

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Институт экологии растений и животных УрО
Териологическое общество

ДИНАМИКА СОВРЕМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ В ГОЛОЦЕНЕ

Материалы Российской научной конференции
2-3 февраля 2006 г.

Товарищество научных изданий КМК

Москва • 2006

ДИНАМИКА РАЗНОГО МАСШТАБА: ВИДЫ И ИХ КОМПЛЕКСЫ В ГОЛОЦЕНЕ

SPECIES AND COMPLEXES IN HOLOCENE: DIFFERENT SCALE OF DYNAMICS

Н.Г. Смирнов

620144, Екатеринбург, ул.8-е Марта, 202

Институт экологии растений и животных УрО РАН

E-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

Под объектами исследования динамики надорганизменных систем в голоцене можно понимать два рода совокупностей — первичные объекты, недоступные для непосредственного изучения в прошлом и объекты вторичные, с которыми ведутся палеонтологические манипуляции. Первичные объекты являются основными, базовыми в исследовании динамики живых биологических систем. За редким исключением, динамика первичных объектов изучается не непосредственно, а путем реконструкции временных отношений пространственно обособленных ассоциаций. Оба уровня исследований (палеонтологический и неонтологический) должны дополнять друг друга при исследовании долговременной динамики биологических систем, но по объектам и методам они существенно не совпадают. Различия в методах не требуют разъяснений, а на специфике объектов необходимо остановиться особо. Палеонтологи собственно и работают для того, чтобы исследовать такие свойства этих базовых объектов, которые недоступны неонтологическим исследованиям. Задачу палеонтологического исследования можно понимать как реконструкцию первичных объектов и их свойств на основе изучения вторичных объектов. Но вопрос состоит в том, возможно ли это, а если да — то насколько? Если же такая возможность не реализуется, то возникает вопрос: каким образом из знаний о вторичных объектах получить информацию для понимания закономерностей динамики.

Объекты, как первичные, так и вторичные, принадлежат одному из двух уровней организации живых систем: популяционно-видовому или экосистемному. В данной работе основное внимание будет сосредоточено на изучении объектов экосис-

ТАБЛИЦА 1. Уровни размерности первичных (базовых) объектов изучения динамики надорганизменных систем.

Уровни размерности	Уровни организации	
	Популяционно-видовой	Экосистемный
Элементарный	Популяция	Биоценоз и его отдельные компоненты (например, животное население определенной таксономической группы)
Переходный	Подвид как группа популяций со сходной адаптивной тактикой	Совокупность биоценозов из одного сукцессионного ряда— сукцессионная система или животное население определенной таксономической группы внутри данной сукцессионной системы
Интегральный	Вид	Биом как устойчивая зональная совокупность растительности и животного населения, с комплексом структурно-функциональных особенностей, характерных для определенных широтных климато-географических условий

темного уровня, и рассмотрены вопросы, касающиеся изучения динамики животного населения и состава фаун, главным образом, на примерах из области четвертичной палеотериологии.

Первый принцип группировки исследуемых объектов, который следует обсудить, связан с уровнем размерности, так как, если размерность объектов не совпадает, то обсуждать сопряженность других характеристик бессмысленно. В таблице 1 приведена одна из возможных версий такой классификации для первичных объектов.

Для популяционно-видового уровня организации собрать палеонтологический материал, характеризующий прошлые этапы существования популяции, подвида или вида, представляется вполне реальным. В таких работах не возникает сложностей при поисках адекватных объектов по размерности. Основные трудности состоят в оценке степени сравнимости одноразмерных объектов по их внутренней структуре (например, не просто убедиться в пропорциональности разных возрастных и других внутривидовых групп в выборках, если эти выборки собраны разными методами).

В таблице 2 обозначены вторичные объекты экосистемного уровня организации и даны некоторые их характеристики. Сравнение данных таблиц 1 и 2 показывает, что полное совпадение экосистемных объектов неонтологического и палеонтологического исследования по размерности происходит только на самом высоком - зональном уровне. На более низких уровнях размерности вторичные объекты, как правило, не укладываются в объем первичных. Закономерности накопления остатков позвоночных животных таковы, что определить степень отражения состава и структуры сообществ животных разных совокупностей малой и средней размерности в палеонтологических образцах даже элементарного уровня, как правило, бывает невозможно. В работах, проведенных на стыке палеонтологии и неонтологии (анализ субфоссильного материала), имеются примеры, в которых показано, что на одних и тех же участках (в пределах первых километров) в местонахождениях со сходной тафономией могут встречаться синхронные образцы, по-разному характеризующие локальный уровень за счет его пространственной неоднородности (Смирнов, Садыкова, 2003). В

ТАБЛИЦА 2. Вторичные объекты и их характеристики.

Уровни размерности вторичных объектов	Характеристики вторичных объектов
Элементарный	Элементарная фауна и структура населения, устанавливаемые по материалам изучения одного слоя одного местонахождения (элементарного образца). Характеризуют участок в пределах активности агента, благодаря которому накапливаются костные остатки.
Локальный	Локальная фауна и структура населения локального участка, реконструируемые на основании данных по серии элементарных фаун одного или нескольких близких синхронных местонахождений.
Региональный	Региональная фауна и структура населения региона, реконструируемые по сборам из серии близких локальных фаун.
Зональный	Зональная фауна и структура населения, характерные для биома .

практике же обычных палеонтологических работ можно составить лишь примерное представление о той площади, на которую распространяется активность агента, благодаря которому накапливается остеологический материал.

На каждом уровне размерности объектов внутри них возможна группировка видов в комплексы по разным признакам. Все многообразие таких группировок можно свести к трем категориям.

1) Пространственное или механическое соседство (скопление). Если отбросить смешение остатков видов за счет переотложения, то останется список всех таксонов, встреченных в одном образце. Если в него включать все виды без подразделения их на ценофильные и ценофобные (Разумовский, 1999); зональные и азональные, то такой список вполне может быть отнесен к такому механическому скоплению.

2) Ассоциация под воздействием общего внешнего фактора, например, группа видов, живущая на одной территории и связанная общностью адаптации к одним и тем же факторам среды. Таким общим внешним фактором может быть температура, влажность, сходный тип корма. Механизмы адаптации к одним и тем же факторам могут быть разными, и по этому принципу ассоциации видов могут различаться. Поскольку известно, что в природе действие факторов взаимосвязано, то наиболее продуктивной является группировка видов по адаптивным стратегиям, а не просто по путям адаптации к отдельному фактору. Зональные виды одной таксономической группы (а стало быть, имеющие близкие морфофизиологические основы для адаптации) представляют наиболее естественное единство.

3) Причинное или функциональное единство. По С.М. Разумовскому (1981) и В.В. Жерихину (2003), естественная функциональная целостность не может быть меньше сукцессионной системы в целом. Это утверждение можно обсуждать с разных позиций, в зависимости от того, что понимать под предметом палеонтологического изучения (динамику объекта или эволюцию в понимании упомянутых авторов).

Специфика изучения палеонтологическими методами тех или иных характеристик сообществ животных состоит в том, что в основе этого изучения находится процесс не только прямого исследования, а реконструкции. Методики таких реконструкций постоянно совершенствуются. Традиционно в четвертичной палеозоологии исследование мелких и крупных млекопитающих подразделяются по методикам сбора

и учета количества. На стадии анализа материала такое деление на размерные группы оправдано. Более того, имеет смысл и более дробное деление. Процедура сведения данных по разным размерным группам применяется редко, но ее углубленная проработка явно имеет смысл. В общем виде понятно, как выделять доминантов (по относительной численности) внутри группировок млекопитающих с разными размерами тела (мегаразмерный класс, макроразмерный, мезоразмерный, микроразмерный), но процедура совмещения этих данных еще требует методической проработки.

На экосистемном уровне организации, кроме основного (структурно-функционально) аспекта изучения, возможен и таксономический, объединяющий фауну определенно го таксоценоза. Интерпретация такого материала иногда дает важные результаты.

Кроме четкости в определении объектов и методов исторической экологии, которые в целом ясны (Савинецкий и др., 2005), необходимо дифференцировать и предмет изучения. По нашему мнению, это динамика видовых характеристик и динамика сообществ. О применимости термина "эволюция" к развитию многовидовых сообществ среди биологов нет единого мнения. Представляется более продуктивным говорить о динамике экосистем и таксоценозов (фауногенезе), но эволюции таксонов (видов) (Чернов, 1984а, б).

Динамический бум в фитоценологии 60-70-х гг. XX в. показал, что все разнообразие существующих точек зрения сводится к двум основным типам представлений: органицизма и континуализма. Поскольку степень интегрированности сообществ животных еще меньше, чем у растений, то к ним в большей степени применим континуальный подход.

Одним из способов обобщения данных по динамике биологических систем можно считать выделение процессов разного масштаба — актуального, исторического и эволюционного. К динамике в актуальном масштабе относятся обратимые процессы, не меняющие существенных свойств системы. Исторический масштаб характерен для процессов, при которых система приобретает новые свойства, но не теряет свои характерные качества, отличающие ее от других систем аналогичного ранга. На популяционно-видовом уровне — это образование внутривидовых таксономических единиц, как правило, с морфологически выраженной спецификой.

Динамика в эволюционном масштабе преобразует систему настолько, что в ней наступают необратимые (коренные) изменения. На популяционно-видовом уровне это видообразование или вымирание. На экосистемном уровне — это такие тренды в динамике структуры населения и групп видов разных местообитаний, которые сопровождаются сменой доминантов и выпадением ценофильных видов старой зональной группы.

Важно отметить моменты, когда происходит взаимодействие популяционно-видового уровня с экосистемным. Таковым является, например, переход от динамики численности отдельных видов (популяционные волны) к трендам структуры населения (включая соотношение жизненных форм, биотопических групп и др.).

Вымирание вида — еще один процесс, в котором происходит взаимодействие популяционно-видового и экосистемного уровня. Распад биома с одной стороны можно рассматривать как результат вымирания ценофильных видов зональных сообществ, а с другой стороны, это вымирание происходит под воздействием экосистемных перестроек.

Представления о динамике сообществ наиболее подробно разработаны для ассоциаций растений. Классификаций динамики великое множество, но нам ближе те, где в основу положены не вызывающие их причины, а степень преобразования изучаемых объектов. Одна из таких классификаций предложена СМ. Разумовским

(1981); используемая нами далее терминология для обозначения разных типов динамики заимствована у этого автора.

При изучении всего разнообразия динамических процессов, происходящих в локальных фаунах и их группировках, будем концентрировать внимание на трех процессах: изменениях, сменах и преобразованиях (Смирнов, 2004). Каждый из них имеет свое характерное время, но напрямую не связан с хронологической протяженностью.

На первом (наиболее низком) уровне находятся динамические явления, происходящие внутри локальной фауны. Их называют **изменениями или** более точно — колебаниями; фактически они являются флуктуациями и не приводят к направленным сдвигам свойств изучаемого объекта.

Более существенная динамика, называемая **сменой**, приводит к изменениям, сохраняющим устойчивое направление. Их результаты необратимо меняют облик локальной фауны — но все-таки еще не настолько, чтобы локальную фауну следовало относить к другому зональному типу.

Третий тип динамики — **преобразование** — приводит к кардинальным изменениям состава локальной фауны и структуры животного населения, и уровень их таков, что позволяет относить ее к новому зональному типу.

Многочисленными исследованиями показано, что в голоцене на одних и тех же хронологических отрезках в пределах разных территорий происходила динамика разного масштаба. Наибольшими по масштабам были преобразования сообществ животных и растений в высоких широтах на территориях, занятых ныне Субарктикой. Там на месте плейстоценовых ассоциаций в раннем голоцене сформировалась сообщества, подобные, но не вполне аналогичные современным лесотундровым. В голоценовом оптимуме преобладали таежные элементы, позднее отступившие к югу. В минимальной степени голоценовая динамика проявилась на территории современных зональных степей. За весь поздний плейстоцен и голоцен она едва достига-

ТАБЛИЦА 3. Реализация динамики разного масштаба на популяционно-видовом и экосистемном уровнях организации.

Масштабы динамики	Уровни организации	
	Популяционно-видовой	Экосистемный
Актуальный	Межгодовая изменчивость морфологических и других признаков. Динамика численности популяции.	Изменения или колебания структуры населения вокруг некоторого среднего многолетнего состояния
Исторический	Вековая изменчивость и образование подвидов, как ступени приобретения морфологической спецификации. Подвидообразование как освоение новой среды.	Смены — устойчивая по направлению динамика структуры населения внутри зонального типа (экотон во времени)
Эволюционный	Видообразование — как образование замкнутой генетической системы и, как правило, морфологической индивидуальности. Видообразование как формирование новой экологической ниши. Вымирание.	Преобразования — динамика структуры населения и состава фауны, приводящие к новому зональному типу

ла масштаба смен. Наиболее подробно она недавно была прослежена для Южного Зауралья (Смирнов, Кузьмина, 2005).

Работа выполнена при поддержке РФФИ № 05-04-48675.

ЛИТЕРАТУРА

- Жерихин В.В. 2003. Эволюционная биоценология // Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. С.518-534.
- Чернов Ю.И. 1984а. Фауна и флора, растительность и животное население // Журн. общ. биологии. Т.45. №6. С.732-748.
- Чернов Ю.И. 1984б. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С.5-23.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука.
- Разумовский С.М. 1999. Тезисы доклада С.М.Разумовского о ценофильном и ценофобном компоненте флоры, прочитанного на 7-й школе по моделированию биологических систем (Звенигород, 16 февраля 1980 г.) Избранные труды. М.:КМК Scientific Press. С.539-543.
- Савинецкий А.Б., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф. 2005. Некоторые проблемы исторической экологии: объекты, методы, результаты, интерпретация // Зоол. журн. Т.84. № 10. С.1188-1201.
- Смирнов Н.Г. 2004. О подходах к исследованию исторической динамики животного населения мелких млекопитающих // Новейшие археозоологические исследования в России: К столетию со дня рождения В.И. Цалкина. Сб. статей. М.: Языки славянской культуры. С.57-80.
- Смирнов Н.Г., Кузьмина Е.А. 2005. Динамика экосистем Южного Зауралья в голоцене // Археология Урала и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал, ун-та. С.23-33.
- Смирнов Н.Г., Садыкова Н.О. 2003. Источники погрешностей при фаунистических реконструкциях в четвертичной палеозоологии // Четвертичная палеозоология на Урале. Екатеринбург: Изд-во Урал, ун-та. С.98-115.