

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ XXVIII

№ 5

СЕНТЯБРЬ - ОКТЯБРЬ

1967



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА

УДК 591.553

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РОЛЬ
ЖИВОТНЫХ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

С. С. ШВАРЦ

Институт экологии животных и растений УФ АН СССР, Свердловск

В процессе индустриализации и урбанизации значительных территорий Земли происходит нарушение структуры биогеоценозов, что с неизбежностью ведет и к нарушению их геохимической и энергетической работы со всеми вытекающими последствиями: исчезают полезные виды растений и животных, мелеют реки, развивается почвенная эрозия, изменяется газовый состав воздуха и химизм воды и т. п. На конкретные примеры указывается не только в научной, но и в массовой печати разных стран мира. Нет нужды приводить эти примеры, но полезно попытаться проанализировать их с некоторых общих позиций.

Фотосинтезирующие растения — продуценты, животные — консументы, бактерии — редуценты. Разделение функций между населяющими Землю живыми организмами обеспечивает непрерывность трансформации и циркуляции энергии в биосфере. Такова схема. Ее количественный анализ позволяет оценить степень стабильности и помехоустойчивости естественных природных комплексов.

Дерево с миллионом листьев перерабатывает за 1 час более 2 кг CO_2 и дает около 1,5 кг глюкозы, используя для этой работы более 6000 калорий солнечной энергии. Эти цифры успокаивают: кажется, что нужны поистине космические катастрофы, чтобы зеленая лаборатория Земли не справилась со своей работой. Однако рассмотрение этого вопроса в ином масштабе приводит и к иным выводам. Растения — это самая совершенная машина по фиксации солнечной энергии и синтезу органического вещества. В то же время многочисленные и весьма разнообразные данные показывают, что и эта машина работает с ничтожным кпд — всего лишь порядка 0,1%. Даже в исключительно продуктивных наземных биогеоценозах продуценты используют менее 2% потенциально доступной им солнечной энергии. С каждым последующим звеном трофических цепей кпд повышается: травоядные животные уже нередко используют свыше 10—15% энергии их кормовой базы, а хищники даже до 30%. Эти цифры, отражающие самые общие законы работы биологических макросистем, показывают, что помехоустойчивость живых лабораторий по трансформации вещества и энергии не столь уж велика и использование биологических ресурсов без достаточной научной основы может привести к труднообратимому снижению биопродуктивности Земли. Это с неизбежностью повлечет за собой нарушение гидрологического и газового режима биосферы и, в конечном итоге, ухудшение условий существования человека.

Отсюда следует, что должна быть разработана теория управления биогеоценозами. Эта теория должна рассматриваться как первый шаг к решению еще более крупной задачи — созданию искусственных биогеоценозов, работающих эффективнее естественных. Некоторым зоологическим аспектам этой проблемы посвящена данная статья.

МЕСТО ЖИВОТНЫХ В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ БАЛАНСЕ БИОГЕОЦЕНОЗА

В последние годы, особенно в связи с подготовкой Международной Биологической Программы, получили развитие исследования по определению биомассы отдельных популяций, трофических звеньев, биоценозов (Банников, 1966; Белова, 1965; Второв, 1965; Гиляров, 1966; Динесман, 1964, 1966; Киперварниц, 1961; Кривоуцкий и Шилова, 1965; Ходашова, 1966; Bourliere, 1962; Bourlier a. Lamotte, 1962; Margalef, 1963; McNab, 1963; Wiegert, 1965; Williams, 1964, и др.). Приведем несколько цифр, заимствованных у упомянутых авторов. Биомасса растений в биогеоценозах разных типов колеблется от 200 до 1 000 000 *кг/га*. Биомасса животных неизмеримо меньше: у насекомых она колеблется от 7 до 200, у птиц от 0,005 до 1,3, у травоядных млекопитающих от 0,05 до 250 *кг/га*. Между этими крайними показателями продуктивности отдельных групп организмов существует труднообозримый ряд переходов. Как правило, в тропических и субтропических биогеоценозах биомасса больше, но из этого правила известно немало исключений. Наибольшая биомасса насекомых наблюдалась в саваннах Западной Африки — до 200 *кг/га*. Наивысшая биомасса птиц зафиксирована в лесах умеренной зоны. Травоядные млекопитающие наиболее обильны в африканских саваннах, но высокие показатели биомассы указываются и для канадской тундры (8,0 *кг/га*), европейских лесов умеренной зоны (5,0), американских прерий (35), закаспийских степей (3,5). Ниже мы попытаемся проанализировать причины, которые определяют биомассу животных в разных биогеоценозах. Здесь же достаточно указать, что специальные адаптации многих видов позволяют им создавать большую вторичную продукцию в весьма суровых условиях среды, но распределение разных групп животных по компонентам ценоза оказывается при этом специфичным. В богатейших саваннах Гвинеи общая биомасса животных в значительной степени определяется биомассой копытных. В горных прериях той же Гвинеи распределение вторичной продукции совершенно иное (Lamotte, Aguesse, Ray, 1962). Основную массу животных составляют черви (около 100 *кг/га*), брюхоногие моллюски (5), термиты (6), амфибии (5). В горных прериях 80% животной биомассы содержится в почве, 16% — в отмерших растениях, 3,4 — в собственно травяном ярусе.

Роль животных в жизни биогеоценоза определяется в основном их влиянием на растительность (некоторые специальные случаи будут рассмотрены особо). Естественно, что характер и степень этого влияния связаны с экологическими особенностями отдельных видов, разнообразие которых практически необозримо. Особое значение имеет специфика энергетического обмена животных.

Роль животных в энергетическом балансе биогеоценоза определяется несколькими параметрами, из которых важнейшие: коэффициент потребления первичной продукции, использование (ассимиляция) потребленного корма, использование ассимилированной энергии для поддержания собственной жизнедеятельности и для синтеза протоплазмы. Исследования различных авторов (Wiegert, 1964, 1965; Evans, 1964; Wiegert, Evans, 1964; Smalley, 1964; Golley, 1960 и др.) показали, что в этом отношении разные группы животных кардинально различны. Крупные травоядные потребляют до 30—60% первичной продукции биогеоценоза, насекомые и грызуны в очень редких случаях — 10% (только во время вспышки численности до 60%). Однако грызуны ассимилируют свыше 80% потребленной энергии, крупные травоядные — не более 60%. У насекомых же этот показатель в редких случаях достигает 30.

Совсем другое представление возникает об относительной роли этих групп животных в энергетике биогеоценоза, если учесть последний, самый важный показатель. Насекомые свыше 30% ассимилированной

энергии используют для построения биомассы своего тела, а млекопитающие не более 2%. Интересно, что последний показатель очень близок у всех млекопитающих (мышь — 1,8, слон — 1,4). Это связано с тем, что у мелких животных обмен веществ более интенсивный, но и энергия их роста и размножения неизмеримо выше. Имеющиеся данные (а в настоящее время их накопилось много) показывают, что в одних и тех же условиях среды разные животные обладают резко различной продуктивностью. Так, при высокой первичной продуктивности биогеоценозов продуктивность насекомых может на порядок величин превышать максимальную продуктивность травоядных млекопитающих (Wiegert, Evans, 1964). Однако и насекомые не могут превратить более 5% биомассы растений в собственную биомассу (млекопитающие — не более 0,7%).

Исследование обсуждаемых здесь вопросов идет по двум основным направлениям. С одной стороны, изучается миграция энергии в отдельных, относительно лучше изученных биогеоценозах. Как пример можно привести изучение сообществ на залежных землях (Golley, 1960). Оказалось, что растения используют лишь 1,2% солнечной энергии, основные консументы — полевки — 1,6% энергии растений, а хищники — более 30% энергии первичных консументов. Основная часть энергии, потребляемой консументами, используется ими для поддержания нормальной жизнедеятельности (энергия респирации) и лишь 2—3% для накопления массы тела.

Другое направление исследований — детальное изучение энергетики популяций отдельных видов. На *Peromyscus maniculatus* показано (McNab, 1963a), что общий расход энергии пропорционален уровню метаболизма животных, который в период активности примерно в два раза превосходит уровень основного обмена. У мелких млекопитающих отношение энергии, необходимой для поддержания нормальной активности, к энергии поддержания нормальной температуры тела относится как 20:80. Абсолютная энергия активности у гомойотермных животных выше, чем у пойкилотермных, но относительная — меньше. Эти исследования представляют собой большой интерес. Они служат конкретным подтверждением того общего вывода, что биогеоценозы — это системы, работающие с малой эффективностью. Это касается не только использования биогеоценозами в целом энергии солнца, но и использования доступных энергетических ресурсов отдельными трофическими звеньями. Прежде чем перейти к тем следствиям, которые вытекают из этого вывода, необходимо остановиться на другой особенности работы биогеоценозов, которая находится с первой в кажущемся противоречии.

Консументы используют ничтожную долю доступной им энергии растений-продуцентов. Отсюда напрашивается вывод, что энергетические ресурсы не могут лимитировать развитие консументов, во всяком случае, консументов первого порядка. Такой вывод и был сделан рядом исследователей. Некоторые из них утверждают, например, что динамика численности травоядных животных не зависит от кормовых условий, а целиком определяется деятельностью хищников (Hairston, Smith, Slobodkin, 1960). Другие авторы (Murdoch, 1966) не согласны со столь категоричным выводом, но сводят главное влияние кормовых условий на травоядных животных к качеству кормов (недостаток специфических питательных веществ, специальные защитные приспособления растений и т. п.)¹.

Подобная точка зрения кажется естественной. Если консументы используют менее 10% энергии растений, то из этого можно заключить, что не энергетические ресурсы лимитируют их развитие. Однако физио-

¹ Сходные взгляды нередко распространяются и на анализ общих законов распространения жизни в биосфере. Так, Хатчинсон (Hutchinson, 1964) считает, что в открытом океане количество живой материи лимитируется обеспеченностью железом, в озерах — фосфором и т. д.

логические и некоторые филогенетические наблюдения заставляют подходить к подобным выводам с осторожностью.

Существует серия достаточно хорошо разработанных тестов, позволяющих определить степень напряженности энергетического баланса животных в природе по комплексу морфофизиологических показателей (Шварц, 1959). Оказалось, что в природных популяциях, даже в благоприятных условиях, энергетический баланс животных напряжен, а в периоды повышенной физиологической активности (размножение, линька, миграции и т. п.) расход энергии превышает его приток. Животные должны обладать особыми приспособлениями, чтобы обеспечить положительный энергетический баланс в критические периоды года и накопить резерв энергии в форме запасных питательных веществ. Поддержание энергетического баланса справедливо рассматривается как основа адаптаций (Калабухов, 1946). Таким образом, становится понятным особое значение таких изменений физиологии животных, которые снижают их потребность в энергии. Нами было установлено, что подобные приспособления имеют большее значение, чем повышение интенсивности размножения (Шварц, 1963). Это показывает, что снижение потребности в энергии существенно снижает смертность животных.

Чем же вызвана напряженность энергетического баланса животных при, казалось бы, неисчерпаемом источнике энергии? Ответ на этот вопрос может быть дан на основе изучения энергетической стоимости кормодобывания. Оказалось, что в природе постоянно возникают ситуации, при которых энергия корма не окупает энергию, затрачиваемую на его добывание, что, например, ясно проявляется у зерноядных грызунов: если семян много, но они рассеяны по большой территории, грызуны испытывают голод при неограниченном запасе кормов. Сходные наблюдения были сделаны на травоядных грызунах, на клещах, на гидрах (Flanders a. Badgley, 1963; Slobodkin, 1964). Эта же закономерность определяет границы распространения некоторых форм (Калабухов, 1950) и даже тип филогенетических преобразований отдельных групп животных. Так, насекомоядные птицы не могут быть крупными, так как для обеспечения себя кормом крупная насекомоядная птица должна бы затрачивать больше энергии, чем ее можно получить.

Из сказанного следует общий вывод, касающийся работы биогеоценоза как системы. Консументы начинают испытывать недостаток корма задолго до того, как кормовая база исчерпывается, а в преобладающем большинстве случаев задолго до того, как она испытывает существенное изменение. Отсюда вытекает, что ни один вид животного не может полноценно использовать энергию продуцентов; это доступно лишь комплексу видов. Как будет показано ниже, данный вывод подтверждается и другими наблюдениями.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНЕРГИИ

Разные виды используют потенциальную энергию нижнего звена цепи питания с разной эффективностью. Наиболее общая закономерность заключается в обратной зависимости между эффективностью использования корма и уровнем обмена веществ животного. Физиологическая основа этой закономерности ясна. Например верблюд и специализированные породы овец приспособлены к засушливому климату, но участок травостоя, способный прокормить лишь десять овец (250 кг), обеспечивает питанием 19 верблюдов (8500 кг; Schmidt-Nielsen, 1964).

Во многих случаях не меньше (по сравнению с уровнем метаболизма) значение имеют и специальные адаптации животных. Сравним тех же овец с пустынным видом кенгуру (*Macropus robustes*).

Засуха вызывает массовую гибель ягнят, а последующее наступление благоприятной для размножения погоды овцы использовать уже не

способны. Сильная засуха ведет и к гибели новорожденных кенгуру, но с наступлением дождей у самки начинается развиваться «запасная» яйцеклетка, имплантация которой во время лактации задерживается. Таким образом, засуха ведет к перерыву воспроизводства популяции кенгуру не на год (как у овец), а на несколько недель или месяцев (Ealey, 1965). Пустынные кенгуру способны выдерживать крайнюю дегидратацию (потеря веса до 30%) и обходиться без питьевой воды при температуре выше 46°. Комплекс их физиологических особенностей позволяет им эффективно использовать скудную растительность австралийских пустынь и продуцировать большую биомассу в крайне неблагоприятных условиях среды.

В зависимости от биологических особенностей доминирующих видов изменяются продуктивность трофических звеньев и продуктивность биогеоценоза в целом. Верблюды и овцы занимают в системе биогеоценоза сходную нишу, но замена овцы на верблюда увеличивает продуктивность первого звена трофической цепи в 26 раз. Несомненно, что столь значительные изменения происходят и в естественных ценозах. Весьма важно, что резко различную роль в системе могут выполнять и очень близкие виды с незначительными физиологическими различиями, но существенно различающиеся общими закономерностями приспособления к среде. В этом отношении поучительны опыты Слободкина (Slobodkin, 1964) на гидрах. Они показали, что в условиях периодически нарушаемой обеспеченности пищей крупные размеры тела оказываются выгодными (крупные гидры лучше переносят голодание). Если же пища представлена мелкими объектами и имеется опасность неизбежной элиминации, выгодными оказываются мелкие размеры (общая поверхность и численность популяции увеличиваются). В соответствии с этим и реакция разных видов на изменение среды различна: для бурой гидры характерно стремление увеличить площадь популяции, для зеленой (ее симбиоз с фотосинтезирующими водорослями обеспечивает большую часть потребности в энергии) — увеличение размеров тела. Естественно, что роль этих видов в биоценозах оказывается различной.

Не только разные виды, но и популяции одного и того же вида в различной среде могут играть в биогеоценозе разную роль. В основе этого факта лежит важнейшая экологическая закономерность, заключающаяся в том, что изменение одного из факторов среды меняет отношение животных ко всему комплексу условий существования (Шварц, 1959). Так, изменение температуры среды не только изменяет потребность в калорийности пищи, но и потребность в различных витаминах — выбор корма становится иным. Пища, обогащенная белком, увеличивает потребность в Са, но создает благоприятные условия для накопления в печени запасов витамина А (Леутский и Леутская, 1955). Обогащение рациона жиром снижает потребность животных в тиамине (Бухман и Лебедева, 1954). Сходный эффект оказывает на животных и специфичность потребляемых белков, жиров и углеводов. Достаточно указать, что способность животных осуществлять синтез витамина В₁₂ зависит от химических особенностей жиров и углеводов кормовых растений.

Отсутствие или недостаток в корме солей марганца резко отрицательно сказывается на способности животных синтезировать аскорбиновую кислоту (Девятин, 1950). Таким образом, поведение животных определяется многими факторами, и говорить о каком-то видовом стандарте можно лишь условно. Даже незначительное изменение условий среды может резко изменить роль вида в биогеоценозе. Примером могут служить исследования на оленях. Численность оленей в ряде стран достигла очень высокого уровня. Стадо благородного оленя в Шотландии превышает 150 000 голов. В лесах Баварии в отдельные годы плотность оленей превышает 20 голов на 100 га. Повышение численности оленей делает их серьезными вредителями. Нужно было или ограничить численность или

отвлечь животных от леса. Было установлено, что простая подкормка даже с добавкой витаминов не решает проблемы. Этого следовало ожидать, так как кора деревьев, с одной стороны, обеспечивает животных микроэлементами, а с другой — эфирные соединения коры стимулируют выделение желудочного сока, что в конечном итоге приводит к лучшей переваримости всех компонентов корма. Иной результат дала подкормка оленей минеральными веществами. Трехлетняя подкормка привела к полному прекращению повреждений леса и увеличению среднего веса оленей на 40%. Этот опыт, проведенный на стаде в 1000 голов (Lindler, Brandl, Wyler, 1956), показал, что изменение условий кормления изменило и роль доминирующего вида в биогеоценозе.

Не только внешние условия определяют роль вида в биогеоценозе. Большое значение могут иметь и внутренние факторы — структура конкретных популяций. В этом отношении поучителен результат исследования популяционной экологии шотландской белой куропатки (Jenkins a. all., 1965). Было установлено, что популяция состоит из птиц-доминантов (имеющих индивидуальный участок, принимающих участие в размножении) и так называемых «избыточных» особей (в размножении не участвующих), число которых нередко превышает 50%. «Избыточные» характеризуются пониженной жизнеспособностью и обычно погибают в возрасте меньше года. Опыты показали, что стимуляция половой активности самцов (инъекция тестостерона) повышает положение птицы в популяционной системе: «избыточные» приобретают индивидуальный участок, а более сильные становятся полигамами. Популяция в целом повышает свою продуктивность. Несмотря на то, что эти опыты только начаты, они указывают на связь продуктивности популяции с ее структурой и с физиологическими особенностями отдельных особей. Авторы делают вывод, что структура популяции грауса определяется предшествующей осенью и зависит от условий, в которых происходит развитие молодых птиц. Не менее существенно, что продуктивность разных популяций определяется химическими особенностями подстилающих почву материнских пород. Зависимость здесь такая: химия грунта — химия почв — химия вереска — физиологические особенности куропатки. В этих примерах очень ясно выступает взаимосвязь явлений в биогеоценозе — от геохимических до этологических. Однако непосредственной причиной, определяющей разную продуктивность популяций, являются различия в структуре популяций.

К ОЦЕНКЕ КОСВЕННОЙ РОЛИ ЖИВОТНЫХ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Роль животных в биогеоценозе не исчерпывается их прямым влиянием на растительность (изъятие определенной биомассы первичной продукции). Во многих случаях их косвенная роль может быть неизмеримо более существенной. Так, велика роль многих видов животных в размножении и распространении растений, в нарушении копытными или грызунами травостоя, в тех изменениях, которые вносят землерои в структуру почвенного покрова. Нередко животные оказывают сильное влияние на водный режим и химический состав почв, эрозию, интенсивность почвообразования, а также определяют скорость разложения растительных остатков, изменяют газовый состав приземного слоя воздуха, играют активную роль в трансформации органического вещества. Сам тип фитоценоза часто зависит от животного компонента биогеоценоза (роль бизона в прериях, бобра в лесу, лемминга и северного оленя в тундре).

Косвенную роль животных в биогеоценозе необходимо учитывать и в тех случаях, когда бросается в глаза их прямое влияние на растительность и психологически отвлекает исследователя от более глубокого анализа. При очень высокой численности грызуны снимают значитель-

ную часть урожая травянистой растительности, но в результате продукция травостоя при этом не только не падает, но нередко даже возрастает в результате удобряющего действия мочи (Hayne, Thomson, 1965).

Хорошо известно, что лоси зимой в значительном количестве потребляют древесный корм. Л. Динесман (1966) показал, что даже при средней численности лоси могут снизить продукцию древесной растительности на 50%, но только 5% этой потери первичной продукции происходит за счет ее трансформации животными, большая масса потерь связана с нарушением нормального хода роста поврежденных растений.

Консументы не могут исчерпать свою кормовую базу, но легко могут ее подорвать. Так, по Насимовичу (1966), снижение численности ондатры, наблюдающееся в последние годы, в значительной степени связано с нарушениями, которые она вносит в водные фитоценозы. Ондатра поедает незначительную часть биомассы растений, но, подгрызая корневища, вносит в сообщества необратимые изменения.

Нам пришлось наблюдать аналогичное явление на одном из небольших озер Ямала. Берег озера порос хвощом, который служил кормом небольшой популяции (около 50 особей) полевки-экономки. Осенью эти полевки поедают лишь наиболее калорийную часть растений — корневища. Поэтому буквально в течение нескольких дней они уничтожили заросли хвоща, общая биомасса которого вполне могла бы прокормить значительно большее число грызунов в течение длительного времени. Однако эта биомасса не могла быть использована, так как, питаясь низкокалорийными частями растений, полевка затрачивала бы на кормежку больше энергии, чем могла бы получить. Популяция мигрировала и, вероятно, во время миграции погибла.

Подобные наблюдения приводят к выводу, что при резком нарастании численности вида — доминанта может произойти необратимое изменение биоценоза. Совершенно иная картина наблюдается в тех случаях, когда определенное трофическое звено представлено многими, биологически разнообразными видами. В африканских саваннах (Уганда) обитает совместно до 20 видов копытных — консументов первого порядка. Их биомасса колоссальна — до 35 т/км² (French, 1965) и значительно превосходит возможную продуктивность крупного рогатого скота в тех же условиях. Тем не менее животные не нарушают сложившейся структуры ценоза. Когда комплекс диких копытных заменяется домашним скотом (общее число животных при этом снижается), то в биогеоценозе происходят резкие изменения: нарушается растительный покров, происходит засоление и обмеление рек, развивается кустарник, начинается эрозия почв (Riney, 1965). Это происходит не потому, что скот — инородный элемент в биогеоценозах саванн. Сходное изменение среды было бы вызвано и «монокультурой» антилопы-канны (Darling, 1965). Лишь разнообразие видов создает возможности для полноценного использования ресурсов биогеоценоза и не нарушает его стабильности.

Биологические особенности отдельных видов и популяций определяют не только энергетическую, но и геохимическую роль животных в биогеоценозе.

Н. В. Тимофеев-Ресовский (1962) с помощью радиоактивной методики на 25 видах животных для 25 химических элементов показал, что, как правило, животные характеризуются более низкими коэффициентами накопления отдельных элементов, чем растения. Вместе с тем опыты автора и его сотрудников (Тимофеев-Ресовский, 1957; Тимофеев-Ресовский и Тимофеева-Ресовская, 1959; Тимофеева-Ресовская, 1962; Тимофеева-Ресовская, Тимофеев-Ресовский, Гилева, Жарова, Куликова и Милюткина, 1960 и др.) показали, что отдельные виды и группы животных играют специфическую роль в миграции элементов по компонентам ценоза. Большинство радиоизотопов сильнее накапливается у моллюсков в рако-

винах, а у членистоногих в наружном хитиновом скелете. Имагинальные стадии насекомых выносят некоторое количество изотопов из водоема; значительная часть радиоизотопов, сконцентрированных водными личинками насекомых, остается в донных отложениях и в биологическом круговороте водоема.

При оценке геохимической роли животных также необходимо помнить, что их косвенная роль может быть значительнее прямой: изменяя состав фитоценоза, животные изменяют и характер миграции веществ, в трансформации и концентрации которых растения имеют определяющее значение. Проведенный недавно симпозиум (Washington, 1963; *Am. Inst. Biol. Sci., Radioecology*), посвященный, как принято сейчас выражаться, радиоэкологии отдельных элементов, очень ясно показал, что как геохимической ролью животных компонентов ценоза в целом, так и ролью отдельных видов пренебрегать нельзя. Эта роль существенна и многообразна.

МЕХАНИЗМЫ ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ БИОГЕОЦЕНОЗА

Естественно, что структура ценоза определяется прежде всего условиями среды (геоморфологические и геохимические особенности, климат, гидрология и т. п.). Этому вопросу посвящена большая литература, и на нем нет нужды останавливаться. Однако, наряду с внешними факторами, в сложении биогеоценоза не меньшую роль играют и факторы внутренние². Особый интерес представляет вопрос, как влияет исходная структура ценоза на ход его последующего развития, какое значение в развитии ценоза имеют межвидовые отношения типа «конкуренция» и «хищник — жертва».

Изменения биотических взаимоотношений в биогеоценозах могут быть весьма своеобразными и порой неожиданными (см. классические работы Гаузе, сводки Н. П. Наумова (1963), Макфедьена (1965) и др.). Приведем примеры из различных проблем экологии.

Одна из них, интенсивно обсуждаемая: могут ли два близких вида занимать одну и ту же экологическую нишу? Большинство авторов отвечают на этот вопрос отрицательно. Один из конкурирующих видов обязательно окажется «сильнее» и вытеснит другой. Этот вывод находит себе подтверждение в исследованиях по математическому моделированию элементарных биогеоценологических явлений. Было показано (Garfinkel, 1964), что биогеоценоз не может обладать стабильностью, если допустить, что два вида не отличаются по характеру питания и защищенности от хищников. Однако двух вполне одинаковых видов в природе не бывает, и поэтому при столкновении экологически близких видов наблюдаются неизмеримо более сложные явления, чем простое вытеснение одного вида другим. Поучительны опыты с двумя видами мух и двумя видами *Tribolium* (Pimental, 1965). Автор показал, что результат конкуренции между видами не остается постоянным, он изменяется и ведет к стабилизации экологической системы. Анализ опытов привел Пайментэла к следующим выводам. Первоначально повышается численность более сильного вида. Его дальнейшее развитие определяется преимущественно внутривидовыми отношениями. Малочисленный вид чаще сталкивается с видом-конкурентом, чем с особями своего вида, и совершенствуется в межвидовой борьбе. Эволюция растений также идет по пути повышения резистентности к массовому виду. В результате этих процессов численность первоначально доминирующего вида начинает падать, и начинается новый цикл развития системы. Следует обратить особое внимание на то, что столкновение двух конкурирующих видов приводит не только к разнообразию второго звена трофической цепи, но и к эво-

² Биогеоценоз — единая система, и говорить о внешних и внутренних факторах его развития можно, разумеется, лишь условно.

люционным изменениям растений. Этот вывод подтверждается и другими исследователями (Pimental, 1965), показавшими, что растения на наших глазах эволюционируют в сторону большей резистентности по отношению к животным.

Естественно, что еще более разнообразные следствия влекут за собой взаимоотношения нескольких видов животных. Попытаемся иллюстрировать это положение поистине парадоксальным примером.

Изучались взаимоотношения нескольких видов хищников с добычей (Flanders a. Badgley, 1963). Первоначально была создана модельная популяция *Anagasta kühniella*, развивающаяся на пшенице (неисчерпаемая кормовая база), и установлено, что в отсутствие врагов анагасты создает перенаселенные популяции, и большая часть личинок гибнет. Этим объясняются удивительные результаты последующих опытов: под воздействием ос, паразитирующих на личинках, и во время бактериальных эпизоотий (уничтоживших до 90% личинок) общая численность взрослых личинок не только не падала, а резко возрастала! Эффективным регулятором численности анагасты оказался хищный клещ, снижающий плотность отдельных популяций в 10—20 раз. Однако совместное действие ос и клещей не только не приводит к вымиранию анагасты, но может вызвать вспышку ее численности. Резкое снижение плотности популяции жертвы вызывает гибель хищников, а жертва увеличивается в числе. Этот результат может быть биологически осмыслен. Тип динамики численности и скорость размножения анагасты рассчитаны на хищников, которые снимают определенную часть популяции. Отсутствие хищников нарушает естественный для вида тип размножения, развивается перенаселенность со всеми вытекающими последствиями.

Не менее парадоксальный результат отношения «хищник — жертва» можно наблюдать и в неизмеримо более простых ситуациях. Так, охрана сурков в условиях заповедности увеличивает их гибель от лисиц: охраняемый сурок потерял бдительность к своим естественным врагам (Vlahout, 1959). Отношение хищника к добыче может измениться в зависимости от общего обилия и разнообразия кормовых объектов. Иноземцев (1964) показал, что избирательность в выборе корма свойственна мухоловкам преимущественно в лиственных лесах с более богатой кормовой базой. Избирательность изменяет роль вида в биогеоценозе, так как избираемые виды могут оказаться полезными. Когда «жертва» становится малочисленной, воздействие хищника приобретает новый характер. У грызунов снижение численности приводит обычно к повышению подвижности самцов, они чаще становятся жертвами хищных птиц, и соотношение полов в популяции изменяется.

Хищники — один из важнейших факторов естественного отбора, они шлифуют приспособительные особенности жертвы, вводят ее изменчивость в допустимые рамки. Снижение численности хищника ведет к увеличению изменчивости жертвы. Косвенным путем это может содействовать ее приспособлению к необычным условиям среды и, в частности, к другим видам хищных животных.

Особое значение с биогеоценологической точки зрения имеют некоторые специфические, в буквальном смысле слова уникальные особенности животных. Хороший пример — питание амфибий. Было установлено (Brode a. Gunther, 1959), что некоторые виды во время линьки поедают эпидермис и питаются скопляющимися там одноклеточными водорослями и бактериями. Это дает им возможность «голодать» до трех лет. Можно полагать, что эта особенность амфибий (а не только их способность к настоящему голоду) дает им возможность переживать резкие снижения численности объектов питания и содействовать глубокой депрессии их численности в периоды ее снижения (как известно, наиболее эффективно хищник воздействует на численность добычи во время спада ее численности). В аналогичных ситуациях животные, не способные к

голоданию (например, птицы), вынуждены были бы покинуть обедненную кормовыми объектами территорию.

Естественно, что особо сложные вопросы, связанные с анализом структуры животного компонента биогеоценоза в целом. Некоторые авторы (Fischer, 1960 и др.) связывают видовое разнообразие со степенью зрелости ценоза. Относительно бедная фауна умеренного климатического пояса объясняется ее молодостью. Северные биогеоценозы, согласно этой точке зрения, еще не достигли степени зрелости. Другие исследователи (Connell и Ogiyas, 1964) считают, что видовое разнообразие определяется потоком энергии, проходящей через трофические цепи, и стабильностью условий существования. Следовательно, чем менее стабильны условия среды, тем больше энергии затрачивается на гомеостатические реакции, популяция тратит больше энергии на поддержание собственной жизнедеятельности, чем на размножение и рост. Поэтому в относительно постоянных условиях среды популяции более многочисленны, их генетическая изменчивость возрастает, в результате возрастает и внутривидовое разнообразие и число новых видов. В развиваемых этими авторами взглядах много верного, но они не учитывают противоречивость любых, казалось бы, элементарных явлений в ценозе. Остановимся лишь на одном комплексе противоречий. Трудно представить себе менее стабильную среду, чем тундра. Тем не менее, в противоположность теоретическим представлениям авторов, аборигены тундры тратят на поддержание жизнедеятельности не больше, а меньше энергии, период размножения у них не короче, чем у «южан», нарастание численности идет не медленнее, а быстрее (Шварц, 1963). Внутривидовая изменчивость животных тундры действительно меньше, чем на юге, но это связано не с общим уменьшением потока энергии, а с однообразием среды. Наконец, для популяций многих арктических видов (например, полевок) характерна быстрая смена генераций, проходящих свое развитие в разных условиях существования. Это увеличивает генетическую разнородность популяции (Шварц, 1963; Margalef, 1961), увеличивает возможность приспособительного преобразования популяций и, в конечном итоге, ускоряет темпы эволюции (Шварц, 1965, 1965а).

Перечисленные примеры подтверждают, что одно и то же экологическое явление в разной среде может иметь разный биогеоценотический эффект. Но эти же примеры ясно показывают, что современный уровень экологических знаний позволяет предвидеть этот эффект.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УПРАВЛЕНИЯ СТРУКТУРОЙ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Знание общих закономерностей, управляющих структурой и продуктивностью биогеоценозов, позволяет наметить общие пути разработки теории управления ими.

Наиболее верный путь воздействия на биогеоценоз — это изменение внешней среды. Однако, по понятным причинам, в преобладающем числе случаев это практически невозможно. Поэтому в ближайшем будущем необходимо будет использовать иной путь — воздействовать на продуктивность биогеоценозов через его структуру. В эффективно работающих ценозах структура более сложная, трофические цепи длиннее, увеличивается количество комменсалов. Энергия используется экономно, каскад энергии проходит через много ступеней, эффективность каждой связи высокая. Отношение первичной продукции к общей продукции относительно снижается: одна и та же первичная продукция поддерживает большую биомассу. Биогеоценозы со сложной структурой требуют меньше энергии для ее поддержания.

Эти выводы, к которым пришло большинство биогеоценологов, под-казывают и средства воздействия на структуру ценоза для повышения

его продуктивности. Исходные положения, обоснованию которых посвящена эта статья, сводятся к следующему. Эффективность работы каждого звена трофической цепи определяется видовыми особенностями доминирующих видов и их конкретных популяций. Эти особенности, в свою очередь, зависят не только от общей характеристики внешней среды (климат, геоморфология и т. п.), но и от частных факторов, нередко весьма специальных и тонких (например, химизм кормовых растений), регулировать которые возможно уже на современном уровне развития биотехники. С другой стороны, продуктивность популяций определяется их структурой, связанной с физиологическими особенностями отдельных животных. Воздействовать на эти особенности также возможно уже сейчас, т. е. можно повышать продуктивность биогеоценоза. Ориентиром для этой работы могут служить общие закономерности, о которых говорилось выше.

Продуктивность биогеоценоза определяется не только продуктивностью популяций доминирующих видов, но и их сочетанием. Это открывает исключительные перспективы для направленного воздействия на жизнь ценоза.

Сущность воздействия сводится к регуляции численности и к акклиматизации. Однако подход к этим давно известным мероприятиям должен быть кардинально изменен. До сих пор при их проведении исходили из конкретных видов: стремились снизить численность вредителей, увеличить численность полезных, акклиматизировать животных, представляющих непосредственную ценность. В лучшем случае учитывается побочный результат акклиматизации, но, за крайне редкими исключениями, не учитывается биогеоценотический эффект изменения численности видов-аборигенов или акклиматизации новых. Между тем биогеоценотический подход к проблеме позволяет с более широких позиций подойти к регуляции количественного и качественного состава фауны. Мы старались показать, что внедрение нового вида (или изменение численности аборигена) может привести к совершенно парадоксальным результатам: введение в ценоз экологического двойника приводит к обогащению ценоза и к эволюции растений, уничтожение хищника снижает численность жертвы, увеличение числа видов хищников стабилизирует численность травоядных, охрана животного ведет к повышению его смертности, хищник изменяет структуру популяции жертвы, обильная кормовая база превращает полезный вид во вредителя. Эти и аналогичные им явления кажутся парадоксальными лишь до тех пор, пока не познаны закономерности биотических отношений в системе. Задача данной статьи в том и заключается, чтобы показать достаточную изученность биологических закономерностей для разработки уже сейчас на их основе теории направленного изменения биогеоценозов в сторону повышения продуктивности (имеется в виду не только объем биологической продукции, но и ее качество).

При этом наша цель — теоретически обосновать необходимость и возможность биогеоценотического подхода к любым воздействиям на природные группировки растений и животных³.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г. 1966. Методы определения биомассы диких копытных в некоторых географических зонах СССР. Материалы симпозиума по вторичной продуктивности экосистем. Варшава.
- Белова З. В. 1965. Биология личинок озерной лягушки и их пищевые взаимоотношения с молодой рыбой в дельте Волги. Автореф. канд. дис. Моск. пед. ин-т, М.
- Бухман Н. Д. и Лебедева М. А. 1954. Влияние витаминов группы В на использование жира организмами. Ин-т питания, Тез. докл. научн. сессии 30/1—4/II 1954.

³ Конкретная сторона проблемы (рекомендации и прогнозы) затрагивается нами в статье, находящейся в печати (Проблемы Севера, 1967).

- Второв П. П. 1965. О некоторых сторонах теоретической обработки количественных учетов птиц. В сб.: Современные проблемы орнитологии. Фрунзе.
- Гиляров М. С. и Перель Т. С. 1966. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза. В кн.: Программа и методика биогеоценотических исследований. Изд-во «Наука».
- Девятин В. А. 1950. Биохимия, **15**, в. 4.
- Динесман Л. Г. 1964. Позвоночные в лесных биогеоценозах. В кн.: «Основы лесной биогеоценологии» под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., Изд-во АН СССР.—1966. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза. В кн.: Программа и методика биогеоценотических исследований. Изд-во «Наука».
- Иноземцев А. А. 1963. Сб.: Орнитология, в. 6, М.
- Калабухов Н. И. 1946. Ж. общ. биол., **7**, в. 6.—1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Изд-во Харьковск. ун-та, Харьков.
- Киперварниц А. Ф. 1961. Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного освоения. Минск, Сельхозгиз, БССР.
- Криволицкий Д. А. и Шилова С. А. 1965. Вестн. МГУ, серия V, география, в. 3.
- Леутский К. М. и Леутская З. К. 1955. Докл. АН СССР, **100**, № 3.
- Макфедьен Э. 1965. Экология животных. Изд-во «Мир», М.
- Насимович А. А. 1966. Зоол. ж., **XLV**, 11.
- Науомов Н. П. 1963. Экология животных. Изд-во «Высшая школа», М.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. 1957. Ботан. ж., **42**.—1962. О радиоактивных загрязнениях биосферы и мерах борьбы с этими загрязнениями. Сб. работ Лаборатории биофизики УФАН СССР, IV, Свердловск.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Тимофеева-Ресовская Е. А. 1959. Распределение излучателей в водоемах. Совещ. по вопр. эксплуат. Камского водохранилища. Пермь.
- Тимофеева-Ресовская Е. А. 1962. Распределение радиоизотопов по основным компонентам пресноводных водоемов. Изд-во УФАН СССР, Свердловск.
- Тимофеева-Ресовская Е. А., Тимофеев-Ресовский Н. В., Гецова А. Б., Гилева Э. А., Жарова Т. В., Куликова В. Г., Милютина Г. А. 1960. Зоол. ж., **39**.
- Ходашова К. С. 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных. В сб.: «Зональные особенности населения животных». М., Изд-во «Наука».
- Шварц С. С. 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Тр. Ин-та биологии, отдельн. выпуск.—1963. Зоол. ж., **XLII**, вып. 3.—1963а. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 33.—1965. Ж. общ. биол., **26**, № 5.—1965а. Зоол. ж., **44**, в. 10.
- Blahout M. 1959. Ochrana prirody, **14**, № 5.
- Bourliere F. 1962. Terre et vie, **109**, No. 2.
- Bourliere F., Lamotte M. 1962. Terre et vie, **109**, No. 4.
- Brode W. E., a. Günther G. 1959. Science, **130**, No. 3391.
- Connell I. H. & Orians E. 1964. Amer. Naturalist, **98**, No. 903.
- Darling F. 1965. Notes on pastoralism of wild and domesticated animals. Contr. Symp. Productivity of terrestrial communities. Aberdeen.
- Ealey E. H. 1965. Relative Productivity of kangaroos and sheep in North-West Australia. Contr. Symp. Productivity of terrestrial communities, Aberdeen.
- Evans F. C. 1964. Am.-Midl. Nat., **72**, No. 1.
- Fisher A. G. 1960. Evolution, **14**, No. 1.
- Flanders S. E., Badgley M. E. 1963. Hilgardia, **35**, No. 8.
- French I. 1965. The scale of contribution of wild herbivoras to human welfare in developed lands. Contr. Symp. Productivity of terrestrial Communities. Aberdeen.
- Garfinkel D. 1964. Ecology, **45**, No. 3.
- Golley F. B. 1960. Ecol. Monographs., **30**, No. 2.
- Hairston N., Smith F., Slobodkin B. 1960. Am. Nat., **94**, No. 3.
- Hayne D. W. & Thomson D. Q. 1965. Methods for estimating Microtine abundance. Trans. Am. Wildlife and Nat. Resources Conf. No. 30., Washington.
- Hutchinson G. E. 1964. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **51**, No. 5.
- Jenkins D., Watson A., Miller G. R., Picozzi N., Parr R. A., Cumming H. G., Moor R. & Johnstone G. 1965. Nature conservancy unit of grouse and moorland ecology. Eleventh progress report. Kincardineshire.
- Lamotte M., Aguesse P., Roy R. 1962. Terre et vie, **109**, No. 4.
- Lindler A., Brandl M., Wyler E. 1956. Allgem. Forstzeitung., **67**, No. 17—18.
- Margalef R. 1961. Coll. internat. Centre nat. rech. scient., No. 94.—1965. Amer. Naturalist, **97**, No. 897.
- McNab B. K. 1963. Amer. Naturalist., **94**, No. 894.—1963a. Ecology, **44**, No. 3.
- Murdoch W. W. 1966. Amer. Naturalist, **100**, No. 912.
- Painter R. 1951. Insect resistance in crop plants., No. 4.
- Pimental D. 1965. Population ecology and the genetic feed-back mechanism. Genetic Today. Oxford — London — N. Y., Pergamon Press.

- Riney Th. 1965. The importance of wildlife as a marginal form of land use in developing countries. Contr. Simp. Productivity of terrestrial Communities. Aberdeen.
- Schmidt-Nelsen B. 1964. Proc. 6th Snt. Cong. Nutrition. Edinburg.
- Slobodkin L. B. 1964. Amer. Scientist, 52, No. 3.
- Smalley A. E. 1964. Ecology, 41, No. 6.
- Wiegert R. G. 1964. Ecol. Monogr., 34.
- Wiegert R. G. 1965. Oikos, 16, No. 1—2.
- Wiegert R. G. & Evans F. C. 1964. Ecology, 45, No. 1.
- Williams O. B. 1964. Proc. Austral. Soc. Animal Product., 5.

Статья поступила в редакцию
18.1.1967

GENERAL REGULARITIES DETERMINING THE ROLE OF ANIMALS IN BIOGEOCOENOSES

S. S. SCHWARTZ

*Institute of Plant and Animal Ecology, the Urals Branch of
the USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk*

Summary

The role of animal species in the energetic and geochemical metabolism of biogeocoenoses depends on the coefficient of the primary production consumption, efficiency of the use of the food consumed and pattern of the utilization of the energy assimilated (a relative amount of energy used for respiration, maintenance of the normal activity, growth and reproduction). Accordingly, the productivity of biogeocoenoses depends on the species composition of animals and plants they consist of and biological peculiarities of their particular populations: productivity of biogeocoenoses is related to both environmental conditions (the total amount and distribution of the solar energy) and their internal structure.
