров земли, который редко принимается во внимание — это нарушение естественных термодинамических процессов в экосистемном покрове. С одной стороны, вероятно замещение климаксных и квазиклимаксных экосистем сериальными сообществами и ценобиотами (сорнями) группировками сопряжено с увеличением значения процессов связывания углерода над его выделением при дыхании (рис. 7) по сравнению с состоянием экосистемного покрова в доантропогенное время. С другой стороны, унич-

тожение климаксных и квазиклимаксных экосистем одновременно приводит к изъятию из их структуры огромных запасов биомассы^{*} (рис. 7), сжигание и /или биогенное разложение которой и является наиболее вероятной причиной того, что континентальная биота сама стала одним из главных источников выбросов CO_2 в атмосферу, по порядку величины совпадающих с выбросами от сжигания ископаемого топлива. Причем, в целом содержание органического углерода в континентальной части биосфера не увеличивается, а уменьшается (Горшков и др., 1994; Горшков, 1995; Gorshkov et al., 2000).

Таким образом, высокая частота антропогенных нарушений естественного экосистемного покрова теоретически может приводить к снижению эффективности использования запасов органического вещества в почве и подстилке. Последнее в свою очередь можно рассматривать как появление свободных и неиспользуемых (или слабо, неэффективно используемых) запасов вещества и энергии в экосистемах, т.е. вакантных (свободных) экологических ниш (Симкин, 1969; Herbold, Moyle, 1986; Pimm, 1991 и др.) или как их довольно удачно назвали В.Ф.Левченко и Я.И.Старобогатов (Левченко, Старобогатов, 1986, 1990) — лицензий. Формирование вакантных лицензий — это не только свидетельство снижения термодинамической эффективности функционирования соответствующих экосистем, но и предпосылка запуска эволюционных механизмов заполнения этих лицензий новыми формами или, по меньшей мере, вселения в них новых, как правило — биогеографически чужеродных видов.

Трудно однозначно сказать, как влияют данные процессы на эволюцию экосистемного покрова и биосфера в целом. Представляется логичным, что любое существенное изменение потоков энергии и содержащего ее органического вещества в биосфере должны вызывать серьезные эволюционные процессы (перестройки) в экосистемах (Левченко, 1984; 1993; Левченко, Старобогатов, 1986, 1990). Однако возникает естественный вопрос — а имеются ли фактические подтверждения реальности этих эволюционных процессов?

Представляется, что малое количество фактов, которые сегодня можно было бы трактовать как свидетельства «запуска» антропогенно-индуцированного нового некогерентного этапа эволюции обусловлено тем, что существующее природное биологическое разнообразие пока еще обладает необходимым запасом прочности или своего

^{*}Агроценозы и коммерческие лесопосадки с точки зрения энергетики могут рассматриваться как зоогенные субклиматы, поскольку в них не накапливается мертвомасса (Жерихин, 1997, 2003).

рода «экологическими буферными механизмами» для адекватного реагирования на изменение вещественно-энергетических потоков в экосистемах. Эффективная утилизация «свободных» энергетических потоков или лакун, вероятно, происходит за счет перераспределения численности уже существующих видов животных и антропогенного «перемешивания» видов прежде, чем происходит запуск механизмов некогерентной эволюции. Так, в результате беспрецедентной по сравнению с до-антропогенным периодом истории планеты степени «перемешивания» биоты в трансформированные человеком местообитания вероятно легче проникнуть «готовому» биogeографически чужеродному вселенцу, чем реализоваться эволюции (см. следующий раздел 7.4). В результате антропогенного «смещения зональности» антропогенно-преобразованные местообитания занимают «преадаптированные» к воздействию человека экосистемы из смежных природных зон (луговая степь замещает лесостепь, лесостепь – южную часть полосы хвойно-широколиственных лесов и т.п.). До настоящего времени практически не была серьезно количественно и качественно оценена биоценотическая значимость т.н. «серой биоты» (Шварц и др., 1993а, 1993б; см. также Главу VIII), активно и почти повсеместно замещающей эволюционно коадаптированные сообщества животных. Так, вероятно, биоценотическая роль серой воронки (*Corvus cornix* L.), как массового хищника примерно равна роли замещенных ею хищных птиц-специалистов. Биоценотическая роль серой крысы (*Rattus norvegicus* Berkenthout) на рисовых полях в Краснодарском крае^{*} возможно даже более значима, чем воздействие автохтонного сообщества грызунов на исходную естественную растительность.

Следует, однако, признать, что, кроме повсеместно наблюдаемых процессов эвтрофирования пресноводных водоемов (что больше зависит от привнесения в них минеральных питательных элементов, чем собственно органики), практически довольно сложно привести примеры „захоронения органики“ — то есть связывания атмосферного углерода и его «запасания» в результате превышения продукции фотосинтеза над дыханием в антропогенно преобразованных местообитаниях и ранних сукцессионных сообществах. Некоторое возможное объяснение этому явлению — потребление человеком и домашними и синантропными животными в качестве корма значительной части вновь синтезированной биомассы. Та часть вновь син-

^{*}Наблюдения Н.В.Дубининой (ИЭМ им. Н.Ф.Гамалеи АМН СССР).

тезирируемой биомассы, которая не потребляется непосредственно человеком и домашними животными, теоретически создает новые потенциальные «вакантные лицензии» для *самых различных групп синантропов* и сельскохозяйственных вредителей.

Существует иная экологическая специфика описанных выше процессов. Уменьшение в результате антропогенного воздействия площадей, занятых природными climaxными и квазиклиаксными сообществами, представленных в большинстве своем видами *K*-стратегами, автоматически приводит к тому, что на этих территориях поселяются виды ранних сериальных сообществ, а также различных ценофобных группировок, то есть — *r*-стратеги (Пианка, 1981)*. Низкая конкурентоспособность *r*-стратегов обуславливает их адаптацию к быстрому занятию свободных от развитой ценотической среды местообитаний, тогда как высокая конкурентоспособность *K*-стратегов у растений связана с необходимостью прорастания семян в условиях развитой ценотической среды. Фактически *происходит нарушение существовавшего ранее соотношения между представителями K и r-стратегий. Условия существования первых ухудшаются и именно K-стратеги являются первыми кандидатами на вымирание*, и именно они представлены во всех категориях всех видов «Красных книг» мира, и именно они пополняют список исчезнувших навсегда видов мира. Исключения из этого правила крайне редки". В тоже время антропогенная эпоха благоприятствует не только существованию *r*-стратегов, но и обеспечивает их все новыми и новыми «пространственными возможностями» для дальнейшего расселения и эволюции.

Анализ филоценогенетических процессов, как в прошлом, так и в настоящем показывает, что коадаптация видов природных сообществ являлась и является важным элементом успеха в освоении пространства теми или иными сообществами (энтомофилия цветковых растений как фактор успеха в конкуренции с голосеменными; азото-

* К *K*-стратегам относятся формы, характеризующиеся высокой конкурентоспособностью, обусловленной в первую очередь эффективностью использования природных ресурсов, а к *r*-стратегам — формы с низкой конкурентоспособностью, связанной с малой эффективностью использования ресурсов (Пианка, 1981; Миркин, 1985 и др.) — см. табл. 6.

** К числу исключений вероятно можно отнести только исчезнувшего странствующего голубя (*Ectopistes migratorius* L.), который напрямую преследовался человеком. Но и его можно отнести к *r*-стратегам только относительно условно, поскольку самка странствующего голубя откладывала в период гнездования только одно яйцо (Оуэн, 1977).

Таблица 6. Некоторые характерные признаки *r*- и *K*-отбора (стратегии) (Pianka, 1970, цитируется по: Пианка, 1981).

	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Климат	Изменчивый и (или) непредсказуемый; неопределенный	Весьма постоянный и (или) предсказуемый; более определенный
Смертность	Обычно катастрофическая, не-направленная, не зависящая от плотности	Более направленная, зависящая от плотности
Кривая выживания	Обычно типа III	Обычно типа I и II
Размер популяций	Изменчивый во времени, неравновесный; обычно значительно ниже предельной емкости среды; сообщества или их части не насыщены; экологический вакuum; ежегодное заселение	Довольно постоянный во времени; равновесный, близкий к предельной емкости среды; насыщенные сообщества; повторные заселения не являются необходимыми
Внутри- и межвидовая конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	1. Быстрому развитию 2. Высокой максимальной скорости увеличения популяции, r_{\max} 3. Раннему размножению 4. Небольшому размеру тела 5. Единственному в течение жизни акту размножения 6. Большому числу мелких потомков	1. Более медленному развитию 2. Большой конкурентоспособности 3. Более позднему размножению 4. Более крупному размеру тела 5. Повторяющимся в течение жизни актам размножения 6. Меньшему числу более крупных потомков
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее одного года	Долгая, обычно более одного года
Приводит к	Продуктивности	Эффективности
Стадии сукцессии	Ранние	Поздние, климаксные

фиксирующие симбионты у наиболее успешных интродуцентов в современной растительности; облигатность коадаптаций с распространителями семян у многих эдификаторов климаксных и субклимаксных лесных экосистем и т.п.). Именно за счет коадаптаций, как правило, обеспечивался и успех блокировок традиционной сукцессионной динамики интродуцированными видами (энтомофилия у цветковых, современные азотофикссирующие симбионты и т.п.) и победа

в конкуренции (ценозообразующие эдификаторы климаксных и субклимаксных лесных экосистем). Поэтому важно понять аргументы авторов, утверждающих, что “виды эволюционируют независимо, и, таким образом, основным модусом эволюции сообществ становится уже не коадаптация, понижающая устойчивость системы (погибает один элемент, и это влечет гибель других), а дифференциация ниш” (Миркин, 1989, с. 96) и даже что “свидетельством эволюционного прогресса биотического сообщества, экосистемы и покрова на всех уровнях организации служит невысокая внутренняя связанность при максимальном структурном и функциональном разнообразии” (Злотин, Ясный, 1992, с. 86).

Можно сделать вывод, что в настоящее время существуют два практически противоположных вектора эволюционного развития сообществ биоты. Первый, естественный термодинамический вектор (K -отбор Э.Пианки), благоприятствует формированию и устойчивому существованию климаксных экосистем с сильными конкурентными взаимодействиями, одним из путей получения преимущества при которых являются коадаптации и, соответственно, с доминирование представителей K -стратегии. Второй, антропогенный вектор (r -отбор Э.Пианки), благоприятствует формированию мобильных группировок r -стратегов, характеризующихся относительно низким уровнем межвидовых взаимодействий (Табл. 5,6, рис. 7).

Действительно, крайне трудно отыскать случаи, когда коадаптация видов снижала бы устойчивость сообществ. Даже удивительный по своей экологической изящности пример с угрозой вымирания дерева *Calvaria major* на о. Маврикий в результате обусловленного прямым уничтожением человеком вымирания дрона (*Raphus cucullatus* L.) — облигатного распространителя семян *Calvaria major* (Temple, 1977), не может служить подтверждением взглядов Б.М. Миркина (Миркин, 1989) и Р.И. Злотина и Е.В. Ясного (Злотин, Ясный, 1992). Очевидно, что устойчивость функционирования климаксных экосистем не только в субтропиках, но и в умеренных и boreальных лесах обеспечивается именно за счет долговременной, эволюционно обусловленной коадаптации деревьев-эдификаторов с животными — облигатными или полуоблигатными потребителями и распространителями их семян (дронт, сойка, кедровка и другие). А способствует ли данная коадаптация выживанию, или, наоборот, вымиранию коадаптированных видов — это определяется в основном частотой внешних воздействий на экосистемы, которые, как правило, и задаются антропогенным фактором. K -стратегия позволяет деревьям с крупными

семенами с большим запасом питательных веществ в эндосперме получать конкурентные преимущества для прорастания в условиях сообществ поздних стадий сукцессии. Так как семена тяжелые, распространять их без коадаптированного именно для их распространения посредника невозможно. В естественных природных условиях наличие такого рода посредников, безусловно, является эволюционно сложившимся (закрепленным) преимуществом. В условиях же активного антропогенного воздействия посредник – распространитель семян может быть целенаправленно истреблен человеком и в результате приспособленность вроде бы как снижается. В реальности, как правило, интенсивность и частота антропогенных нарушений в таких случаях бывают столь велики, что «места» в сообществе для деревьев – доминантов климаксных стадий сукцессии (*K*-стратегов) уже просто нет, вне зависимости от степени их коадаптированности с распространителем их семян^{*}.

Таким образом, следует сделать вывод, что *отличие антропогенного этапа филоценогенеза от до-антропогенного состоит в качественном изменении частоты внешних по отношению к биотическим сообществам нарушений и их масштабам*. Это способствует уменьшению представленности (по численности и в пространстве), сокращению биоценотической роли и вымиранию видов *K*-стратегов и, наоборот, благоприятствует увеличению представленности и биоценотической роли видов *r*-стратегов, а также эволюции и формированию новых видов *r*-стратегов.

7.4. Увеличение темпов и масштабов „перемешивания” видов

Одним из основных, наиболее существенных факторов антропогенного воздействия на естественный экосистемный покров является огромное по сравнению с доантропогенной эпохой возрастание темпов и масштабов “перемешивания видов” — распространения

^{*} Списки ограниченных или запрещенных к экспорту из России видов деревьев включают сибирскую (*Pinus sibirica* Du Tour) и корейскую (*P. koraiensis* Siebold et Zucc.) кедровые сосны, настоящий каштан (*Castanea sativa* Mill.), различные виды дубов (*Quercus*). Именно эти виды деревьев, как правило, нуждаются в коадаптированных с ними распространителях семян. Бересы, осина, ольха в столь коадаптированных с ними распространителях их семян явно не нуждаются. Но и проблемы охраны этих видов от антропогенных воздействий не существует – многие из них фактически сами являются древесными индикаторами высокой частоты антропогенных нарушений в лесах.

биогеографически чужеродных видов биоты и их семезачатков. Безусловно, и до появления человека существовал обмен представителями биоты между различными биогеографическими провинциями и континентами, причем и в геологически отдаленные времена последствия такого обмена могли иметь весьма существенные последствия для биотических сообществ (Marchall, 1981). Но большинство инвазий не оставляли исторического экологического следа – естественные природные сообщества обладали резистентностью к вселению чужаков.

Однако по мере развития земледелия и усиления внешних экономических связей случаи антропогенных заносов интродуцентов учащались. Только с формированием мощных средств межконтинентальных связей и коммуникаций последствия антропогенно индуцированных инвазий приняли характер серьезнейшей экологической проблемы (Элтон, 1960; Soule', 1990 и др.). Значение последней только сравнительно недавно начало системно осознаваться современной наукой и политической практикой*. В XIX-м веке в связи с введением в обиход пароходов и железных дорог масштабы „перемешивания видов“ достигли кульминации и продолжают расти. В большинстве материковых районов Земли адвентивные растения составляют 10-20% видового состава флоры. В островных биотах их доля выше и может достигать 45-80%. Особенно велика доля адвентивных видов во флоре городов и их ближайших окрестностей (Малышев, 1981). Даже в крупных по размерам территории государственных заповедниках, расположенных в староосвоенных регионах, доля адвентивных и синантропных видов во флоре, как правило, превышает 12%, причем степень синантропизации флоры гораздо сильнее в заповедниках с более теплым и влажным климатом, чем с холодным и континентальным (Шварц и др., 1996а). Например, в Воронежском заповеднике, с довольно крупной площадью 31 053 га, пересекаемом практически пополам с севера на юг Юго-Восточной железной дорогой, число адвентивных видов во флоре достигает 23,3%, а общее число синантропных видов — 41,8% при общем богатстве флоры высших растений в 996 видов (Стародубцева, 1999).

Широко известен, например, такой факт, что служба здравоохранения США за 1937-1948 гг. при инспекции 80716 самолетов, прибывших из разных стран, в 28852 обнаружила различных представи-

*Последние три года проблематика интродуцированных видов стала занимать адекватное место в работе Конференции сторон и научно-технических комитетов «Конвенции о биологическом разнообразии» (1995).

телей членистоногих (Bates, 1956). Аналогичные данные были получены при анализе подошв обуви туристов в Гавайском национальном парке (Vtorgov, 1993), балластных вод океанских судов, карантинных насекомых (Тищков и др., 1995; Масляков, 2000) и т.п. Столкнувшись с тяжелыми последствиями вселения непрошеных пришельцев, большинство стран мира ввело строгие таможенные и карантинные правила на ввоз и вывоз предметов, которые могут стать источником биологического загрязнения. Но даже и при наличии строгого таможенного контроля, постоянно завозимые в новые для них регионы виды все чаще и чаще становятся источниками опасности как дляaborигенной биоты, так и для человека. Так, например, дикая африканская пчела, завезенная в 1956 г. в Бразилию, в результате скрещивания с культурной медоносной пчелой образовала чрезвычайно агрессивную гибридную расу, которая быстро распространилась почти по всей Южной Америке (Kent, 1989) и достигла южных штатов США (Smith, 1991). По данным С.С.Ижевского (Ижевский, 1990) на территории бывшего СССР каждые 22 месяца выявлялся новый чужеземный вид насекомых-фитофагов; продолжается расселение опаснейших вредителей — колорадского жука и клеща варроа, паразита медоносной пчелы (Колонин и др., 1992). Экологические последствия антропогенного загрязнения естественной биоты, по мнению ведущих зарубежных специалистов, являются одной из пяти ведущих проблем природоохранной науки (Coblentz, 1990; Temple, 1990; Soule', 1990).

В этой связи становятся очевидными причины высокой активности зарубежных исследователей по изучению экологических последствий биологического загрязнения естественных природных сообществ и факторов, способствующих как успеху внедрений, так и наоборот, резистентности природных сообществ. За последние два десятилетия было опубликовано значительное количество комплексных исследований биологических инвазий, среди которых необходимо отметить итоговый том международного проекта СКОПЕ (Scientific Committee on Problems of the Environment), специально посвященного глобальным последствиям биологических инвазий (*Biological invasions: a global perspective*, 1989) и дополняющие его книги по наименее изученным в этом отношении регионам — тропикам Азии, Африки и Латинской Америки (*Ecology of biological invasions in the tropics*, 1991) и экосистемам средиземноморского типа пяти континентов (*Biogeography of Mediterranean Invasions*, 1991). Вышли сводки по последствиям и предпосылкам биологических инвазий подав-

ляющего большинства регионов земного шара – Австралии (*Ecology of Biological Invasions*, 1986); Северной Америки (*Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*, 1986); Европы и Средиземноморского бассейна (*Biological Invasions in Europe and Mediterranean Basin*, 1990), Южной Африки (*The ecology and management of biological invasions in Southern Africa*, 1986) и другие. Опубликованы монографические исследования, специально посвященные последствиям интродукции млекопитающих и птиц (King, 1984; Lever, 1985; Ebenhard, 1988 и др.). Данная проблема постоянно находится в центре внимания и природоохранных организаций. Так, в 1990-1991 одной из авторитетных и деятельных в области сохранения природного биоразнообразия природоохранных организаций — The Nature Conservancy, совместно с Yale School of Forestry and Environmental Studies (California, USA) был выполнен международный проект, посвященный комплексному анализу всех естественнонаучных, социально-экономических, политических, правовых и образовательных аспектов проблем, связанных с интродуцированными животными (Schuyler, 1991). Заведомо крайне неполный список публикаций по проблемам, связанным с интродуцированными животными, имеющейся в приложении к итоговому отчету данного проекта насчитывает около 500 источников литературы. Практически в каждом номере журнала “Conservation Biology” в 90-е годы прошлого века в среднем печаталось минимум две работы, связанных с экологическими последствиями загрязнения биоты интродуцированными видами.

Множество нерешенных проблем и практически непредсказуемые экологические последствия таит в себе выпуск в окружающую среду сконструированных в лабораториях генетически модифицированных организмов (ГМО), в первую очередь — микробов и сельскохозяйственных растений (Калакуцкий, 1991; Tiedje et al, 1989; Castri, 1990).

В большинстве зарубежных работ по проблеме биологического загрязнения основное внимание уделяется инвазиям растений, тогда как внимание отечественных исследований в основном по-прежнему в основном было связано с последствиями акклиматизации охотничье-промысловых животных, которым посвящены вышедшие за последние 15 лет монографии (Литус, 1986; Чесноков, 1989). Хорошая публикация, показывающая многообразие и разноплановость проблемы различных аспектов биозагрязнений и значимость этой формы загрязнения биосферы, которую нельзя не учитывать при разработке глобальной программы и национальных подпрограмм сохра-

нения биологического разнообразия, была написана сотрудниками бывшего Министерства природопользования и охраны окружающей среды СССР (Колонин и др., 1992), что косвенно свидетельствует о недооценке отечественным научным сообществом проблемы комплексных экологических последствий антропогенного загрязнения природной биоты*. Характерно, что авторы данной работы считают наиболее актуальным и вместе с тем — самым сложным направлением дальнейших отечественных исследований — прогнозирование антропогенно-обусловленных изменений в экосистемах, которые ведут к массовому размножению и экспансии отдельных видов, а также появлению у них новых свойств, опасных для сообщества и человека. Нами было показано, что даже в относительно простых случаях, связанных с поиском оптимальных путей спасения редких видов животных, ни научное сообщество, ни управленческие структуры не оказались в достаточной степени подготовленными к анализу и принятию оптимальных решений, связанных с интродукциями биогеографически чужеродных видов в природные экосистемы (Шварц, Вайсфельд, 1993; Shvarts, Vaisfeld, 1995).

7.5. Дестабилизация популяций при разрушении естественных сообществ и видеообразование

О дестабилизации различных биотических систем и слагающих их компонентов говорится довольно часто. С одной стороны, пока довольно ограниченное количество фактов подтверждает данное положение, а с другой — многочисленные случаи дестабилизации систем могут быть обусловлены именно снятием конкурентных отношений в естественных сообществах биоты, а не воздействием поллютантов, аномальных условий окружающей среды и т.п. (Zakharov, 1992 и др.).

В числе известных и важных фактов отметим явление значительного увеличения размаха изменчивости 11 параметров размеров черепа в пятивидовом сообществе землероек-бурозубок (род *Sorex*) на вырубках, тогда как в коренных лесных сообществах (ельники) колебания размеров черепов землероек были выражены значительно

* В последние годы, в связи с постановкой данной проблемы в 2000-2002 гг. в повестку дня Конференций сторон Конвенции о биологическом разнообразии (Конвенция ..., 1995) и ее научно-технических органов (SBSTTA) данные вопросы начали находить более адекватное отражение в академических исследованиях.

слабее и были статистически мало достоверны (Куприянова и др., 1992).

В научной литературе упоминаются случаи образования новых таксонов в результате гибридизации местных и интродуцированных видов (Большаков и др., 1991). При этом механизм образования новых устойчивых таксонов заключается в интрогессии геновых потоков, то есть инфильтрации генов одного вида в другой. В результате возможно образование: новых внутривидовых таксонов; способных к плодоношению гомоплоидных производных гибридов; аллополиплоидных гибридов, способных только к вегетативному размножению (Abbot, 1992, Richens, Jeffers, 1985).

Я.П.Дидух (Дидух, 1984) в кратких тезисах I Всесоюзной конференции по проблемам эволюции указывает, что в результате антропогенного воздействия происходит увеличение роли аномиктических и гибридогенных форм во флоре и вытеснение последними предковых форм среди представителей семейства розоцветных Горного Крыма. Однако, в одновременно опубликованной работе А.К. Скворцова и В.С.Долгачевой (Скворцов, Долгачева, 1984) показано, что проблема является значительно более сложной. Авторами были многократно зарегистрированы (главным образом вдоль дорог и иных нарушенных мест) популяции гибридов между низкогорным видом пупавки (*Anthemis tinctoria*, семейство сложноцветных) и высокогорной (*A. jailensis*). Высевание семян гибридных пупавок параллельно на питомниках в разных климатических условиях (Москва, Волгоград, Севастополь) и наблюдение в течение ряда лет за спонтанным размножением и отмиранием растений этих культурных популяций показало, что происходит выщепление родительских видов и возрастание доли их участия в популяциях. Сдвиг в пользу гибридов не произошло ни в одном случае, что свидетельствует, по мнению А.К. Скворцова и В.С.Долгачевой, против представлений о гибридизации, как пути к видообразованию.

Очевидно, что *процессы дестабилизации популяционных систем в результате антропогенного разрушения естественных сообществ биоты нуждаются в дальнейшем углубленном изучении.*

VIII. «Серая биота» или что день грядущий нам готовит?

Мы попытались показать, что обусловленные современной деятельностью человека темпы и масштабы нарушений естественных, термодинамически обусловленных процессов в биосфере дестабилизируют естественные природные сообщества биоты. Уменьшение площади территории суши, занятой естественными или квази-естественными сообществами, так же как увеличение частоты и масштабов нарушений естественных сукцессионных процессов, в качестве одного из основных своих результатов имеют исчезновение популяций видов верхних трофический уровней и форм с ярко выраженной K-стратегией ценотического поведения (как среди животных, так и растений). Этому же процессу способствует и, очевидно не имеющее по масштабам аналогов в прошлом, биологическое загрязнение природных биот биогеографически чужеродными формами, облегчаемое сильной степенью нарушенности естественных природных местообитаний*.

Налицо довольно большой ряд фактов и признаков, подтверждающих высокую вероятность наступления нового общебиосферного биоценотического кризиса, сопряженного с окончательным разрушением естественного экосистемного покрова и наступлением „некогерентного“ этапа эволюции современной биоты. Таким образом, можно сделать вывод, что антропогенное воздействие провоцирует (подготавливает) новый глобальный «биоценотический кризис». Основная опасность этого нового кризиса для человека состоит не только и не столько в исчезновении биологических видов, чьи свойства когда-либо мы смогли бы использовать, сколько в непредсказуемости некогерентной эволюции и в формировании целой биоты, последствия появления которой — малопредсказуемы, свойства видов которой нам не известны и к существованию с которыми челове-

* И до появления человека существовал обмен представителями биоты между различными биогеографическими провинциями и континентами, причем и в геологически отдаленные времена последствия такого обмена могли иметь весьма существенные последствия для биотических сообществ (Marchall, 1981). Но с развитием мировой экономики и средств транспорта интенсивность и регулярность антропогенного переноса семян, спор, оплодотворенной икры и/или одновидовых групп животных (балластные воды морских судов, воздух в самолетах, крупногабаритные транспортные контейнеры, подошва обуви и ткани одежды и т.п.) возросла на порядки по сравнению с до-антропогенным периодом.

чество не приспособлено. В результате этой эволюции могут возникать все новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать хозяйственную деятельность и отвлекать массу сил и средств, которые сейчас даже трудно экономически оценить, на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах (Жерихин, 1978, 1979, 1997, 2003). При этом есть основания полагать, что новая биота будет обладать наиболее «агрессивными» свойствами по отношению к человеку.

Можно, однако, хотя бы в самых общих, основных чертах попытаться оценить, чем должен отличаться новый, антропогенно-индустрированный биоценотический кризис от предшествовавших ему эндогенных кризисов. Очевидно, что ранее, до появления человека, как активного самостоятельного фактора эволюции биосферы, вновь возникавшие и находившиеся в положении „ценофобов“ (то есть вне сложившихся сукцессионных систем) формы после прохождения периода кризиса и некогерентной эволюции с неизбежностью порождали весь необходимый спектр эколого-ценотических стратегий (ЭЦС). В современных же условиях можно предположить серьезные ограничения как на формирование форм с выраженными *K*-свойствами, так и представителей ряда других ЭЦС, кроме *r*-стратегов по „синтетической“ системе ЭЦС Б.М. Миркина (Миркин, 1985, С. 34-35) — то есть эксплерентов в понимании Л.Г. Раменского и рудералов. Следует с достаточно высокой степенью уверенности ожидать повсеместного доминирования форм с низкой коадаптацией с другими видами, низкой эффективностью использования питательных ресурсов и, соответственно, низкой конкурентоспособностью в стабильных условиях существования, но, при этом, обладающих хорошими возможностями и высокими темпами расселения и захвата новых местообитаний и т.д. *Возможность формирования из видов с указанными свойствами хотя бы квазиклиматических сообществ с экосистемными характеристиками, аналогичными нынешним (в первую очередь — отношение валовая продукция/дыхание ≈ 1, для других характеристик см. табл. 5), является довольно проблематичной.* Какого рода экосистемный покров может сформироваться из таких видовых форм, и даже теоретическая возможность устойчивости его существования неочевидны и требуют дополнительного анализа.

Что же касается животных, то, очевидно, следует ожидать формирования форм, выживание которых будет связано не с тонкими морфо-экологическими адаптациями к стабильной окружающей сре-

де и сосуществованию с другими видами таксоцена (см. например, Шварц и др., 1992а), а, наоборот, с неспециализированностью и способностью быстро, в основном за счет пластичности поведенческих реакций, адаптироваться к малопредсказуемым свойствам окружающей среды. Как отмечает А.А. Вахрушев (Вахрушев, 1988), адаптированными к обитанию в антропогенном ландшафте окажутся, по-видимому, виды с малой продолжительностью жизни поколений и с устойчивостью популяций к высоким темпам элиминации, связанной с деятельностью человека (различные группы синантропных насекомых). Также адаптированными (точнее – преадаптированными) будут являться и виды с большей продолжительностью поколений, но *обладающие наибольшими возможностями приспособлений за счет пластичного поведения, особенно — рассудочной деятельности*. К этой группе видов, очевидно, следует отнести врановых птиц антропогенного ландшафта, в первую очередь — серую ворону (*Corvus cornix* L.), серую крысу (*Rattus norvegicus* Berkenhouf), волка (*Canis lupus* L.). Несколько условно (поскольку тяготеет также и к предыдущей группе) сюда можно отнести и домовую мышь (*Mus musculus* L.). Так как многие из приведенных видов имеют в качестве своей научной или народной характеристики прилагательное „серый“, то, вероятно, целесообразно всю группу видов, адаптирующихся к постоянному воздействию антропогенного фактора за счет пластичности поведения и рассудочной деятельности, обраziо обозначить термином „серая биота“ (Шварц и др., 1993а, 1993б).

В тоже время, результаты, как наших полевых исследований, так и анализа научной литературы, не позволяют полностью согласиться с выводами из последних работ В.В. Жерихина и его коллег о том, что «резерваты решают прагматическую задачу сохранения в условиях кризиса видов, которые могут быть впоследствии использованы человеком для каких-либо целей, *но не предотвращает сам кризис*» (Жерихин, 1997, стр. 69). Бессспорно, что в масштабах геологического времени тот или иной новый биоценотический кризис теоретически неизбежен. Вопрос в ином – может ли человек «зарезервировать необходимое место» на планете для нормальной биосферы (с коадаптированными сообществами, приспособленными к стабильным условиям окружающей среды и соответствующей ей частоте нарушений), или на планете сохраняться только нестабильные и неустойчивые местообитания, пригодные только исключительно для обитания «серой биоты». Представляется, что правильно спланиро-

ванная сеть охраняемых природных территорий (резерватов) не только «может предотвратить массовое вымирание существующих видов, обеспечить сохранение всех существующих ныне сукцессионных систем в течение неопределенного долгого времени и даже восстановление организации уже сильно нарушенных систем» (Жерихин, 1997, стр. 69), но и обеспечить то, в чем сомневается В.В. Жерихин – способствовать сохранению «коадаптивности ценотической организации выше критической».

По мнению В.В. Жерихина ниже некоторого уровня коадаптивности ценотической организации «кризис биоты, сопровождающийся быстрой и плохо предсказуемой некогерентной эволюцией множества популяций» становится неизбежным. Принципиальный момент, по нашему мнению, состоит в следующем – в зависимости от размеров фрагментов экологической сети и их интегрированности в ландшафте, которые собственно во многом и определяют размеры «копушечного эффекта» (Harris, 1984, 1988; Andren, Angelstam, 1988; Noss, 1995 и др.), экологическая сеть охраняемых территорий может довольно эффективно противостоять агрессивному воздействию и развитию «серой биоты», в том числе – и вне своей собственной территории. Наоборот, в случае экологической неустойчивости (например, в результате экологической неполночленности в той или иной форме), экологическая сеть, так же как и современные антропогенно-трансформированные полуприродные сообщества, может быть разрушена в ходе инициальной фазы антропогенно-индуцированного нового биоценотического кризиса.

В этой связи важно различать, собственно, природную биоту или естественное биоразнообразие экотонов и «ценофобную» или «сорную» биоту. С эколого-эволюционной точки зрения между ними существуют принципиальные различия. Так, например, многие экотоны формируются естественной природной биотой лесостепи, которая в результате интенсивного и длительного антропогенного воздействия была преобразована в лесополье. При этом близкие экологические условия были созданы человеком на громадных площадях как к северу от первичного лесостепья (вырубка лесов, распашка и залужение освободившихся участков), так и к югу от него (насаждение лесополос в степной зоне). В результате типичные обитатели лесостепи широко расселились в соседние зоны, что и создает впечатление отсутствия типично лесостепной фауны позвоночных (Луговой, 1979, 1994; Шварц, 1987а, 1987б и др.). Но в результате процесса фрагментации естественного экосистемного покрова и его за-

мещения некоторыми лесостепными видами, происходит исчезновение многих исходных элементов природного биоразнообразия. Это обусловлено тем, что в случае малых по размерам «островов» природных сообществ практически вся их территория представляет собой экотон, в котором многие виды природных сообществ могут быть утрачены в силу просто малой и недостаточной для устойчивого существования площади природных местообитаний. В частности, например, было показано, что воздействие пернатых хищников-генералистов на гнездящихся птиц существенно выше на расстоянии до 50 м от границы лесного участка и достоверно выше до 200 м от границы лесного участка (Andren, Angelstam, 1988).

Одновременно существует опасность постепенного замещения в эктонах, особенно находящихся под интенсивным антропогенным воздействием, природной биоты лесостепи ценофобами и «серой» биотой. Как отмечалось выше (раздел 7.4), даже в крупных по размерам территории заповедниках, расположенных в староосвоенных регионах, доля адвентивных и синантропных видов во флоре, как правило, превышает 12%. Причем степень синантропизации флоры существенно выше в заповедниках с более теплым и влажным климатом, чем с холодным и континентальным (Шварц и др., 1996а).

Заключение Главы VIII.

Таким образом, на данном этапе обобщения результатов анализа, необходимо сделать вывод о существовании естественноисторических ограничений, накладываемых биосферой и граничными условиями ее устойчивости на размеры и формы воздействия человечества на природные сообщества биоты. Очевидно, что дальнейшее развитие человеческого общества весьма жестко лимитируется рамками устойчивости биосферы к воздействию тех или иных антропогенных факторов (Горшков, 1990, 1991, 1995; Горшков и др., 1994; Кондратьев и др., 2002 и др.). Мы во многом разделяем естественнонаучные выводы В.Г. Горшкова и его коллег о том, что воспроизведение условий существования человечества возможно лишь благодаря большим массивам относительно мало нарушенной биоты, сохранившейся, как правило, в развивающихся странах. Также, как и о том, что при отсутствии массивов естественного экосистемного покрова развитым странам пришлось бы тратить на поддержание устойчивости природной среды существенную часть национального дохода.

В тоже время мы считаем, что «острие» или «передний край» современных проблем требуют в первую очередь социально-экономического анализа и разработки пространственных механизмов реализации идеологии устойчивого развития человечества в условиях существенных ограничений устойчивостью биосферы и недооценки современным человечеством этих ограничений. В первую очередь — как ограничений функционирования экосистем и составляющих их биотических сообществ. Еще Н.В. Тимофеев-Ресовский считал, что биосфера настолько сложная система, что нарушение границ ее устойчивости может привести к принципиально новому состоянию. И это состояние не обязательно будет худшим, но оно будет другим и пока не предсказуемым. А человек, по выражению Н.В. Тимофеева-Ресовского, должен жить в „предвидимом будущем“ (Свирежев, 1989). И это есть одно из важнейших ограничений на дальнейшее развитие человеческого общества. Признав объективность законов социального и экономического развития, человечество теперь обязано научиться сопрягать их с естественнонаучными законами развития биосферы (Шварц, 1998, 2003а).

IX. Заключение

Экологические приоритеты сохранения природного биологического разнообразия

Для сохранения природного биологического разнообразия необходимо предотвращение преждевременного запуска следующего биоценотического кризиса — т.е. нового этапа некогерентной эволюции. Данный процесс может быть запущен в результате разрушения структуры экосистем в масштабах природных биомов (таких как, например, современная европейская степь) и потери ими способности к саморегуляции и естественной сукцессионной динамике в результате утраты части видов природного биоразнообразия, обеспечивающих устойчивость структуры экосистем, а также — в результате блокировки естественной сукцессионной динамики интродуцированными видами. Поскольку изменения естественного видового состава, т.е. потеря части исходных видов и внедрение сорных и интродуцированных видов, определяются в настоящее время, в основном, антропогенным воздействием, то на первое место выходит задача сохранения достаточной площади и возможности неограниченно долгого существования саморегулируемых и самовозобновляемых «ядер» природного биоразнообразия — природных экосистем с естественным и полноценным видовым составом. Так как именно на существенных по площади территориях сведен до минимума т.н. «экотонный» или «опущечный» эффект, то к числу приоритетов необходимо отнести сохранение крупных по площади малотрансформированных природных массивов и сохранение «экологической прозрачности» территорий между ними для минимизации возможных «островных эффектов». Так, ведущим приоритетом для охраны природного биоразнообразия лесов России являются крупные массивы т.н. девственных лесов — старовозрастных естественных лесов со структурой древостоев, соответствующей природной динамике, в которой сохранилась пространственная „пятнистость“ организаций, соответствующая по своим размерам, частоте нарушений и пространственной приуроченности природным ландшафтам до периода прямого антропогенного воздействия (Смирнова и др., 1990; Ярошенко и др., 2001; *Atlas of Russia's intact forest ...*, 2002 и др.).

С позиции сохранения естественного природного биоразнообразия через предотвращение преждевременного запуска следующего биоценотического кризиса (нового этапа некогерентной эволюции) очевидным положением является необходимость сохранения всех

ценофильтральных элементов сукцессионных систем в их широком понимании (Разумовский, 1981, 1999; Сукцессионные процессы..., 1999 и др.), то есть необходимо сохранять природное биоразнообразие всего полного набора сукцессионных стадий. Хотя некоторые редкие виды иногда «прятчутся по сукцессионным рядам», а сами климаксные экосистемы могут в ряде случаев быть представленными на первый взгляд довольно обычными и широко распространенными видами, но с учетом фактора времени (существенное возрастание частоты внешних нарушений сукцессионной динамики при той же длительности естественного хода сукцессии), именно климаксные и субклимаксные сообщества оказываются наиболее уязвимыми для антропогенного воздействия. Поэтому, при поиске и выборе территории для осуществления мер охраны, выявлении их границ, проведении зонирования и планирования эколого-реставрационных программ *приоритет должен быть отдан климаксным и субклимаксным сообществам и их эдификаторным видам.*

Там, где территории, позволяющие сохранить полноценное природное биоразнообразие уже утрачены на всей территории биома или его существенной части, то *приоритет должен быть отдан «экологической реставрации» естественной структуры и природного видового состава. Индикаторами успеха и в первом и во втором случае служат жизнеспособная численность популяций видов верхних трофических уровней^{*} и минимизация/стабилизация доли чужеродных видов в общем биологическом разнообразии территории.*

В тех случаях, когда полноценность природного биоразнообразия уже потеряна (ключевые виды вымерли или сохранились только *ex situ*), в соответствии с положением, что именно структура природных сообществ обеспечивает сохранение «когерентной» фазы филоценогенеза, возникает альтернатива „*естественная эндогенная стабилизация экосистем или интродукция вида-аналога*“.^{**} В таких ситуациях последнее предложение (интродукция) может являться *предпочтительным*. Например, акклиматизация (реак-

^{*} В ряде случаев – устойчивые вольноживущие популяции крупных позвоночных животных — фитофагов

^{**} Следует отметить, что в данном вопросе существует определенная аналогия с дискуссиями относительно принципов сохранения культурных ландшафтов. По мнению ряда ведущих специалистов (например, Ю.А. Веденин, личное сообщение) в случае разрушения ключевых образующих архитектурных и т.п. Рукотворных элементов реликтовых и иных культурных ландшафтов «новоделы» являются более предпочтительным решением, нежели полная потеря системообразующих элементов.

климатизация) гибридной кавказско-беловежской формы зубра на территории ареала исчезнувшего кавказского подвида (Дыренков и др., 1990), проекты по интродукции т.н. «восстановленного тарпана» (Шварц, 1999; Переладова, 2001) и, возможно, заслуживающее проработки предложение об интродукции на Командорские острова австралийского дюгона (*Dugong dugon Müller*)^{*} вместо истребленной стеллеровой коровы (*Hydrodamalis gigas Zimm.*). С исчезновением последней связывают ряд негативных сукцессионных процессов в мелководных островных экосистемах (Бычков, 1991, А. Вайсман, личное сообщение).

Следует отметить, что выявленные приоритеты сохранения природного биоразнообразия базируются на собственно экологических закономерностях организации сообществ биоты. Поэтому они могут не совпадать с приоритетами сохранения биоразнообразия, сформированными исходя из тех или иных социально-экономических и политических предпосылок и субъективных интересов (например, Мартынов и др., 2000, Система финансирования охраны живой природы в России, 2002, Обзор национальных приоритетов России..., 2002). Это нормальная ситуация, так как приоритеты сохранения природного биоразнообразия и естественного экосистемного покрова, вытекающие из современного естественнонаучного экологического знания, и приоритеты международной помощи и инвестирования в охрану дикой природы, также как и национальные интересы и приоритеты в области сохранения биоразнообразия могут и, более того, объективно различаться между собой. Международно-признанные приоритеты сохранения биоразнообразия в существенной своей части базируются на общезоологических приоритетах сохранения биоразнообразия в контексте международно-осознанной ситуации, когда наиболее приоритетные для сохранения биоразнообразия экорегионы, как правило, расположены на территории наи-

^{*}Действующее природоохранное законодательство не допускает интродукции биогеографически чужеродных видов на территории государственных заповедников, что обусловлено резонным желанием научного сообщества обеспечить законодательную защиту от возможных повторных рецидивов «преобразования охотничье-промышленной фауны» 30-50-х годов прошлого столетия. Однако если разбалансировка и деградация прибрежных экосистем Командорских островов будут развиваться, может возникнуть необходимость постановки вопроса об изменении действующего законодательства в связи с тем, что сам «зуд реконструкции» уже в основном в прошлом, а проблема сохранения природных экосистем оказалась более сложной, чем это представлялось 50-30 лет тому назад.

менее урбанизированных и наименее экономически развитых стран (Шварц, 2002а, 2002б; Шварц, Шестаков, 2002).

В этих условиях многие ведущие национально-значимые природоохранные проблемы могут расходиться с международно-приоритетными. Так, например, безусловно важными национальными задачами является восстановление экосистем тундр Таймыра от последствий воздействия загрязнений комбината «Норильский никель», но вряд ли кого-то в мире можно всерьез убедить финансировать решение этих задач на безвозмездной основе, поскольку продукция «Норильского никеля» составляет около 2% ВВП всей Российской Федерации. Поэтому, для мирового сообщества состояние биоты тундр Таймыра — это прежде всего проблема эффективности государственного управления и взимания налогов, то есть эффективности государственной власти России. То есть это вопрос государственной политики России по отношению к крупному национальному частному бизнесу, а не международной межгосударственной безвозмездной финансовой природоохранной помощи. Тоже относится и к последствиям загрязнения нефтью ландшафтов Западной Сибири в результате деятельности «Тюменской Нефтяной Компании» (ТНК) и/или ее предшественников.

В общем случае — это вопрос масштаба рассмотрения проблемы и актуальности тех или иных антропогенных угроз. Так, например, приоритет сохранения крупных по площади малотрансформированных природных массивов и сохранения «экологической прозрачности» территорий между ними для минимизации возможных «островных эффектов» в условиях малотрансформированных пространств Средней и Восточной Сибири может быть реализован через превентивное создание федеральных заповедников площадью в несколько сот тысяч гектаров. В условиях Европейского Севера этот же приоритет может быть реализован созданием особо охраняемых природных территорий (ООПТ) площадью в несколько десятков тысяч гектаров (как правило, 50000-100000 га). В Центре Европейской части России реализация этого приоритета может быть достигнута, в первую очередь, через создание «экологических сетей» с «ядрами» природных массивов площадью около 10000-25000 га. В качестве иллюстрации можно отметить, что в Нидерландах к «ядрам» экологической сети относят полуприродные и природные участки площадью всего 250-500 га (Lammers, Zadelhoff, 1996). Соответственно, параллельно с уменьшением абсолютной площади отдельных охраняемых природных массивов, возрастает значение мер по обеспече-

нию и сохранения «экологической прозрачности» территорий между ними. Так, например, затраты на предотвращение негативных для биологического разнообразия последствий фрагментации природных массивов в Нидерландах (Veenbaas, Vries, 1998) существенно больше, чем в центре Европейской России. В менее освоенных регионах России уменьшение «экологической прозрачности» территорий между официально созданными ООПТ в ходе развития инфраструктуры региона обычно представляет собой меньшую угрозу, за исключением случаев комплексных инженерных линейных сооружений (ИЛС) и крупных магистральных нефтепроводов.

Одновременно, с учетом вышеизложенного, можно сделать заключение, что *выявленные приоритеты сохранения природного биоразнообразия потенциально могут быть успешно реализованы на территории России благодаря тому, что в условиях «сжатия» экономически активного пространства по оси «Центр-Периферия» внутри регионов и пространственно доминирующих 2-4 стадий урбанизации существуют уникальные возможности для сохранения и экологической реставрации крупных природных массивов. Наиболее эффективный эффект для сохранения природного биоразнообразия и естественного функционирования экосистем может быть получен за счет пространственного разнесения центров урбанизации и природоохранных ядер, интенсификации лесопользования в пределах уже освоенных ареалов, а сельскохозяйственного производства — вокруг «центров урбанизации», и использования «зоны экономического вакуума» для создания экологически и социально-экономически устойчивого экологического каркаса. Пространственное разнесение локусов урбанизации и интенсивного природопользования с одной стороны, и традиционного природопользования и охраняемых природных территорий с другой позволяет избежать тотальной трансформации и фрагментации массивов природных экосистем* (Шварц, 1998, 2003а).

Приложение 1.

Первичные данные по осенней относительной численности мышевидных грызунов на Валдае (количество особей /100 ловушко-суток; вторая половина августа-сентябрь).

	Ап	Asyl	C glar	C rut	M agr	T sub	Marv	Moec	Sicb	Ло- вушко- сутки
Cladsp	0	0	0,61	1,22	0	0	0	0	0	329
Calv	0	0	3,14	0,75	0	0	0	0	0,30	669
PsVviX	0,05	0,05	2,93	1,52	0,27	0	0	0	0,16	1842
PsCobm	0	0	2,82	0,85	0	0	0	0	0,14	709
PaPlsc	0,15	0,04	1,16	0,78	0,07	0	0,04	0	0	2682
BvLCHm	0	0	18,55	0	2,42	0	0	0	0	124
PaOaHm	0,14	0,05	7,31	0,23	0,79	0,14	0	0	0,05	2147
BvLCHe	0	0	10,61	0	0	1,52	0	0	0	132
PaOalle	0	0,78	4,57	0,22	0	0,45	0	0,11	0,11	897
Qrob	1,03	0,13	19,95	0	0	0	0	0	0	777
Acex	0	1,16	16,28	0	0	2,33	0	0	0	86
PaTchB	0	0,67	9,33	0,33	0	0,67	0	0	0	300
EvSph	0	0	0	0,33	1,98	0	0	0	0	303
PsLp	0	0	0,60	1,20	1,50	0	0	0	0	333
Comp	0	0	3,06	1,02	0	0	0	0	0	98
BpVm	0	0	1,95	0,49	0	0	0	0	0	411
PsVvSp	0	0	1,02	0,61	0	0	0	0	0	489
PaMbPs	0	0	4,82	1,83	0	0	0	0	0	602
Fulm	0	0	3,51	0	0	0	0	1,40	0	285
Griv	0	3,331	2,08	0	0	2,50	0	0,42	0,42	240
Dcaec	0	5,063	17,72	1,27	0	5,06	0	0	0	79
AlGlut	0	2,416	12,65	0	0	1,20	0	0	0,60	166
AiMp	0	2,304	14,47	0,66	0	0	0	0	0	304
PaApPo	0,32	2,212	17,98	0	0	0,32	0	0	0	317
Frub	0	5,00	5,00	0	0	5,00	0	0	0	20
PtAsil	0	6,61	5,49	0,61	0	0,30	0	0	0	328
PaMb	0	1,875	8,96	0	1,12	0,37	0	0	0	268
Antrmed	0	0	0	0	0	0	0,43	0	0	234
Antrmed-G	0	1,82	1,82	0	0	0	0	10,30	1,21	165
Agro	0	0	0	0	0	2,00	0	0	0	100
Burn-X	0	2,00	8,67	0	0,22	0	0	0	1,11	450
Всего	17	84	843	99	42	29	4	23	17	15886

Сокращения названий растительных ассоциаций:

Cladsp = пустоши с *Cladonia spp.*

Calv = пустоши с *Calluna vulgaris*

PsVviX = *Pinus sylvestris* — *Vaccinium vitis-idaea* — *Pleurozium schreberi*
(сухие местообитания)

PsConm = *P.sylvestris* — *Convallaria majalis*

PaPlsc = *Picea abies* — *Pleurozium schreberi*

BvLCHm = *Betula verrucosa* — *Luzula pilosa* + *Calamagrostis arundinacea*
(таежный тип)

PaOaHm = *Picea abies* – *Oxalis acetosella* (таежный тип)
 BvLChE = тоже (неморальный тип)
 PaOaHe = *Picea abies* – *Oxalis acetosella* (неморальный тип)
 Qrob = дубрава (*Quercus robur*)
 Aceх = лесные окна с *Aconitum excelsum*
 PaTcHn = *P. abies* + *Tilia cordata* — *Hepatica nobilis*
 EvSph = *Eriophorum vaginatum* — *Sphagnum spp.* (верховое болото)
 PsLp = *P.sylvestris* — *Ledum palustre* (верховое болото)
 Comp = *Comarum palustre* (мезотрофное болото)
 BpVm = *Betula pubescens* — *Vaccinium myrtillus*
 PsVvSp = *P.sylvestris* — *V.vitis-idaea* — *Polytrichum commune* + *Sph. girgensohnii*
 PaMbPs = *Pabies* — *Majanthemum bifolium* — *Pl. schreberi* (таежный тип)
 Fulm = пойменный луг с *Filipendula ulmaria*
 Griv = влажный луг с *Geum rivale*
 Dcaec = лесные поляны с *Deschampsia caespitosa*
 AiGlut = *Alnus incana* — *Galeobdolon luteum*
 AiMp = *A.incana* — *Mercurialis perennis*
 PaApPo = *Pabies* + *Acer platanoides* — *Pulmonaria obscura*
 Frub = лесные поляны с *Festuca rubra*
 PtAsil = *Populus tremula* — *Angelica sylvestris*
 PaMb = *Pabies* — *M.bifolium* (неморальный тип)
 Antrmed = антропогенный луг (пастбище)
 Antrmed-G = влажный сенокос
 Agro = агроценоз (поле для выращивания кормовой смеси)
 Burn-X = гарь по сосняку на сухом песке

Сокращения в названиях видов мелких млекопитающих:

Afl = *Apodemus flavicollis*
 Asyl = *A. sylvaticus*
 Cglar = *Clethrionomys glareolus*
 Crut = *C. rutilus*
 Magr = *Microtus agrestis*
 Tsub = *Terricola subterraneus*
 Marv = *M. arvalis s.l.*
 Moec = *M. oeconomus*
 Sicb = *Sicista betulina*

**Качественная классификация 31 растительной ассоциации
для создания «Комбинативной системы экологических ниш»
(КСЭН) мышевидных грызунов Валдайской возвышенности**

Типы местообитаний:

- I – открытые безлесные сообщества (Ia – болота, пойменные и приручьевые луга; Ib – луга и пустоши демутационных комплексов);
 II – вторичные, как правило, мелколиственные лесные сообщества;
 III – коренные лесные сообщества (IIIa – диаспорический субклимат).
 IV – climaxная дубрава.

Типы растительности (сокращения в названиях групп ассоциаций):

- t = таежный (boreальный)
 n = неморальный
 i = переходный между неморальным и бореальным типами растительности
 f = пойменный
 a = антропогенный

Сокращенные названия растительных ассоциаций	Типы местообитаний	Типы растительности
Cladsp	Ib	t
Calv	Ib	t
PsVviX	II	t
PsCom	II	t
PaPlsc	III	t
BvLCHm	Ib-II	i
PaOaHm	IIIa	i
BvLCHe	Ib-II	n
PaOaHe	IIIa	n
Qrob	IV	n
Acex	Ib	n
PaTchNn	III	n
EvSpb	Ia	t
PsLp	II-III	t
Comp	Ia	t
BpVm	Ib-II	t
PsVvSp	II	t
PaMbPs	III	t
Fulm	Ia	f
Grlv	Ia	n
Dcaec	Ib	n
AlGlut	II	n
AiMp	II	n
PaApPo	III	n
Frub	Ib	n
PtAsil	II	n
PaMb	II	n
Antrmed	Ib	a
Antrmed-G	Ia	a
Agro	Ib	a
Burn-X	Ib	a-t

Приложение 2.

**Индексы сходства осеннего пространственного распределения мышевидных грызунов — уровень растительных ассоциаций, выделенных по флористическому критернию
(всего 31 ассоциация)**

Pianka similarity index.

	Afl	Asy	Cgl	Cru	Mag	Tsu	Mar	Moe	Sbe
Afl	1	0.067	0.495	0.053	0.033	0.014	0.003	0.000	0.007
Asy	0.426	1	0.561	0.279	0.060	0.723	0.000	0.168	0.345
Cgl	0.864	0.730	1	0.338	0.338	0.503	0.000	0.047	0.246
Cru	0.335	0.381	0.247	1	0.215	0.220	0.004	0.001	0.088
Mag	0.446	0.296	0.587	0.430	1	0.017	0.000	0.000	0.047
Tsu	0.369	0.901	0.778	0.431	0.328	1	0.000	0.013	0.121
Mar	0.422	0.329	0.310	0.337	0.413	0.395	1	0.000	0.000
Moe	0.438	0.532	0.343	0.311	0.423	0.429	0.468	1	0.661
Sbe	0.390	0.651	0.441	0.258	0.405	0.436	0.402	0.853	1

Percentage similarity index.

	Afl	Asy	Cgl	Cru	Mag	Tsu	Mar	Moe	Sbe
Afl	1	0.070	0.238	0.102	0.121	0.023	0.016	0.000	0.042
Asy	0.384	1	0.510	0.221	0.083	0.563	0.001	0.095	0.294
Cgl	0.788	0.841	1	0.322	0.217	0.423	0.006	0.045	0.199
Cru	0.424	0.300	0.225	1	0.167	0.153	0.016	0.009	0.155
Mag	0.569	0.328	0.596	0.458	1	0.026	0.008	0.000	0.071
Tsu	0.348	0.944	0.837	0.295	0.303	1	0.000	0.043	0.193
Mar	0.448	0.315	0.247	0.341	0.418	0.368	1	0.000	0.000
Moe	0.437	0.551	0.324	0.272	0.359	0.399	0.459	1	0.338
Sbe	0.386	0.675	0.377	0.348	0.412	0.549	0.384	0.949	1

Выше диагонали – нетрансформированные матрицы, ниже диагонали – трансформированные матрицы.

Выделенные утолщенные цифры – индексы для видов одного биологического типа (рода).

Для расшифровки сокращений латинских названий мышевидных грызунов – см. Приложение 1.

В данном варианте расчетов около 2300 описаний растительности были объединены в 31 растительную ассоциацию, выделенных на основе флористического состава травянистого яруса растительности и мохового покрова (Разумовский, 1981, 1999; Шварц и др., 1992а).

Приложение 3.

Индексы сходства осеннего пространственного распределения мышевидных грызунов — уровень основных типов местообитания, выделенных по морфологии экосистем и доминирующими ценозообразователям (всего 7 типов местообитаний).

Pianka similarity index.

	Apl	Asy	Cgl	Cru	Mag	Tsu	Mar	Moe	Sbe
Apl	1	0.086	0.864	0.060	0.057	0.011	0.002	0.001	0.012
Asy	0.327	1	0.511	0.455	0.605	0.859	0.609	0.529	0.598
Cgl	0.853	0.353	1	0.363	0.297	0.347	0.240	0.082	0.269
Cru	0.330	0.255	0.275	1	0.636	0.242	0.122	0.118	0.606
Mag	0.277	0.491	0.280	0.574	1	0.381	0.007	0.759	0.511
Tsu	0.372	0.789	0.433	0.341	0.470	0.255	0.899	0.366	0.211
Mar	0.428	0.733	0.481	0.377	0.352	0.828	1	0.000	0.001
Moe	0.438	0.667	0.352	0.390	0.768	0.584	0.429	1	0.488
Sbe	0.349	0.596	0.299	0.595	0.558	0.399	0.331	0.646	1

Percentage similarity index.

	Apl	Asy	Cgl	Cru	Mag	Tsu	Mar	Moe	Sbe
Apl	1	0.115	0.536	0.120	0.120	0.063	0.017	0.005	0.056
Asy	0.308	1	0.543	0.477	0.474	0.714	0.296	0.248	0.501
Cgl	0.794	0.494	1	0.472	0.343	0.362	0.133	0.045	0.281
Cru	0.335	0.358	0.354	1	0.581	0.306	0.074	0.062	0.478
Mag	0.397	0.470	0.301	0.650	1	0.435	0.017	0.409	0.510
Tsu	0.357	0.843	0.433	0.346	0.563	1	0.582	0.235	0.332
Mar	0.422	0.720	0.458	0.379	0.361	0.870	1	0.005	0.017
Moe	0.428	0.649	0.355	0.410	0.790	0.576	0.433	1	0.291
Sbe	0.351	0.556	0.284	0.552	0.705	0.472	0.360	0.602	1

Выше диагонали – нетрансформированные матрицы, ниже диагонали – трансформированные матрицы.

Выделенные утолщенные цифры – индексы для видов одного биологического типа (рода).

Для расшифровки сокращений латинских названий мышевидных грызунов – см. Приложение 1.

В данном варианте расчетов около 2300 описаний растительности были сгруппированы по 7 основным типам местообитаний на основе структурно отличающихся стадий сукцессии (открытые местообитания, вторичные леса и первичные леса) и доминированию тех или иных лесообразующих пород: сухие верещатники и гари, сосновые леса, вторичные лиственные леса, ельники, клиакская дубрава, луга и поля

Литература

1. Аверьянов Л.В., Кудрявцева Е.П. 1987. Материалы по флоре и растительности Сейшельских островов. Рукопись деп. в ВИНИТИ 19.11.87, № 8197-B87 143 с.
2. Азовский А.И. 1990. Таксономическое родство, морфологического сходство и экологическая близость видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. Т. 69. № 5. С.5–16.
3. Азовский А.И. 1993. ECOS 1.3 – Проблемно-ориентированный пакет программ для анализа данных в экологии сообществ (Руководство пользователя). М.: Биологический ф-т МГУ. 45 с.
4. Акклиматизация охотничьи-промышленных зверей и птиц в СССР. 1973. Киров: Волго-Вятское книжное изд-во. 536 с.
5. Атлас малонарушенных лесных территорий России. 2003. М.: изд-во МСо-ЭС. 187 с.
6. Базилевич Н.И. 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 294 с.
7. Барков И.С., Жерихин В.В., Раутян А.С. 1996. Проблемы эволюции биологического разнообразия // Журн. общ. биол. Т.57. № 2. С.14–39.
8. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. 1989. Экология: особи, популяции и сообщества. Т.2. М.: Мир. 477 с.
9. Боголюбов А.С. 1986. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синички стаи в лесах Подмосковья // Зоол. журн. Т. 65. № 11. С. 1664–1674.
10. Большаков В.Н., Добринский Л.Н., Кубанцев Б.С., Ищенко В.Г., Оленев Г.В., Горчаковский П.Л., Садыков О.Ф., Безяев В.С. 1991. Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М.: Наука. 276 с.
11. Борейко В.Е., Симонов Е.А. 1996. Почему и зачем мы охраняем дикую природу? // Охрана дикой природы. № 6. С.10–11.
12. Брайант Д., Нильсен Д., Тингли Л. 1997. Последние неосвоенные леса: Экологические и экономические системы, балансирующие на грани. Washington (DC): World Resource Institute Publ. 42 р.
13. Бычков В.А. 1991. Целевая программа по восстановлению функциональной целостности высокопродуктивной морской экосистемы методом экологической инженерии (проект «Дюгонь») // Проблемы защиты окружающей среды и рационального природопользования в связи с перспективами социально-экономического развития Сахалина и Дальнего Востока. Южно-Сахалинск –М. С. 48–49.
14. Вахрушев А.А. 1988. Начальные этапы формирования сообществ на примере синантропизации птиц // Эволюционные исследования. Вавиловские темы. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 34–46.
15. Вахрушев А.А., Раутян А.С. 1993. Исторический подход к экологии сообществ // Журн. общ. биол. Т. 54. № 5. С.532–553.
16. Верховская Н.Б. 1988. Мамонтовые экосистемы и причины их исчезновения // Журн. общ. биол. Т. 49. № 1. С.70–83.

17. Владышевский А.Д., 1979. Значение фактора беспокойства для птиц // Миграции и экология птиц Сибири. Якутск. С.131–132.
18. Владышевский А.Д., Владышевский Д.В. 1980. Адаптации поведения птиц и млекопитающих к фактору беспокойства // Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука. С.94–103.
19. Владышевский Д.В. 1980. Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск: Наука. 264 с.
20. Волков В.А. 1983. Влияние изменений условий среды на соотношение видов мышевидных грызунов в экосистемах коренных еловых лесов южной тайги // Грызуны: Мат-лы VI Всес. совещ. Л.: Наука. С.481–482.
21. Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. 1984. Широкая изменчивость хромосом и вспышки хромосомного видеообразования в сейсмически активных районах // Докл. АН СССР. Т.277. № 1. С.214–218.
22. Гаузе Г.Ф. 1934. Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* / / Зоол. журн. Т.13. № 1. С.1–16.
23. Гинеев А.М. Особенности экологии енота-полоскуна, способствующие его успешной акклиматизации в антропогенных ландшафтах // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всес. совещ. Часть 1. М. С.241–242.
24. Глазов М.В., Кручинна С.Н., Войчик А.В. 1986. Население почвообитающих беспозвоночных в экосистемах ельников Валдая // Структура и функционирование экосистем южной тайги. М.: Ин-т географии АН СССР. С.243–261.
25. Горшков В.Г. 1990. Устойчивость и эволюция биологических видов и сообществ биосферы. // Докл. АН СССР. Т.311. № 6. С.1512–1514.
26. Горшков В.Г. 1991. Экологическая и экономическая ценность девственной природы // Докл. АН СССР. Т.318. № 6. С.1507–1510.
27. Горшков В.Г. 1995. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНИТИ. 472 с.
28. Горшков В.Г., Кондратьев К.Я., Лосев К.С. 1994. Природная биологическая регуляция окружающей среды // Изв. Русск. геогр. о-ва. Вып. 6. С.17–23.
29. Гребенщикова О.С. 1979. Регулирование развития травяных экосистем в заповедных условиях // Опыт работы и задачи заповедников СССР. М.: Наука. С.123–129.
30. Гришина Л.А., Коротков К.О. 1976. Структура населения и биомасса крупных почвенных беспозвоночных ельников и сосновых Валдая // Почвы и продуктивность растительных сообществ. Вып.3. М.: МГУ. С.114–139.
31. Дзыбов Д.С. 2001. Метод агростепей: Ускоренное восстановление природной растительности: Методическое пособие. Саратов: Науч. книга. 40 с.
32. Дзыбов Д.С., Куприянова Н.Б., Меремкулов М.М., Адилов М.Э. 1991. О ценоцидном эффекте и его практическом использовании // Мат-лы Всес. совещ. "Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности" (Ижевск, сентябрь 1988). Ижевск. С.51–56.
33. Диух Я.П. 1984. Роль абиотического фактора в эволюции фитоценотических систем // Макроэволюция. Мат-лы I-й Всес. конф. по проблемам эволю-

- ции. М.: Наука. С.150–151.
34. Динесман Л.Г., Соколов В.Е., Шилов И.А. 1971 Значение позвоночных животных в биосфере // Биосфера и ее ресурсы. М.: Наука. С.181–193.
 35. Докучаев Н.Е. 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука. 160 с.
 36. Докучаев Н.Е. 1996. Бурозубки северо-восточной Азии и сопредельных территорий (биология, систематика, четвертичая история). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. д. биол. н. Владивосток: ИБПС ДВО РАН. 63 с.
 37. Дыренков С.А., Голгофская К.Ю., Немцев А.С. 1990. Влияние зубров Кавказского государственного биосферного заповедника на лесную растительность: биогенные сукцессии // Общие проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С.231–252.
 38. Емельянов И.Г. 1999. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев. 168 с.
 39. Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (тракхейные и хелициеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.165. 198 с.
 40. Жерихин В.В. 1979. Использование палеонтологических данных в экологическом прогиозировании // Экологическое прогиозирование. М.: Наука. С.113–132.
 41. Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–12.
 42. Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.–М.: Институт географии РАН. С.29–49.
 43. Жерихин В.В. 1997. Основные закономерности филоценогенетических процессов. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. д. биол. н. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 80 с.
 44. Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 542 с.
 45. Жигарев И.А. 1993. Закономерности рекреационных нарушений фитоценозов // Усп. соврем. биол. Т.113. Вып.5. С.564–575.
 46. Загороднюк И.В. 1992. Географическое распространение и уровни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР // Зоол. журн. Т.71. № 2. С.86–97.
 47. Злотин Р.И., Ясный Е.В. 1992. Глобальная деградация биологического разнообразия. // Изв. РАН, Сер. геогр. № 2. С.76–88.
 48. Ивантер Э.В., Макаров А.М. 1994. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов // Зоол. журн. Т.73. № 9. С.124–138.
 49. Ижевский С.С. 1990. Чужеземные вредители растений в СССР // Защита растений. № 8. С.30–32.
 50. Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Панфилов Д.В. 1980. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М.: Наука. 226 с.
 51. Истомин А.В. 1990. Особенности распространения и биологии подземной

- полевки на северо-востоке ареала // Вестник зоологии. № 3. С.61–63.
52. Калакуцкий Л.В. 1991. Перспективы создания глобальной информационной системы по интродукции организмов // Микробиология. Т.60. № 3. С.571–572.
53. Каландадзе Н.Н., Раутян А.С. 1992. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: Подходы к изучению и сохранению. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С.65–80.
54. Каландадзе Н.Н., Раутян А.С. 1993. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосфера. М.: Наука. С.60–95.
55. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность). 1981. Л.: Наука. 456 с.
56. Ковальковский С.Ю. 1983. Фактор беспокойства, исследовательский пресс и работы по программе «Фауна» // Направления и методы работы по программе «Фауна». Пущино: НЦ БИ АН СССР. С.57–67.
57. Колонин Г.В., Герасимов С.М., Морозов В.Н. 1992. Биологическое загрязнение (К конференции ООН по окружающей среде и развитию (UNCED), Бразилия, 1992) // Экология. № 2. С.89–94.
58. Конвенция о биологическом разнообразии. Текст и приложения, 1995. Geneva: The Interim Secretariat for the Convention on Biological Diversity. 34 с.
59. Кондратьев К.Я., Лосев К.С., Ананичева М.Д., Чесноков М.Д. 2002. Баланс углерода, роль биоты и стоимость экосистем // Изв. РАН, Серия геогр. № 4. С.7–17.
60. Корнеев А.П. 1954. Енотовидная собака на Украине // Тр. Зоол. муз. Киевск. гос. ун-та. № 4. С.13–72.
61. Красилов В.А. 1969 Филогения и систематика. // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.
62. Красилов В.А. 1986. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 140 с.
63. Красилов В.А. 1987. Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. № 3. С.9–15.
64. Красилов В.А. 1990 Эволюция биосферы и биосферизм // Вестник ДВО АН СССР. № 1. С.87–88.
65. Краснитский А.М. 1983. Проблемы заповедного дела. М.: Лесная промышленность. 191 с.
66. Красовский Л.И. 1965. Взаимоотношения тростника *Phragmites communis* и ондатры *Ondatra zibethicus* в озерах Барабинской лесостепи // Бот. журн. Т.50. № 7. С.974–977.
67. Красовский Л.И., Чащухин В.А. 1974. Кислородный режим корневищ тростника обыкновенного // Физиология растений. Т.21. Вып.2. С.315–319.
68. Кузнецов Г.В., Лозинов Г.Л., Михайлин А.П. 1985. Изъятие рыжей полевкой листовой поверхности травянистых растений широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С.157–165.

69. Кузнецов Г.В., Михайлин А.П. 1985. Особенности питания и динамики численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С.126–156.
70. Куприянова И.Ф., Красинская М.И., Агаджанян А.К. 1992. Изменчивость краинометрических параметров землероек рода *Sorex* по материалам Европейского Севера // 1-е Всес. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих (4–7 февр. 1992 г., Новосибирск). М.: АН СССР. С.92–93.
71. Левченко В.Ф. 1986. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту. С.22–23.
72. Левченко В.Ф. 1993. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука. 384 с.
73. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986. Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // Физика: Проблемы, история, люди. Л. С.102–142.
74. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. Т. 51. № 5. С.619–631.
75. Литус И.Е. 1986. Акклиматизация диких животных. Киев: Урожай. 186 с.
76. Луговой А.Е. 1979. О лесостепе и автохтонности его населения птиц // 7-я Всес. зоогеогр. конф. М.: Наука. С.139–141.
77. Луговой А.Е. 1994. О самостоятельности лесостепного комплекса птиц // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.99. № 2. С.10–19.
78. Любичев А.А. 1982. О форме естественной системы организмов // А.А.Любичев. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука. С.24–36.
79. Макрушин. А.В. 1971. Дафния — спутник человека // Природа. № 7. С.101.
80. Малышев Л.И. 1981. Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Биол. н. № 3. С.5–20.
81. Мартынов А.С., Артиков В.В., Виноградов В.Г. 2000. Куда направлять средства? // Использование и охрана природных ресурсов в России. № 8. С.83–95.
82. Масляков В.Ю. 2000. Эколо-географические особенности инвазий видов-интродуцентов на территории России. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. геогр. н. М.: ин-т географии РАН. 30 с.
83. Матюшкин Е.Н. 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. Т.55. № 9. С.1277–1291.
84. Матюшкин Е.Н. 1982. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука. С.69–80.
85. Мейен С.В. 1987. География макроэволюции у высших растений. // Журн. общ. биол. Т.48. № 3. С.291–310.
86. Миркин Б.М. 1984. О парадигмах в фитоценологии // Журн. общ. биол. Т. 45. № 6. С.3–12.
87. Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 137 с.

88. Миркин Б.М. 1989. Об антропогенной эволюции растительности. // Экосистемные исследования: Историко-методологические аспекты. Владивосток: ДВО АН СССР. С.94–106.
89. Надеждина Е.С. 1978. Рекреационная дигрессия лесных биогеоценозов // Влияние массового туризма на биоценозы леса. М.: МГУ. С.35–44.
90. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: определитель. 1984. М.: Наука. 358 с.
91. Насимович А.А. 1979. Основные подходы к управлению экосистемами в заповедниках // Опыт работы и задачи заповедников СССР. М.: Наука. С.106–112.
92. Насимович А.А. 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака: размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука. С.116–145.
93. Нестеренко В.В. 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 173 с.
94. Обзор национальных приоритетов России в сфере деятельности, приоритетных для ГЭФ, и их регионального распределения на основе объективных индикаторов. Методические материалы для территориальных органов МПР России. 2002.
95. Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
96. Оуэн О.С. 1977. Охрана природных ресурсов. М.: Колос. 416 с.
97. Переладова О.Б. 2001. Возрождение тарпана // Степной бюллетень. № 10. С.36–37.
98. Печуркин Н.С. 1982. Энергетические аспекты развития надорганизмных систем. Новосибирск: Наука. 113 с.
99. Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
100. Пучков П.В. 1991. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 1 // Вестн. зоол. № 5. С.45–53.
101. Пучков П.В. 1992а. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 2. Преобразование среды гигантскими фитофагами // Вестн. зоол. № 1. С.58–66.
102. Пучков П.В. 1992б. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщение 3. Перепромысел, «недопромысел» и другие факторы // Вестн. зоол. № 4. С.73–81.
103. Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 231 с.
104. Разумовский С.М., 1999. Избранные труды. М.: КМК Scientific Press. 560 с.
105. Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С.46–64.
106. Расницын А.П. 1988. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С.191–207.
107. Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т.73. СПб. 108 с.

108. Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы // Природа. № 5. С.82–91.
109. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.-Л.: Наука. 254 с.
110. Рымпинская Е.И., Фоменков А.Н. 1989. К адаптации енота-полоскуна (*Procyon lotor* L.) в условиях Белоруссии // Динамика зооценозов, проблемы охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. 6-й зоол. конф., Витебск, 19–21 сент., 1989. Минск. С.218–219.
111. Самусенко Э.Г. 1958. О взаимоотношениях ондатры, волчаной крысы и полевки-экономки // Бюллетень Института биологии АН БССР за 1957. Вып.3. С.259–264.
112. Свиржев Ю.М. 1989. Коэволюция человека и биосферы: современная глобалистика и концепции русской классической школы // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука. С.254–264.
113. Симкин Г.Н. 1969. Явление жизни и функциональная организация биологических макросистем // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.74. № 3. С.158–160.
114. Система финансирования охраны живой природы в России (анализ и базы данных по экологическим проектам). 2002. М.: Издательский дом «Страховое ревю». 149 с.
115. Скворцов А.К., Долгачева В.С. 1984. Естественная межвидовая гибридизация у пупавок (*Anthemis*, *Asteraceae*) в горах Крыма // Макроэволюция. Мат-лы 1-й Всес. конф. по проблемам эволюции. М.: Наука. С.36–37.
116. Смирнов В.В., Шварц Е.А. 1995. Биоценотические последствия интродукции ондатры на территории Евразии. Постановка проблемы // Экосистемы Севера: структура, адаптации, устойчивость. Мат-лы совещ. М. С.243–256.
117. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. 1990. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пущино: НЦБИ АН СССР. 92 с.
118. Соколов В.Е., Букварева Е.Н., Алещенко Г.М., Чабовский А.В. 1995. Принципы разработки программ сохранения биологического разнообразия // Вестн. РАН. Т.65. № 7. С.631–640.
119. Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрина Г.Д. 1997. Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К. 575 стр.
120. Стародубцева Е.А. 1999. Сосудистые растения Воронежского заповедника. М.: Комиссия РАН по заповедному делу. 96 с.
121. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. 1999. / Под ред. О.В. Смирновой и Е.С. Шапошникова. СПб.: Русск. ботанич. о-во. 549 с.
122. Теоретические основы биологической борьбы с амброзией. 1989. Л.: Наука. 239 с.
123. Терновский Д.В. 1977. Биология куницеобразных (Mustelidae). Новосибирск: Наука. 280 с.

124. Тимм У. 1990. Об изменениях ареалов некоторых насекомоядных и грызунов в Эстонии // 5-й Съезд Всес. териол. о-ва АН СССР. Т.1. М.: Всес. териол. о-во АН СССР. С.147–148.
125. Тишков А.А. 1990. Динамика заповедных экосистем и проблемы сохранения ценофонда // Заповедники СССР: их настоящее и будущее. Ч.1. М. С.179–182.
126. Тишков А.А., Масляков В.Ю., Царевская Н.Г. 1995. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биogeографические последствия) // Изв. РАН, Сер. геогр. № 4. С.74–85.
127. Туманов И.Л., Зверев Е.Л. 1986. Современное распространение и численность европейской норки (*Mustela lutreola*) в СССР // Зоол. журн. Т.65. № 3. С.426–435.
128. Уиттекер Р.Х. 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
129. Фокс Р. 1992. Энергия и эволюция жизни на Земле. М.: Мир. 216 с.
130. Ходашова К.С., Елисеева В.И. 1992. Землеройки в экосистемах Центральной лесостепи Русской равнины. М.: Наука. 112 с.
131. Чащухин В.А. 1975а. О кормовых растениях ондатры в Евразии и Северной Америке // Сб. науч.-тех. инф. ВНИИОЗ “Охота, пушнина, дичь”. Вып.49–50. С.108–110
132. Чащухин В.А. 1975б. Воздействие ондатры на водную растительность // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.80. Вып.6. С.21–28.
133. Чащухин В.А. 1979. Механизмы влияния ондатры на водные макрофиты. Дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: ЦЛОП МСХ СССР.
134. Чернов Ю.И. 1982. О путях и источниках формирования фауны мелких островов Океании // Журн. общ. биол. Т.43. № 1. С.35–47.
135. Чернышев Н.В., Демин Д.В. 1992. Данные по экспериментальному кормлению буровузубок в неволе // 1-е Всес. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих (4–7 февраля 1992 г., Новосибирск). М.: АН СССР. С.164–165.
136. Чесноков Н.И. 1989. Дикие животные меняют адреса. М.: Мысль. 219 с.
137. Шапошников Г.Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. Т.44. Вып.1. С.3–25.
138. Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Т.39. № 1. С.15–33.
139. Шварц Е.А. 1985. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.90. Вып.3. С.25–31.
140. Шварц Е.А. 1987а. Зональный лесостепной териокомплекс и зоогеографические тенденции, связанные с антропогенным преобразованием территории европейской части СССР // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всес. совещ. М. Ч.1. С.53–55.
141. Шварц Е.А. 1987б. Эколого-географические закономерности формирования комплексов мелких млекопитающих лесных экосистем умеренного пояса Ев-

- разии. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. геогр. н. М.: Ин-т географии АН СССР. 23 с.
142. Шварц Е.А. 1988. Конвергенция ареалогической структуры фаунистических комплексов мышевидных грызунов умеренного пояса Евразии и Северной Америки // Проблемы макроэволюции. М: Наука. С. 132–133.
 143. Шварц Е.А. 1989. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии // Fauna и экология грызунов. Вып. 17. М.: изд-во МГУ. С.114–135.
 144. Шварц Е.А. 1990. Роль синэкологических закономерностей организации биотических сообществ в ограничении биологического разнообразия // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Фрунзе: Илим. С.149–150.
 145. Шварц Е.А. 1992. Проблеми акліматизації та реакліматизації // Охорона тваринного світу. Київ: Урожай. С.85–92 (на укр. яз.).
 146. Шварц Е.А. 1997. Экологические сети в северной Евразии: шанс для биоразнообразия или новый самообман? // Принципы формирования сети особы охраняемых природных территорий Белгородской области: Мат-лы науч.-практ. конф. Белгород: Везелица. Ч. 1. С.38.
 147. Шварц Е.А. 1998а. Экологические сети в северной Евразии // Известия РАН. Сер. геогр. № 4. С.10–15.
 148. Шварц Е.А. 1998б. Степи Евразии получили более высокий приоритет в стратегии Российской программы Всемирного фонда дикой природы на 1998–2001 // Степной бюллетень. № 2. стр. 62–63.
 149. Шварц Е.А. 1999. Новая трехлетняя стратегия деятельности Российской программы Всемирного фонда дикой природы (1999–2001) // Охрана дикой природы, № 3 (14). С.38–43.
 150. Шварц Е.А. 2002а. Предстоящий саммит в Иоганнесбурге: что может сделать Россия?// Полис (Политические исследования). № 2. С.136–146
 151. Шварц Е.А. 2002б. Проект Всемирного фонда дикой природы (WWF) «Обеспечение долгосрочного сохранения и устойчивого использования биоразнообразия Алтае-Саянского экорегиона» // Горы Алтая — трансграничная биосферная территория устойчивого развития. Новосибирск: изд-во СО РАН. С.131–142
 152. Шварц Е.А. 2003а. Эколого-географические проблемы сохранения природного биоразнообразия россии. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. д. геогр. н. М. 49 с.
 153. Шварц Е.А. 2003б. Экологические обоснования приоритетов сохранения биоразнообразия. // Использование и охрана природных ресурсов в России. № 6. С. 74–82.
 154. Шварц Е.А., Шестаков А.С. 2002. Охраняемые природные территории: вклад в устойчивое развитие России // Переход к устойчивому развитию: глобальный, региональный и локальный уровни. Зарубежный опыт и проблемы России. М.: изд-во КМК. С.287–297.
 155. Шварц Е.А., Белоновская Е.А., Второв И.П., Морозова О.В. 1993а. Интродуцированные виды и концепция биоценотических кризисов // Усп. соврем. биол. Т.113. Вып.4. С.387–401.

156. Шварц Е.А., Белоновская Е.А., Второв И.П., Морозова О.В. 1993б. Аитро-погенное загрязнение биоты и концепция биоценотических кризисов // Изв. РАН, Сер. геогр. № 5. С.40–52.
157. Шварц Е.А., Вайсфельд М.В., 1993. Проблема сохранения исчезающих видов животных и острова (к итогам дискуссии об акклиматизации европейской норки (*Mustela lutreola*) на острове Кунашир) // Усп. соврем. биол. Т.113. Вып. 1. С.46–59.
158. Шварц Е.А., Демин Д.В. 1986. О факторах существования родственных видов в местах симпатрии ареалов (на примере Soricidae) // Докл. АН СССР. Т.289. № 1. С.253–256.
159. Шварц Е.А., Демин Д.В., Замолодчиков Д.Г. 1992а. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса (На примере Валдайской возвышенности). М.: Наука. 127 с.
160. Шварц Е.А., Демин Д.В., Глазов М.В., Замолодчиков Д.Г. 1992б. Организация населения землероек лесов умеренного пояса Евразии и влияние на нее структуры населения почвенной мезофауны // Докл. РАН. Т.322. № 2. С.427–431.
161. Шварц Е.А., Замолодчиков Д.Г. 1991. Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоол. журн. Т.79. № 4. С.113–124.
162. Шварц Е.А., Хейфец О.А., Морозова О.В., Волков А.Е., Кожаринов А.В., Кревер В.Г., Лысенко И.Г., Пушкарев С.В. 1996а. Видовое богатство наземных позвоночных и высших растений в государственных заповедниках бывшего СССР // Усп. соврем. биол. Т.116. № 6. С.645–672.
163. Шварц Е.А., Пушкарев С.В., Кревер В.Г., Островский М.А. 1996б. География видового богатства млекопитающих Северной Евразии (на примере территории бывшего СССР) // Докл. РАН. Т.346. № 5. С.682–686.
164. Шварц Е.А., Чернышев Н.В., Попов И.Ю. 1986. Оценка роли землероек бурозубок в ельниках-кисличниках Валдая // Изучение воздействия биотических и абиотических факторов на флору и фауну СССР. Докл. Моск. о-ва испыт. прир., 1984. Зоология и ботаника. М.: Наука. С.82–85.
165. Шварц Е.А., Шефтель Б.И. 1990. Экологическая ординация в геоэкологических исследованиях // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. С.3–15.
166. Шефтель Б.И. 1990. Анализ пространственного распределения землероек в средней Енисейской тайге // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. С.15–32.
167. Шубникова О.Н. 1978. О причинах изменения численности европейской норки и перспективах дальнейшего использования ее поголовья // Сб. научн. тр. конф. „Пути и методы рациональной эксплуатации и повышения производительности охотничьих угодий. Тез. докл. М. С.30–32.
168. Шубникова О.Н. 1982. К итогам натурализации американской норки (*Mustela vison* Briss.) в РСФСР и проблема ее взаимоотношений сaborигенным видом (*Mustela lutreola* L.) // Промысловые звери РСФСР (пространственные

- и временные изменения населения). Сб. научн. трудов ЦНИИЛ Главохоты РСФСР. М.: Наука. С. 64–90.
169. Щипанов Н.А. 1992. Современные принципы охраны животного мира: задачи, подходы, концепции. Наземные позвоночные // Усп. соврем. биол. Т.112. № 5–6. С.643–660.
 170. Элтон Ч.С. 1960. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во Иностранной литературы. 230 с.
 171. Юдин Б.С. 1962. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Новосибирск: изд-во СО АН СССР. Вып.8. С.33–134
 172. Яблоков А.В. 1990. Ядовитая приправа. М.: Мысль. 125 с.
 173. Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турбанова С.А. 2001. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис Россия. 75 с.
 174. Andersson L., Appelqvist T. 1990. The influence of the Pleistocene megafauna on the nemoral and the boreonemoral ecosystems // Svensk. Bot. Tidskr. Vol.84. P.355–368.
 175. Andren H., Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: experimental evidence // Ecology. Vol.69. P.544–547.
 176. Aplet G.H. 1990. Alteration of earthworm community biomass by the alien *Myriocara faya* in Hawai'i // Oecologia. Vol. 82. P. 414–416.
 177. Aplet G.H., Anderson S.J., Stone C.P. 1991. Association between feral pig disturbance and the composition of some alien plant assemblages in Hawaii Volcanoes National Park // Vegetatio. Vol. 95. No.1. P.55–62.
 178. Atlas of Russia's intact forest landscapes. 2002. Moscow. 186 pp.
 179. Azovsky A.I. 1992. Co-occurrence of congeneric species of marine ciliates and the competitive exclusion principle: the effect of scale // Russian J. Aquatic Ecol. Vol.1. No.1. P.49–59.
 180. Azovsky A.I. 1996. The effect of scale on congeners coexistence: can mollusks and polychaetes reconcile beetles to ciliates // Oikos. Vol.77. No.1. P.117–126.
 181. Azovsky A.I. 2000. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? // Web Ecology. Vol.1. No.1. P.28–34
 182. Barbour M.G., Pavlik B.M. 1990. Invasive species as a factor in "dieback" of dune vegetation // 5th International congress of ecology. Yokohama, August 23–30, 1990. Yokohama. P.58.
 183. Bates M. 1956. Man as an agent in the spread of organisms // W.L. Thomas et al. (eds.). Man's role in changing the face of the Earth. Chicago: Cambridge University Press. P.788–804.
 184. Berg A., Ehnström B., Gustafsson L., Hallinbäck N., Jonsell M., Weslien J. 1994. Threatened plant, animal and fungus species in Swedish forests — distribution and habitat associations // Conserv. Biol. Vol.8. P.718–731.
 185. Biogeography of Mediterranean invasions. 1991. / R.H. Groves, E. di Castri (eds.). Cambridge University Press. 485 p.
 186. Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. 1990. / F. Di Castri et al. (eds.). Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. (Monogr. Biol., Vol.65). 463 p.
 187. Biological invasions: a global perspective. 1989. / J.A. Drake et al. (eds.). SCOPE

37. New York: Wiley. 525 p.
188. Bligny R., Dorne A.-J., Joyard J., Douce R. 1990. Queiques observations sur la flore et sur la faune des îles de Kerguelen // Bull. soc. dauphinoise etu. biol. et prot. nature. No.18. P.23-28.
189. Bond W.J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence // Biol. J. Linn. Soc. 1989. Vol.36. No.3. P. 227-249.
190. Brothers T.S., Spingarm A. 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests // Conservation biology. Vol.6. No.1. P.91-100.
191. Brown J.H. 1981. Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity // American Zoologist. Vol.21. No.4. P.877-888.
192. Brown J.H. 1995. Macroecology. Chicago and London: The University of Chicago Press. 269 pp.
193. Buckley R.C. 1981. Alien plants in central Australia // Bot. J. Linn. Soc. Vol.82. P.369-379.
194. Burkovsky I.V., Azovsky A.I., Mokievsky V.O. 1994. Scaling in benthos: from macrofauna to microfauna // Archiv fur Hydrobiologie. Vol.99. No.4. P.517-535.
195. Bush G.L. 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae) // Evolution. Vol.23. P.237-251.
196. Case T.J. 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition // Biol. J. Linn. Soc. Vol.42. P.239-266.
197. Castri di F. 1990. On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity // F. di Castri et al. (eds.). Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. 1990. Vol.10. P.3-16.
198. Churchfield S.J., Nesterenko V.A., Shvarts E.A. 1999. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East // J. Zool., London. Vol.248. P.349-359.
199. Churchfield S.J., Sheftel B.I., Moraleva N.V., Shvarts E.A. 1997. Habitat occurrence and prey distribution of a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // J. Zool., London. Vol.241. P.55-71.
200. Coblenz B.E. 1990. Exotic organisms: a dilemma for conservation biology // Conservation biology. Vol.4. No.3. P.261-265.
201. Crawley M.J. 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions // Studies in Ecology. Vol.10. Oxford: Blackwell. 437 p.
202. D'Antonio C.M. 1990. Sees production and dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of Central California // J. Applied Ecol. Vol.27. No.2. P.693-702.
203. Den Boer P.J. 1985. Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypotheses // Zeitschrift fuer zoologische Systematik und Evolutionforschung. Vol.23. No.4. P.259-274.
204. Den Boer P.J. 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species // Netherlands J. Zool. Vol.30. P.278-306.

205. Den Boer P.J. 1986. The present status of the competitive exclusion principle // TREE (Trends in Ecology and Evolution). Vol.1. No.1. P.25–28.
206. Doube B.M., Wardhaugh K.C. 1991. Habitat associations and niche partitioning in an island dung beetle community // Acta oecol. Vol.12. No.4. P.451–459.
207. Doyle J.A. 1977. Patterns of evolution in early angiosperms // A. Hallam (ed.). Patterns of evolution as illustrated by the fossil record. Amsterdam: Elsevier. P.501–546.
208. Doyle J.A., Hickey L.J. 1976. Pollen and leaves from Mid. Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution // C.B. Beck (ed.). Origin and early evolution of angiosperms. NY: Columbia Univ. Press. P.139–206.
209. Ebenhard T. 1988. Introduced birds and mammals and their ecological effects // Swedish wildlife research. Vol.13. No.4. 107 p.
210. Ecological communities: conceptual issues and the evidence, 1984. Princeton: Princeton University Press. 613 pp.
211. Ecology of biological invasion. 1986. / R.H. Groves, J. Burdon (eds.). Canberra: Austral. Academy of Sci. 166 pp.
212. Ecology of biological invasion in the tropics. 1991. / P.S. Ramakrishnan (ed.). New Delhi, India. 195 pp.
213. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. 1986. / H.G. Baker, H.A. Mooney (eds.). New York: Springer-Verlag. 321 pp.
214. Elton C.S. 1946. Competition and the structure of ecological communities // J. Animal Ecol. Vol.15. No.1. P.54–68.
215. Fosberg R.F. 1990. The vegetation of the Society Islands // 5th International congress of ecology. Yokohama, August 23–30, 1990. Yokohama. P. 141.
216. Fox B.J. 1989. Small-mammal community pattern in Australian heathland: A taxonomically-based rule for species assembly // Morris D.W., Abramsky Z., Fox B.J., Willig M.R. (eds.). Patterns in the structure of mammalian communities. Spec. Publ. No. 28 of The Museum, Texas Tech. University, Lubbock, TX. P.91–103.
217. Fox B.J., Kirkland G.L., Jr. 1992. North American soricid communities follow an Australian small mammal assembly rule // Journal of Mammalogy. Vol.73. P.491–503.
218. Fox B.J., Brown J.H. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities // Oikos. Vol.67. P.358–370.
219. Gause G.F. 1972. The struggle for existence. Dover; NY. 163 pp.
220. Gorshkov V.G., Gorshkov V.V., Makarieva A.M. 2000. Biotic regulation of the environment: Key issue of Global Change. Springer-Verlag. 320 pp.
221. Hall R.E. 1981. The mammals of North America. NY: John Wiley & Sons. 1181 + 90 pp.
222. Hamann O. 1984. Changes and threats to the vegetation // Key environment: Galapagos. Oxford et al. P.115–131.
223. Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J., Ohmann J.L. 1991. Conserving biodiversity in managed forests // BioScience. Vol.41. P.382–392.
224. Harris L.D. 1984. The fragmented forest. Island biogeographic theory and the preservation of biotic diversity. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. 211 pp.

225. Harris L.D. 1988. Edge effects and conservation of biotic diversity // Conservation Biology. Vol.2. P.330–332.
226. Hengeveld R. 1988. Mechanisms of biological invasions // J. Biogeogr. Vol.15. No.5–6. P.819–828.
227. Herbold B., Moyle P.B. 1986. Introduced species and vacant niches // American Naturalist. Vol.128. No.5. P.751–760.
228. Hobbs R.J., Atkins L. 1991. Interactions between annuals and woody perennials in a Western Australian nature reserve // J. Veget. Sci. Vol.2. No.5. P.643–654.
229. Hoekstra T.W., Allen T.E.H., Flather C.H. 1991. Implicit scaling in ecological research: on when to make studies of mice and men // BioScience. Vol. 41. P.148–154.
230. Hughes R.D. 1975. Introduced dung beetles and Australian pasture ecosystems // J. App. Ecol. Vol.12. P.819–837.
231. Huston M.A. 1994. Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge. NY, Melbourne: Cambridge University Press. 681 pp.
232. Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? // Amer. Nat. Vol. 93. No.870. P.145–159.
233. Jackson D.A., Somers K.M., Harvey H.H. 1989. Similarity coefficients: measures of co-occurrence and association or simply measures of occurrence? // Amer. Nat. Vol.133. P.436–453.
234. Jolion J.C. 1987. Les phanerogames adventices sur l'île Amsterdam // Com. nat. fr. rech. antarc. No.58. P.183–188.
235. Kent R.B. 1989. The African honeybee in Peru: an insect invader and its impact on beekeeping // Appl. Geogr. Vol.9. No.4. P.237–257.
236. King C. 1984. Immigrant killers: introduced predators and the conservation of birds in New Zealand. Auckland, Melbourne, Oxford: Oxford University Press. 224 p.
237. Krassilov V.A. 1978. Late Cretaceous gymnosperms from Sakhalin and the terminal Cretaceous event // Paleontology. Vol.21. P.893–905.
238. Krebs C.J. 1989. Ecological methodology. NY: Harper and Row Publishers. 643 pp.
239. Kurten B. 1965. The carnivora of the Palestine caves // Acta Zool. Fennica. Vol. 107. P.100–120.
240. Lammers G.W., Zadelhoff F.J., van. 1996. The Dutch national ecological network. // P. Nowicki, G. Bennett, D. Middleton, S. Rientjes, R. Wolters (eds.). Perspectives on ecological networks. ECNC publications series on Man and Nature. Vol.1. P.93–100.
241. Lawton J., Godfray Ch. 1990. Case of the diffusing squirrels // Nature. Vol.343. No.6259. P.595–596.
242. Lee K.E. 1985. Earthworms: The ecology and relationships with soils and land use. L.: Academic Press.
243. Lever C. 1985. Naturalized mammals of the world. NY: Longman. 342 pp.
244. Lewin R. 1987a. Ecological invasions offer opportunities // Science. Vol.238. P.752–753.

245. Lewin R. 1987b. Domino effect invoked in ice age extinctions // Science. Vol. 238. No.4833. P.1509–1510.
246. Lewis W.M. 1977. Net growth rate through time as an indicator of ecological similarity among phytoplankton species // Ecology. Vol.58. P.149–157.
247. MacArthur R.H. 1965. Patterns of species diversity // Biological Review. Vol. 40. P.510–533.
248. Marchall L.G. 1981. The great American interchange — an invasion induced crisis of South American mammals // M.H. Nitecki (ed.). Biotic crisis in ecological and evolutionary time. New York: Academic Press. P.133–229.
249. Mass F.H. 1985. The knapweed-spurge invasion in Montana and the inland Northwest // Western wildlands. Vol.10. No.4. P.14–19.
250. Mech L.D. 1970. The Wolf: The Ecology and Behaviour of an Endangered Species. American Museum of Natural History, NY: The Natural History Press Garden City.
251. Mikusinski G., Angelstam P. 1997. European woodpeckers and antropogenic habitat change: a review // Vogelwelt, Vol.118. P.277–283.
252. Morat Ph., Jaffre T., Veillon J.-M., Mackee H.S. 1986. Affinites floristiques et considerations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Caledonie // Bull. mus. nat. hist. natur. Vol. B8. No.2. P.133–182.
253. Morris D.W. 1984. Patterns and scale of habitat use in two temperate-zone, small mammals faunas // Can. J. Zool. Vol.62. P.1540–1547.
254. Moulton M.P. 1993. The all-or-none pattern in introduced Hawaiian passeriforms: the role of competition sustained // Amer. nat. Vol.141. No. 1. P.105–119.
255. Niemela J., Spence J.R. 1991. Distribution and abundance of an exotic ground-beetle (*Carabidae*): a test of community impact // Oikos. Vol 62. No.3. P.351–359.
256. Noble I.R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants // J.A. Drake et al. (eds.). Biological invasions: a global perspective. SCOPE 37. NY: Wiley. P.301–313.
257. Noss R.F. 1995. Maintaining ecological integrity in representative reserve networks. WWF Canada/WWF US Discussion Paper. Toronto, Ont., Washington D.C. 77 pp.
258. Nowak E. 1984. Verbreitungs- und Bestandsentwicklung der Marderhundes, *Nyctereutes procyonoides* (Gray, 1834) in Europa // Z. Jagdwiss. Bd 30. H.3. S.137–154.
259. Nyffeler M. 1982. Die ökologische Bedeutung der Spinner in Forst-Ökosystemen, eine Literaturzusammenstellung // Anz. Schädlingsk., Phlanzenschutz, Umweltschutz. Bd 55. H.9. S.134–137.
260. Oksanen L. 1987. Interspecific competition and the structure of bird guilds in boreal Europe: the importance of doing fieldwork in the right season // Trends in Ecology and Evolution. Vol.2. P.376–379.
261. Okutomi K. 1990. The vegetation of the volcano islands, Kita-iwojima, Iwajima, Minami-iwojima, and Marcus island in extreme southern Japan // 5th International congress of ecology. Yokohama, august 23–30, 1990. Yokohama. P.140.
262. Orians G.H. 1986. Site characteristics favoring invasions // H.G. Baker, H.A.

- Mooney (eds.). Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Ecological studies. Vol.58. New York: Springer-Verlag. P.133–148.
263. Owen-Smith N. 1987. Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores // *Paleobiology*. Vol.13. No.3. P.251–362.
264. Pauly D., Christensen V., Guénette, Pitcher T.J., Sumaila U.R., Walters C.J., Watson R., Zeller D. 2002. Towards sustainability in world fisheries // *Nature*. Vol.418. P.689–695.
265. Pianka E.R. 1971. Species diversity // Topics in the study of life: the bio source book. NY: Harper and Row. P.401–406.
266. Pimm S.L. 1991. The balance of Nature? Ecological issues in the conservation of species and communities. Chicago & L.: The University of Chicago Press. 434 pp.
267. Ramakrishnan P.S., Vitousek P.M. 1989. Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions // J.A. Drake et al. (eds.). Biological invasions: a global perspective. SCOPE 37. Wiley, New York. P.281–300.
268. Reynolds J.C. 1985. Details of the geographic replacement of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) by the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Eastern England / / J. Anim. Ecol. Vol.54. P.149–162.
269. Richens R.H., Jeffers J.N.R. 1985. The elms of Wales // *Forestry*. Vol.58. No.1. P.8–25.
270. Rodda G.H. 1992. Loss of native reptiles associated with introductions of exotics in the Mariana islands // *Pacific Science*. Vol.46. No.3. P.399–400.
271. Rose F. 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands // D.H. Brown, D.L. Hawksworth, R.H. Bailey (eds.). Lichen ecology: progress and problems. L.: Academic Press. P.297–307.
272. Sály A. 1984. The production of free living nematodes in the examined habitats of the Stará Lubovňa district // *Ekologia (CSSR)*. Vol.3. No.3. P.233–254.
273. Schröpfer R. 1990. The structure of european small mammals communities // *Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. u. Geogr. d. Tiere* Vol.117. P.355–367.
274. Schröpfer R., Paliocha E. 1989. Zur historischen und rezenten Bestandesänderung der Nerze *Mustela lutreola* (L. 1761) und *Mustela vison* (Schreber 1777) in Europa — eine Hypothesendiscussion // Wiss. Beiträge Martin-Luther-Univ., Halle-Wittenberg Bd. 2. H.39. S.135–145.
275. Schuyler P.T. 1991. Introduced animal species issues: Current Status and Problems including a feasibility study for the establishment of a multidisciplinary introduced animal species center // Tropical Research Institute (TRI) Working Paper No.56. Yale School of Forestry and Environmental Studies. A, 47 p.; B, 214 p.
276. Sheftel B. 1994. I. Spatial distribution of nine species of shrews in the Central Siberian taiga // J.F. Merritt, G.L. Kirkland, Jr., R.K. Rose (eds.). Advances in the Biology of Shrews. Carnegie Museum of Natural History Special Publication No.18, Pittsburgh. P.45–56.
277. Shvarts E., Pushkaryov S., Krever V., Ostrovsky M. 1995. Geography of mammal diversity and searching for ways to predict global changes in biodiversity // *J. Biogeogr.* No.22. P.907–914.
278. Shvarts E.A., Chernyshev N.V., Popov I.Yu. 1997. Do shrews impact on soil invertebrates in Eurasian forests? // *Ecoseience*. Vol.4. No.2. P.158–162.

279. Shvarts E.A., Demin D.V. 1994. Community organization of shrews in temperate zone forests of Northwestern Russia // J.F. Merritt, G.L. Kirkland, Jr., R.K. Rose (eds.). Advances in the Biology of Shrews. Carnegie Museum of Natural History Special Publication No.18, Pittsburgh. P.57–66.
280. Shvarts E.A., Vaisfeld M.A. 1995. Politics and unpredictable consequences of island transfers for the protection of endangered species: an example from Russia (the European mink, *Mustela lutreola*, on Kunashir Island) // J. Roy. Soc. N. Z. Vol.25, No.3. P.313–325.
281. Simberloff D., Boecklen W. 1991. Patterns of extinction in the introduced Hawaiian avifauna: a re-examination of the role of the competition // Amer. Nat. Vol.138. No.2. P.300–327.
282. Simberloff D.S. 1970. Taxonomic diversity of island biotas // Evolution. Vol.24. P.23–47.
283. Smimov V.V., Tretyakov K. 1998. Changes in aquatic plant communities on the island of Valaam due to invasion by the muskrat *Ondatra zibethicus* L. (Rodentia, Mammalia) // Biodiversity and Conservation. Vol.7. No.5. P.673–690
284. Smith D.R. 1991 African bees in the Americas: insights from biogeography and genetics // Trends in ecology and evolution. Vol.6. No.1. P.17–21.
285. Soule M.E. 1990. The onslaught of alien species and other challenges in the coming decades // Conserv. Biol. Vol.4. No.3. P.233–239.
286. Stach J. 1954. Nyctereutes (*Canidae*) w Pliocene Polski // Acta geol. Polonica. Vol.4. No.2. P.191–206.
287. Taigan in Sverige. 1992. / M. Karström, T. Karlsson, R. Lundqvist (eds.). Svensk Botanisk Tidskrift. Vol.86. No.3. 232 pp.
288. Temple S.A. 1990. The nasty necessity: Eradicating exotics // Conserv. Biol. Vol.4. No.3. P.113–115.
289. Temple S.A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant // Science. Vol.197. P.885–886.
290. The ecology and management of biological invasions in Southern Africa. 1986. / I.A.W. Macdonald et al. (eds.). Cape Town, South Africa: Oxford Univ. Press.
291. The Little Green Data Book 2001. From the World Development Indicators, 2001. Washington, U.S.A: International Bank for Reconstruction and Development/The World Bank. 239 pp.
292. Tiedje J.M., Colwell R.K., Grossman Y.L., Hodson R.E., Lenski R.E., Mack R.N., Regal P.J. 1989. The planned introduction of genetically engineered organisms: ecological considerations and recommendations // Ecology. Vol.70. No.2. P.298–315.
293. Tomorrow's markets. Global trends and their implications for business. 2002. World Resources Institute, United Nations Environment Programme, World Business Council for Sustainable Development. 61 pp.
294. Tyser R.W., Worley C.A. 1992. Alien flora in grasslands adjacent to road and trail corridors in Glacier National Park, Montana (USA) // Conserv. Biol. Vol.6. No.2. P.253–262.
295. Usher M.B., Crawford T.Y., Banwell Y.L. 1992. An American invasion of Great Britain: the case of the native and alien squirrel (*Sciurus*) species // Conserv. Biol. Vol.6. No.1. P.108–115.

296. Veenbaas G., Vries H., de. 1998. Roads: barriers and corridors — cases in the Netherlands // P. Nowicki (ed.). The Green Backbone of Central and Eastern Europe. Conference proceedings, Cracow, 25–27 February. ECNC publications series on Man and Nature. Vol.3. P.76–84.
297. Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F. 1991. The ecological structure of the “Mammoth Fauna” in Eurasia // Ann. Zool. Fennici. Vol.28. No.3–4. P.253–259.
- 298.Verts B.J., Carraway L.N. 1998. Land mammals of Oregon. Berkeley: University of California Press. 668 pp.
299. Vitousek P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies // Oikos. Vol.57. No.1. P.7–13.
300. Vitousek P.M., Walker L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation ecosystem effects // Ecological monographs. Vol.53. No.3. P.247–265.
301. Vitousek P.M., Walker L.R., Whiteaker L.D., Mueller-Dombois D., Matson P.A. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii // Science. Vol.238. P.802–804.
302. Vitt, D.A., Slack N.G. 1984. Niche diversification of Sphagnum relative to environmental factors in Northern Minnesota (USA) peatlands // Can. J. Bot Vol.62. P.1409–1430.
303. Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. 1984. Explosive chromosomal speciation in seismic active regions // M. Binnet, A. Gropp, U. Wolf (eds.). Chromosomes today. Vol.8. L.: Allen & Unwin. P.279–294.
304. Vtorov I.P. 1992. Restoration of soil microarthropod populations after feral pig removal in a Hawaiian rainforest ecosystem // Pacif. Sci. Vol.46. No.3. P.398–399.
305. Vtorov I.P. 1993. Feral pig removal: effects on soil microarthropods in a Hawaiian forest // J. Wildlife Management. Vol.57. No.4. P.875–880.
306. Walker L.R. 1990. Germination of an invading tree species (*Myrica faya*) in Hawaii // Biotropica. Vol.22. No.2. P. 140–145.
307. Walker L.R., Vitousek P.M. 1991. An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii // Ecology. Vol.72. No.4. P.1449–1455.
308. Wartenberg D., Ferson S., Rohlf F.J. 1987. Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis // American Naturalist. Vol.129. No.3. P.434–448.
309. Westman W.E. 1990. Park management of exotic plant species: Problems and issues // Conserv. Biol. Vol.4. No.3. P.251–265.
310. Williams C.B. 1964. Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology. NY: Academic Press.
311. Wolda H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity // Oecologia. Vol.50. P.296–302.
312. Woodward S.A., Vitousek P.M., Matson K., Hughes F., Benvenuto K., Matson P.A. 1990. Use of the exotic tree *Myrica faya* by native and exotic birds in Hawai'i Volcanoes National Park // Pacif. Sci. Vol.44. No.1. P.88–93.
313. Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: analysys of developmental stability in natural populations // Acta Zoologica Fennica. Vol.191. P.7–30.

Е.А. Шварц

**СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ:
СООБЩЕСТВА И ЭКОСИСТЕМЫ**

ISBN 5-87317-156-4

**“Товарищество научных изданий КМК”
109156 Москва, Саранская ул-2**

Подписано в печать 19.03.2004. Формат 60x90/16
Тираж 1000 экз. Объем 7 уч. изд. л. Бумага офсетная
Заказ №78.

Отпечатано в ООО “Галея-Принт”
Москва, 5-ая Кабельная ул-5.

ШВАРЦ Евгений Аркадьевич



Доктор географических наук по специальности «Геоэкология». Выпускник Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова по специальности «Зоология и ботаника» (1982), комиссар Дружины по охране природы биофака МГУ. С первого курса Биофака МГУ проводил исследования на Валдайском стационаре Института географии Академии Наук (ИГ АН). С 1982 по 1998 год работал в Отделе биогеографии ИГ АН. В

1987 году защитил диссертацию кандидата географических наук по специальности «Биогеография и география почв». В 1990-1998 гг. — член Ученого Совета и старший научный сотрудник Института географии РАН.

Основатель и Председатель Совета Центра охраны дикой природы (1992-1998). Международный исследователь Шведского университета сельскохозяйственных наук (1993). В 1996-1998 годах — управляющий компонентом «Охраняемые природные территории» проекта Глобального Экологического Фонда «Сохранение биоразнообразия Российской Федерации». В 1987-1988, 1997-1999 гг. — сопредседатель Международного Социально-Экологического Союза. Член Всемирной комиссии по охраняемым природным территориям МСОП/IUCN, выпускник программы «Лидеры в области охраны окружающей среды и развития» (Leadership for Environment and Development). Автор двух монографий и более 120 публикаций, значительная часть которых опубликована в ведущих научных журналах на русском («Доклады Академии Наук», «Известия АН. Серия географическая», «Успехи современной биологии», «Бюллетень МОИП. Отдел биологический», «Зоологический журнал», «Вестник зоологии», «Политические исследования (Полис)» и др.) и английском языках («Journal of Biogeography», «Ecoscience», «Journal of The Royal Society of New Zealand», «Biodiversity and Conservation», «Journal of Zoology» и др.). Член редколлегий журналов «Охрана дикой природы», «Заповедники и национальные парки» и «Устойчивое лесопользование».

С августа 1998 года — директор по охране природы Всемирного фонда дикой природы (WWF) России.