

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

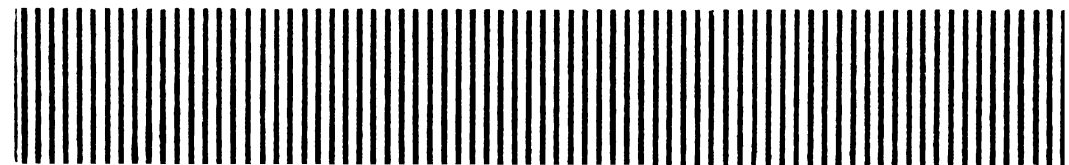
ЭКОЛОГИЯ

2

МАРТ – АПРЕЛЬ

1991

«Наука»



РАЗВИТИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПЕРСПЕКТИВ НА XXI ВЕК

Таков девиз 5-го Международного экологического конгресса, проходившего в г. Иокогама с 23 по 30 августа 1990 г. Это был крупнейший экологический форум, в котором приняли участие 1860 человек из 57 стран. Уже подобное широкое участие говорит о громадном интересе в мире к проблемам экологии. Необходимо подчеркнуть, что под «экологией» на конгрессе понимался не тот поистине необъятный круг проблем — от «экологии духа» и «экологии культуры» до технологий отдельных отраслей, который характерен сейчас для воззрений в нашей стране. Анализ докладов и демонстраций позволяет сделать вывод о том, что предметом обсуждения была биота, ее отдельные части на уровне экосистем, видов, т. е. то, что позволяет определять современную экологию как науку, изучающую надорганизменные биологические системы и их взаимодействие со средой.

Первый пленарный доклад «Развитие концепции экосистем (Golley F. V., USA), затронутый на открытии конгресса, определил четкие ориентиры в этом направлении: 1) концепция экосистем — главная тема в экологии послевоенного периода; 2) термин «экосистема» отражает весь комплекс организмов и окружающей среды; 3) необходим синтез биологического и физико-химического подходов.

Работа конгресса проходила на 9 пленарных, 109 симпозиумах и секционных заседаниях, дополненных по вечерам работой 29 групп по демонстрации стендовых сообщений. Успеть даже на 10% заседаний, проходивших по 10—15 одновременно, физически невозможно, поэтому члены советской делегации посещали секции выборочно, чтобы увидеть особо интересные стенды и сообщения, а также практиковали широкий обмен мнениями, позволивший воссоздать общую картину конгресса.

Теоретические проблемы в наибольшей степени были освещены в пленарных докладах (ежедневно, утром): 1. И. Ито. «Развитие экологии в Японии»; 2. Дж. С. Стл. «Роль физических процессов в экологии моря»; 3. В. Д. Гамильтон. «Экология секса: теории и факты»; 4. Т. Кира. «Лесные экосистемы Восточной и Юго-Восточной Азии в глобальной перспективе»; 5. Р. М. Мей. «Видовое разнообразие и стабильность сообществ»; 6. Г. В. Леви. «Радиоактивные выпадения в Европе после чернобыльской аварии и их долговременные последствия»; 7. И. Д. Фуртадо. «Экология тропических регионов».

Наибольший интерес вызвали доклады В. Д. Гамильтона и Р. М. Мей, в которых убедительно было показано, что экология разных типов размножения, разных экологических стратегий является одним из важнейших путей прогрессивной эволюции в живой природе, а структура сообществ и их видовое разнообразие также в значительной степени складываются из групп организмов с разными стратегиями размножения. На примере птиц и млекопитающих были рассмотрены темы снижения видового разнообразия в течение нашего столетия. Представляют интерес расчеты, демонстрирующие наличие связи между средними размерами отдельных групп животных и их таксономическим разнообразием. При этом уровень видового разнообразия снижается у более крупных форм.

Доклад Г. Леви был сделан на очень невысоком уровне, а экология в нем вообще отсутствовала: речь шла только о радиологии. Автор утверждал, что никакой опасности для Европы (зарубежной) выпадения после чернобыльской аварии не представляют, опасность их сильно преувеличена прессой.

Два симпозиума были посвящены вопросам структуры, динамики и стабильности экосистем. Их организаторы — С. Пимм (США), И. Ито, А. Окуда (Япония), А. Крадохвил (ФРГ). Механизмы связей между разнообразием и стабильностью экосистем обсуждались на примере травяных экосистем Серенгети (тропическая Африка) (С. Макнейтон, США). Показано, что имеется прямая связь между разнообразием, стабильностью и следующими показателями: биомасса зеленых тканей на интактных (1) и высеваемых (2) участках; устойчивость к выпасу отдельных видов растительных млекопитающих (3); способность к восстановлению после прекращения выпаса (4); способность к восстановлению после окончания сухого сезона (5). В сообществах с высоким разнообразием высокая функциональная стабильность сопровождается большой вариабельностью видового состава, в то время как в группировках с более низким разнообразием такая компенсация не наблюдается.

Соотношение разнообразия хищников и разнообразия сообщества в целом обсуждалось в сообщении С. Пимма (США), который проанализировал связь между структурой пищевых сетей и вариабельностью популяций жертвы и установил, что разнообразие хищников в сообществе связано с разнообразием видов жертв в рационе отдельных видов зоофагов. В то же время разнообразие хищников ведет к снижению видового разнообразия жертв. Влияние естественных врагов на структуру сообществ жертв был посвящен доклад Р. Холта (США), показавшего, что естественные враги ограничивают групповое разнообразие, лимитируя инвазии новых видов, и влияют на обилие резидентных видов, а также на распределение ресурсов между этими видами. Таким образом, они могут влиять в конечном счете на пространственно-временную гетерогенность местообитания. В этом же плане рассматривается и влияние насекомых-фитофагов на растительные сукцессии (В. Браун, Объединенное королевство Великобритании).

В результате полевых опытов установлено, что искусственное прекращение частичного изъятия первичной продукции фитофагами ведет к изменению конкурентных отношений в растительных сообществах и их способности к самовосстановлению, что также кардинально меняет картину структуры и динамики сообщества. Взаимоотношения между зоофагами, первичными потребителями и динамикой базовых ресурсов обсуждались на примере сообществ почвообитающих беспозвоночных в муллевых почвах буковых лесов Европы (**М. Шефер**, ФРГ). При сравнении биомассы и бюджета углерода показано, что популяции доминантных видов лимитируются скорее их пищевыми ресурсами, чем хищниками.

Обсуждались также вопросы регуляции обилия популяций отдельных видов в сообществе на уровне внутривидовых и межвидовых отношений (**Д. Логофет**, СССР). Подчеркнуто значение выбора правильной временной шкалы при изучении динамики сообщества (**Д. Рейххоф**, ФРГ).

Структурно-функциональная организация сообщества рассматривалась также на специальном симпозиуме, посвященном изучению трофических цепей. Здесь необходимо отметить доклад **Д. Кохена** (США), в котором рассматривались пищевые сети как основа для моделирования экологии сообществ в целом. Многие статистические закономерности структуры пищевых сетей описываются каскадной моделью — простой стохастической моделью случайно направленных граф. Эта модель может связать структуру пищевых сетей с такими характеристиками сообщества, как динамика и стабильность взаимодействующих популяций, соотношения размеров групп в сообществах. Показано, что с помощью данной модели можно прогнозировать соотношения между размерами местообитания и средой или максимальной длиной пищевых цепей. Новая каскадная модель, созданная на основе уравнения Лотки—Вольтерра, способна также описывать воздействия разных типов популяционных взаимосвязей, определяющих пищевые отношения, на стабильность сообщества. Распределение видов в каскадной модели ранжировано по размерам, что дает возможность связать размеры и обилие отдельных видов. Таким образом, автор убедительно показывает, что пищевые сети представляют основной фокус для количественных теоретических построений динамики сообществ. На этом симпозиуме рассматривалась также структура пищевых сетей с точки зрения коэволюции, направленной на стабилизацию отношений потребитель — ресурс (**Х. Матсуда**, **Т. Наиба**, Япония). Обсуждались принципы организации пищевых сетей на ряде примеров водных и наземных экосистем. При этом установлено, что если в водной среде наибольшее значение имеет временная организация отношений потребитель — ресурс, то в наземных сообществах преобладают закономерности пространственного распределения потоков энергии, формирующих в сумме сеть, характерную для данного типа экосистемы.

В отдельном симпозиум были выделены вопросы изучения межвидовой конкуренции с обсуждением разных типов и выражений конкуренции. Этот симпозиум был организован **Д. Конелли** (США) и **Х. Такеда** (Япония). В докладах было показано широкое разнообразие факторов, за которые конкурируют организмы, и факторов, которые определяют конкурентоспособность. Среди последних продемонстрировано большое значение симбиотической микрофлоры, а также разнообразия и обилия естественных врагов. Таким образом, конкурентоспособность отдельных видов может различаться в разных местообитаниях не только в зависимости от состава конкурирующих организмов, но и от степени сформированности мутуалистических связей.

Структура сообществ животных как результат индивидуальных взаимодействий рассматривалась в специальном симпозиуме (12 докладов), где обсуждался очень широкий круг вопросов — от социологических проблем, связанных с широким развитием урбанизации, до значения индивидуальных особенностей животных в эволюции непарнокопытных. На примере разных групп животных анализировались вопросы формирования семейных групп, организаций и охрана территорий, брачное поведение, связи между индивидуальными размерами животных, стратегией их фуражировки и репродуктивным успехом.

Теоретические аспекты популяционной экологии были представлены в симпозиуме «Гетерогенность местообитаний и пространственно-временная динамика сообществ» (организаторы — **Р. Мей**, Англия; **Е. Куно**, Япония). Рассмотрены модели пространственной гетерогенности — диффузионного распределения экосистем, и другие типы гетерогенности. Особое внимание уделено различиям стабильной пространственной неоднородности местообитания, а также гетерогенности, возникающей в результате пространственно-временных изменений сообществ; формирующих гетерогенность среды. В некоторых случаях большое значение для сообщества могут иметь случайные локальные возмущения, меняющие тип его развития (**С. Левин**, США). Большая часть сообщений базировалась на материале по беспозвоночным животным. Одним из механизмов возникновения гетерогенности местообитания могут стать мутуалистические отношения между организмами. Например, гнезда муравьев оказываются ведущим фактором, определяющим распределение мирмекохорной растительности и популяций насекомых-комменсалов (**Н. Пирс**, Австралия). Важным фактором формирования структуры хозяино-паразитарных сообществ являются особенности цикла развития паразитов и связанные с ним особенности его распределения. Это оказывается более существенным, чем конкуренция между разными видами паразитов (**А. Добсон**, США).

На ряде примеров разные специалисты показали, что модели хозяино-паразитарных отношений, распространенные в настоящее время, традиционно строятся на основе того, что распределение паразита рассматривается как функция распределения хозяина. Однако на разных объектах получены данные о том, что характер распределения паразита в меньшей мере зависит от пространственно-временной структуры отдельных стадий популяции хозяина, и это определяет его доступность и привлекательность для паразита. На примере божьих коровок создана модель случайного распределения яйцекладок в пятисотом местообитании. Сообщества жуков-навозников исследованы для анализа и моделирования структуры и динамики популяций отдельных видов в многовидовых комплексах (Х. Яасада, Япония). Автор исследовал сообщества, видовое разнообразие которых достигает 15 видов, и выделил группы видов, которые могут иметь высокую численность и служить моделью для изучения типов популяционной динамики. Среди этих видов имеются крупные и мелкие формы, откладывающие яйца в почву или прямо в навоз. Сроки вылета нового поколения у них прекращаются очень мало, что рассматривается как механизм снижения конкуренции, и структура сообщества формируется на базе временных сдвигов в циклах развития разных видов. В то же время у одних видов динамика численности в большей мере регулируется внутривидовой конкуренцией, а у других — межвидовой, что определяет структуру сообщества в целом и характер распределения ресурсов между разными видами.

На многочисленных объектах обсуждались вопросы связей между пространственной гетерогенностью местообитания, поведения, генетикой и популяционной динамикой (организаторы симпозиума — Н. Стенсет, Норвегия; Р. Имс, Япония). Показано, что такие популяционные характеристики, как демографическая структура и поток генов, часто детерминированы эволюционными механизмами взаимодействий организма со средой. Особое внимание уделено изучению эволюционных реакций разных групп организмов на пространственную гетерогенность среды, что ведет к изменению популяционной динамики и имеет следствием возникновение генетических различий. Д. Томпсон (США) исследовал эволюционно-генетические механизмы предпочтения кормовых растений у бабочек-махаонов, которые питаются растениями определенных семейств. На эти же растения самки откладывают яйца. Около 100 лет назад был зарегистрирован сдвиг предпочтения кормовых растений у отдельных подвидов, которые в настоящее время рассматриваются как отдельные виды данного комплексного супервида. У двух таких видов исследовали генетические различия, которые были найдены в первом или нескольких локусах хромосомы X и модифицировались одним или несколькими автоматическими локусами. Гусеницы этих видов могут, однако, кормиться на более широком круге растений, чем тот, который самки выбирают для яйцекладки. Эта способность гусениц также детерминирована и контролируется другой группой локусов. Локализация различий в хромосомном аппарате и создала основу для дифференцировки вида через выбор кормового объекта.

На папиллионидах (наиболее распространенный в настоящее время объект для проведения подобных исследований) были рассмотрены в рамках данного симпозиума также экологические и эволюционные факторы формирования филогенетических связей отдельных видов на основе анализа митохондриальной ДНК. Последняя обнаруживает четкие различия у разных географических популяций, что определяет интенсивный поток генов внутри одного района и наличие генетических барьеров в зонах гибридизации. Эти исследования подкреплены эволюционными данными. Особое внимание уделено значению мозаичности местообитания в формировании внутри- и межпопуляционных различий.

К группе симпозиумов, рассматривавших сообщество как результат биологических взаимодействий, относилось заседание (организаторы — Б. Р. Стриганова, СССР; Т. Абе, Япония), посвященное структуре и функционированию почвенных сообществ, на котором рассматривались взаимоотношения разных групп почвенной биоты — корней растений, микроорганизмов, почвенных беспозвоночных, и их влияние на формирование почвенной структуры, т. е. воздействие биотических факторов на формирование «косной» части почвы как биососуда.

Много внимания было уделено проблемам ландшафтной экологии. Вот несколько названий симпозиумов: «Методология в ландшафтной экологии», «Лесные экосистемы восточной и юго-восточной Азии», «Оптимизация структур сельскохозяйственного ландшафта», «Ландшафтная экология: теория и прикладные аспекты для человеческого общества», «Экология человека», «Экологические процессы в агроэкосистемах», «Взаимодействие человека и экосистем в начале человеческой цивилизации», «Теория и принципы ландшафтной экологии».

Общее впечатление от докладов, посвященных этому направлению, определялось тремя обстоятельствами. Во-первых, все они были разрозненные, не представляли единого направления и развития единой методологии, причем в методологических аспектах «ландшафт» присутствовал в очень малой мере, а сводилось дело к практике и перспективам регионального планирования в разных странах. Во-вторых, работы практически везде ведутся на великолепной картографической основе, причем в картах отражено не только состояние современной экологической обстановки, но и продуктивность растительности, ее динамика, районирование по биоклимату. Основой многих карт являются космические и аэрофотоснимки, причем в Японии компьютерная обра-

ботка карт позволяет их даже раскрашивать в общепринятые в картографии цвета и представлять в виде пространственных структур. Наиболее интересные доклады были представлены учеными Франции, ФРГ, Японии.

В-третьих, показательно, что тематика ландшафтной экологии нашла отражение в работе Международного экологического конгресса, причем это направление уже сейчас имеет много подразделений и более частных направлений исследований. Необходимо отметить, что до сих пор ни одного совещания по ландшафтной экологии в нашей стране проведено не было, хотя разрозненные работы ведутся, а в исторической перспективе наша страна стояла у истоков этого направления, если вспомнить о В. В. Докучаеве, а также о Л. Г. Раменском и других наших экологах начала 20-х годов. Уже более 20 лет в Чехословакии, ГДР, ФРГ, Швеции работают специализированные институты, занятые решением проблем ландшафтной экологии, решающие конкретные практические вопросы оптимизации территориального планирования на основе экологических принципов.

Особенно интересоваля советских участников тематика по биогенному круговороту элементов в экосистемах и его регулированию. Здесь работало несколько секций, в том числе: пищевые цепи — регуляция и ее причины; моделирование глобальных биохимических циклов и продуктивности; циклы углерода и азота в биосфере и геосфере; экология рисовых полей и контроль пестицидов.

В стендовых докладах рассматривались проблемы биохимических циклов в контрольных условиях среды. Отмечено, что деятельность человека упрощает, ускоряет циклы элементов в биосфере, и балансовые исследования веществ стали обычным методом полевой экологии. Интересные работы выполнены по экологии рисовых полей, где не только совершенно специфичны процессы фиксации атмосферного азота через сине-зеленые водоросли, но и дальнейшая циркуляция углерода и азота осуществляется через газовую фазу, используемую специфическими аэробными и анаэробными бактериями. Д. Л. Петерсон из США провел уже более сложное исследование по анализу круговорота не просто элементов, а химических радикалов, которые эти элементы образуют. В целом большинство докладов было посвящено математическому моделированию круговоротов веществ и биологической продукции, причем многих докладчиков интересовали именно математические аспекты этой работы, не имевшей часто связи с конкретной реальной природой.

Проведено специальное заседание секции по моделированию экосистем с рассмотрением глобального моделирования экосистемных процессов, биосферного изменения климата, изменений круговорота углерода и содержания двуокиси углерода. К этому направлению примыкали и доклады по загрязнению окружающей среды разнообразными токсикантами, а их свыше 50 по разным регионам, странам, загрязнителям, технологиям, методам анализа и использованию биоиндикаторов, но специальной секции для них организовано не было. Это свидетельствует о том, что проблемы загрязнения в экологии отходят на второй план в фундаментальных общеэкологических исследованиях, они переходят в разряд прикладных, научный фундамент которых уже создан. К сожалению, очень хорошие и методически красиво выполненные исследования по анализу экологических последствий загрязнения среды были представлены только постерами: например, постер Д. А. Кривоуцкого (СССР) об экологических последствиях радиоактивного загрязнения среды после чернобыльской аварии.

Отдельным направлением работ было оптимальное использование биопродукционного процесса при планировании экологических и обоснованных структур ландшафта. Это касалось биологических процессов в почвах агроценозов и, что менее традиционно, в агролесоведении, которое все больше набирает темпы на Западе, так как это один из наиболее эффективных путей повышения выхода биологической продукции с территории.

На конгрессе очень большое внимание уделялось экологии конкретных групп животных. В качестве примера можно привести ихтиологическую тематику, занимающую значительное место в общей программе. На симпозиуме «Поведение, видообразование и структура сообщества у тропических рыб» преимущественно рассматривались биотические взаимодействия. Несомненно, тропические территориальные рыбы являются весьма удобным объектом для анализа подобных явлений. Это позволило авторам собраний использовать целый ряд методов: картирование территорий, количественные оценки поведенческих актов, которые наблюдаются у рыб, охраняющих свои территории, изъятие той или иной особи с территории, анализ нерестового субстрата и манипуляции с гнездами. Характерно, что во многих исследованиях авторы объединяли рыб разных видов в экологические группы по типу питания и особенностям размножения. Широко проводились сопоставления конкретных данных по рыбам морского побережья и пресноводных тропических водоемов.

В большинстве работ исследователи прямо или косвенно стремились ответить на вопрос о поведенческих механизмах создания и поддержания того исключительного видового разнообразия, которое наблюдается в тропической зоне. Второй вопрос, который рассматривался практически в каждом докладе, касался внутри- и межвидовой конкуренции.

Следует отметить, что исследования рыб речных сообществ в последние 25 лет были весьма плодотворными, и это в немалой степени связано с успешной разработ-

кой методик и инструментально-приборной базы (электроловильные установки, видеотехника, телеметрия и др.).

Реки, как и многие другие экосистемы, испытывают существенное влияние человека, выражающееся в загрязнении воды, спрямлении русел, зарегулировании стока путем строительства плотин, эвтрофикации и др. Однако большинство докладов симпозиума «Экология рыб проточных вод в естественных местообитаниях» касалось естественных ситуаций, позволяющих изучить особенности образа жизни отдельных видов и их взаимодействия.

Реки привлекают ихтиологов не только из-за удобства получения экологической информации по отдельным видам. Специфика речных экосистем приводит к возникновению ряда адаптаций у рыб. В частности, в реках северных и умеренных широт происходит размножение и раннее развитие многих хозяйственно ценных проходных видов. В этой связи хочется выделить доклад известного канадского исследователя **Д. Ноакса**, в котором на обширном материале показано, что плотность молоди лососевых в реке находится в обратной зависимости от площади охраняемых пищевых территорий, которые в свою очередь тесно связаны с размерами рыб.

В заключительной дискуссии симпозиума прозвучала мысль о важности пропаганды природоохранных мероприятий в отношении рек, при этом подчеркивалась необходимость охраны всей речной системы, а не отдельных участков русла.

Симпозиум «Экосистемное функционирование экотонов прибрежий и экотонов вода—суша» представлял программу МАБ «Роль экотонов вода—суша в управлении и восстановлении ландшафтов». Доклад одного из лидеров этой программы **А. Декампа** из Франции касался гипотезы, выдвинутой в отношении экотонов. Предполагается, что в случаях глобальных изменений среды компоненты экотонов вода—суша являются более чувствительными элементами ландшафта, чем водные и наземные экосистемы, с которыми они взаимодействуют. Однако в речных ландшафтах экотоны вода—суша подстраиваются к естественным изменениям через внутренние механизмы. В связи с этим считают, что речные экотоны в большей степени чувствительны к уменьшающим гидрологическую изменчивость зарегулированиям рек, чем к глобальным изменениям условий.

Симпозиум «Роль рыб и (или) птиц в регуляции водных экосистем» представлял одно из направлений гидробиологии, интенсивно разрабатываемое в последнее время. В значительной степени симпозиум был посвящен проблеме биоманипуляции (или каскадному эффекту), поставленной около 30 лет назад чехословацким ученым Хрбачком и заключающейся в том, что биологические взаимодействия (например, выедание хищниками зоопланктона) могут существенно изменить структуру и функционирование всей озерной экосистемы (включая первичное продуцирование).

Так, доклад известного израильского гидробиолога **М. Гофена** был посвящен экологической катастрофе, произошедшей в африканском озере Виктория после вселения туда в 50-х годах нильского окуня. Вселенец практически уничтожил несколько десятков видов хаплогромисов, что вызвало существенные перестройки во всей экосистеме озера (изменение питания других видов рыб, рост биомассы фитопланктона, ухудшение качества воды и др.).

Советские ихтиологические исследования были представлены материалами по динамике популяций рыб из периодически пересыхающих водоемов Монголии (**Ю. Ю. Дгебуадзе, ИЭМЭЖ**).

В целом следует сделать заключение о том, что современная экология все больше становится математизированной наукой. Математическая экология с собственной проблематикой приобрела уже все права гражданства, серьезные фундаментальные разработки в общей и прикладной экологии без использования математического моделирования изучаемых процессов не воспринимаются всерьез. Актуальным является экологически обоснованное использование природных ресурсов: земель, вод, биологических ресурсов, а также создание экологически оптимальных структур ландшафта и продукционных процессов в результате хозяйственной деятельности человека. Сельскохозяйственная экология во многом определяет направления работ в ряде областей, особенно в биогеохимии окружающей среды, математическом моделировании продукционного процесса и биогеохимических циклов элементов. Собственно японские работы зачастую были выполнены на отличной природной базе, имели четкую прикладную направленность, но были явно вторичными по применяемым идеям и методологии.

Конгресс был блестяще организован ИНТЕРКОЛОм, Японским экологическим обществом при содействии и поддержке руководства префектуры Канагава и г. Иокогама. Обмен научной информацией, новые научные контакты участников конгресса безусловно послужат делу развития экологических исследований и охране окружающей среды.

В. Н. Большаков

Институт экологии растений и животных УрО АН СССР

Ю. Ю. Дгебуадзе, Д. А. Криволицкий, Б. Р. Стриганова

ИЭМЭЖ имени А. Н. Северцова АН СССР