ЭКОЛОГИЯ КРУПНЫХ ТАКСОНОВ

ЧАСТЬ 1: ПЕРИОДИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОСТРАНСТВА METAZOA

Д. Н. Киселев, *Ярославский государственный педагогический университет*

Изучение экологического пространства мегатаксонов представляет самостоятельную область фундаментальной экологии и позволяет выявить ключевые особенности экологической структуры биосферы. На основе принципа периодических таблиц разработана методика изучения экологического разнообразия любых частей экологического пространства, широты и состава адаптивных зон крупных таксонов.

The study of megataxons ecological space represents an independent area of fundamental ecology and allows to reveal key singularities of the biosphere ecological space. On the basis of a principle of periodic tables the procedure of study of an ecological diversification of any parts of ecological space, a breadth and a compound of the large taxons adaptive zones is developed.

Введение. В настоящее время общая биоэкология является весьма разветвленной наукой, изучающей экологию особи, популяции, вида и сообщества. Ее соответствующие подразделения (аутэкология, демэкология и синэкология) обладают своими собственными целями, задачами и методами исследования и понятийным арсеналом. К вышеперечисленным объектам изучения логично добавить и таксоны рангом выше вида. Представляется, что экологические особенности и закономерности формирования крупных таксонов не сводимы полностью к таковым сообщества и вида и, тем более, популяции и особи. Соответственно, для их изучения требуются самостоятельные концептуальная база и методы исследования. В современной биоэкологии не существует раздела, посвященного экологии крупных таксонов. Эти вопросы отчасти рассматриваются в соответствующих разделах систематики, частично — эволюционной теории (раздел, посвященный макроэволюции). Ни та ни другая область почти не рассматривают проблем экологической уникальности конкретного таксона в рамках всего органического мира или отдельных царств, экологической классификации крупных таксонов и их роли в биосфере. Устоявшееся представление о биосфере как о совокупности экосистем разного ранга не раскрывает другого аспекта биосферы как совокупности крупных таксонов, занимающих в ней вполне определенное место и имеющих определенную функцию. Знания подобного рода должны существенно уточнить понимание вопросов функционирования и развития биосферы, вымирания таксонов и биосферных кризисов. Эти же знания позволят точно оценить у крупных таксонов величину биологического прогресса, к признакам которого можно отнести и экологическое разнообразие (широту экологического пространства) как функцию трех критериев биологического прогресса (увеличение численности, расширение ареала, прогрессивная дифференциация по А. Н. Северцову, [1]).

Ниже рассматриваются закономерности экологии крупных систематических групп на примере 51 таксона многоклеточных животных рангом выше отряда, или мегатаксонов (по В. Н. Шиманскому, [2]), в основном классов. Цель настоящей работы заключается в выяснении степени экологической самостоятельности и внутренней цельности мегатаксонов, а также их роли в формировании экологической структуры биосферы.

Основной задачей при изучении экологии крупных таксонов является выяснение положения таксона в экологическом пространстве более крупного таксона или всей биосферы. В связи с этим необходимо определиться в терминологии этого понятия. В широком смысле экологическое пространство определенного таксона, представляющее совокупность условий и ресурсов, к которым он адаптирован, представляет его экологическую нишу. Однако, несмотря на неоднозначное или неотчетливое понимание таксономической принадлежности этого термина разными авторами (организм [3]; организм, вид животного («animal species») [4]; вид любого надвидового таксона («a species») [5, 6, 7]; особь, популяция, вид [8]; организменная единица, особь, популяция, вид [9]) его употребление применимо в первую очередь для вида. Для таксонов надвидового ранга предпочтительней термин «адаптивная зона» [10]. Его автор, Дж. Симпсон, применял его для любых таксонов и понимал под ним совокупность условий, к которым адаптирован таксон. Характерными свойствами адаптивной зоны, по Симпсону (не дословно), являются её комплексность и широта. Комплексность определяется совокупностью всех различимых условий и ресурсов, входящих в адаптивную зону. В этом смысле адаптивная зона, как и экологическая ниша, по Хатчинсону [8], является -мерным гиперобъемом. Широта адаптивной зоны определяется диапазоном (градиентом) основных лимитирующих факторов, к которым адаптирован таксон. При этом широта адаптивной зоны увеличивается с рангом таксона. В соответствии с этим можно выделять адаптивные зоны рода, семейства, отряда, класса, типа и пр. Широта адаптивной зоны таксона является пластичной и способна изменяться со временем [11].

Синонимом адаптивной зоны является термин «экологическая зона» [10]. Авторского определения этого термина не существует, и впоследствии некоторые исследователи использовали его вместо понятия «адаптивная зона» [12]. В связи с этим данный термин лучше не употреблять.

Экологические ниши и адаптивные зоны относятся к экологическому пространству, занятому живыми организмами. Соответственно, справедливо выделение термина для незанятого экологического пространства — экологическая лицензия [13]. Употребление этого термина имеет смысл в том случае, если существует занятое каким-либо таксоном экологическое пространство. Зачастую объем последнего неизвестен или только гипотетичен, поэтому рассуждать о принадлежности какого-либо экологического пространства к экологической нише, адаптивной зоне или экологической лицензии неправомочно. При изучении экологии отдельного таксона изолированно от других таксонов выделяемые его адаптивные зоны и экологические лицензии являются относительными, т. к. могут перекрываться адаптивными зонами и экологическими лицензиями других таксонов. В абсолютном смысле экологической лицензией является экопространство, вообще не занятое организмами, поэтому все термины, обозначающие экопространство отдельных таксонов, имеют относительный характер. Иными словами, «экологической лицензии вообще», как и «экологической ниши вообще» не существует. Между тем, применение данных терминов именно в таком контексте встречается в литературе часто. Передача всех этих терминологических и смысловых нюансов сильно усложняет изложение материала. В связи с этим, в особенности при моделировании экологического пространства, возникает необходимость в более абстрактном термине, безотносительном к заполненности или незанятости экологического пространства, с помощью которого можно было бы обозначить любой его объем с любым спектром параметров. В данной работе часть экологического пространства такого рода предлагается называть экомером (от греч. mer — часть). Экомером является одномерное или n-мерное экологическое пространство с любой степенью широты. Также

удобно выделять наименее различимую часть экологического пространства, неделимую в заданной системе измерения, его элементарную единицу, называемую здесь элементарным экомером (экоэлементом). Любой экомер можно представить как совокупность экоэлементов. С их помощью можно, с той или иной степенью детальности, определять экологическую широту (или объем) адаптивных зон и экологических лицензий при использовании метода периодических таблиц. Совокупность адаптивных зон определяет экологическое разнообразие (экоразнообразие) сообществ или любых структурных частей биосферы.

Методика. Для того чтобы оценить экологическое своеобразие каждого таксона, необходима единая система измерения всего разнообразия адаптивных зон с учетом их максимальной широты. Поскольку адаптивная зона является n-мерной величиной, то измерительная система должна включать в себя, по возможности, наибольшее количество условий и ресурсов в различных диапазонах. Технически это представляет весьма сложную задачу, а в абсолютном смысле — невыполнимую, поскольку разнообразие условий и ресурсов, к которым адаптирован таксон, может быть очень большим. Метод графиков позволяет построить модели лишь 1—4-мерных адаптивных зон (или экологических ниш), удобных для восприятия. Поэтому для описания более полной картины, по более чем 4 признакам, этот метод малоприемлем.

Наиболее удобным методом для описания n-мерного пространства представляется принцип периодических таблиц. Вопросы создания таких таблиц рассмотрены Э. Пианки [9] для экологических ниш. Для адаптивных зон и экомеров построение периодических таблиц имеет аналогичный характер. По принципу периодической таблицы адаптивных зон Л. А. Невесской [14] разработана экологическая классификация морских беспозвоночных, включающая 56 подразделений из 8 рядов этологического типа и 7 групп трофического. Существует опыт применения периодических классификаций и в фитоценологии [15].

При составлении периодической таблицы в данной работе соблюдаются следующие принципы:

1. Используется более 4 и до 20 измерений экомера, соответствующих единичным условиям и ресурсам или их совокупностям. Увеличение числа измерений свыше 20 делает таблицу слишком громоздкой и затрудняет её использование.
2. Для оценки разнообразия экологических форм при выборе измерений ставилось целью максимально уменьшить долю морфоэтологических компонентов (измерений жизненных форм) из системы. В основном отбираются измерения факторов среды — условий и ресурсов. Поэтому формирующаяся матрица для экологической классификации организмов не является строго этолого-трофической. Полностью избежать этологической компоненты при формировании таблицы невозможно (сохранены группы планктона, нектона, фильтраторов, неподвижных, полуподвижных и подвижных животных для водного экомера), при этом учтен опыт ранее разработанных этологических и этолого-трофических классификаций, в основном для водных организмов [16, 17, 18, 19, 20, 21, 14].
3. Среди измерений используются как качественные (совокупности единичных условий и (или) ресурсов), так и количественные (единичные условия или ресурсы). Качественные измерения являются комплексными и зависят от других факторов (например экомер леса, хотя его можно количественно выразить через множество признаков). Количественные признаки фрагментируются. Например, по размеру жертвы можно выделить крупных и мелких хищников (т. к. размер тела хищника есть функция размера жертвы). Зоофагов с противоположным размерным соотношением можно отнести к паразитам и полупаразитам.
4. Из всего разнообразия условий и ресурсов выбираются наиболее важные, лимитирующие. Только в этом случае таблица будет «работать», т. е. будет наблюдаться дифференциация адаптивных зон таксонов в системе экомеров.
5. Все выбранные условия и ресурсы, формирующие измерения экомеров и адаптивных зон, должны обладать определенной широтой, соответствующей рангам исследуемых таксонов. При

уменьшении ранга таксонов число измерений должно увеличиваться, а их широта уменьшаться. Например, для характеристики адаптивной зоны хищников типов или классов достаточно указать только размер жертвы, выраженный через размер хищника (хищники (зоофаги) крупные или мелкие). Для адаптивной зоны семейства такие измерения будут недостаточны для выявления специализации и потребуется сужение широты по размеру, введение дополнительных измерений по поведению и пр. (например хищники крупные, средние и мелкие, скрадывающиеся или активные и пр.). Поскольку в данной работе рассматриваются только мегатаксоны (классы и типы), число измерений экомеров, используемых для изучения экологического пространства, ограничено.

6. Все измерения комбинируются в системе периодических рядов и групп с приоритетом компактности. Расположение тех или иных признаков в рядах или группах в соседстве с близкими по свойствам признакам не является строго принципиальным и также подчинено принципу компактности (в отличие от периодической таблицы химических элементов).

Периодическая таблица экомеров, построенная по лимитирующим признакам, может иметь любое их сочетание и число. Для сравнительного эффекта важно, чтобы анализ широты экологического пространства всех изучаемых таксонов проходил в единой системе координат.

Разработанная ниже периодическая таблица экомеров многоклеточных животных построена с учетом вышеуказанных принципов по следующим 17 измерениям:

Измерения адаптивной зоны	**Экомеры**
1. Характер окружающей среды	Водный и сухопутный
2. Соленость	Морской, солоноватоводный и пресноводный
3. Глубина бассейна	Глубоководный и мелководный, литоральный, сублиторальный, абиссальный
4. Гидродинамика	
5. Освещенность	
6. Вертикальная зона бассейна	Бентосных, пелагических, плейстонных животных
7. Характер грунта (для бентоса)	Твердых и мягких грунтов
8. Абсолютная подвижность	Неподвижных, полуподвижных и подвижных животных
9. Относительная подвижность	Планктонных и нектонных животных
10 Температура воды (для водных экомеров)	Холодноводный и тепловодный
11 Зональный тип климата (для сухопутного экомера)	Экваториального, тропического, субтропического, умеренного, субполярного, полярного климатических поясов
12 Региональный тип климата (для сухопутного экомера)	Морского и континентального климатов

13. Тип ландшафта (для сухопутных экомеров)	Горных, лесных, степных, пустынных, островных, пещерных ландшафтов, тундры, саванн
14. Влажность воздуха	Околоводный, почвенный, наземный нижнего и верхнего ярусов, наземно-воздушный, водновоздушный
15. Высота обитания над уровнем земли	
16. Объект питания	Зоофагов, фитофагов, сапрофагов, паразитов, фильтраторов (сестонофагов)
17. Размер объекта питания (выражен через размер тела)	Крупных, средних, мелких животных, микропланктона, мезопланктона, макропланктона

На основе комбинации этих признаков разработаны 2 периодические таблицы: сухопутного и водного экомера (табл. 1, 2). При пересечении ряда и группы образуется ячейка, представляющая многокомпонентный экомер из 6–9 измерений. Эта ячейка является наименьшей частью экологического пространства в данной системе измерений — экоэлементом. Периодическая таблица сухопутного экомера содержит 2695 экоэлементов, водных – 1260. Среди экоэлементов водного экомера определенную долю (216) занимают бессмысленные (например глубоководный литоральный, мелководный абиссальный экоэлементы, неподвижного нектона и пр.), которые следует исключить при заполнении таблицы. Поэтому размер водного экомера в данной системе измерений не превышает 1044 экоэлементов.

Периодическая таблица экомеров обладает свойством периодичности изменения свойств по рядам и группам. Однако её структура имеет лишь поверхностное сходство с таковой таблицы Менделеева, в силу того что изменение свойств в экоэлементах не имеет четкой закономерности или силы периодического закона. В периодической таблице химических элементов этот закон определяется строгим возрастанием атомной массы элементов. Экоэлементы не могут быть расположены с такой же последовательностью, поскольку не обладают стабильным внутренним содержанием и способны характеризоваться любым количеством самых разных таксонов. Упорядочить экоэлементы в строгую последовательность можно по каким-то эмерджентным свойствам экологического пространства, например по биоразнообразию (в порядке возрастания), однако выявление этих свойств требует специальных исследований.

При создании таблицы были соблюдены некоторые условности с целью снизить её громоздкость. Например, не выделен экомер симбионтного типа питания, свойственный для погонофор, герматипных кораллов и др. Его введение увеличило бы таблицу водного экомера, как минимум, ещё на 6 групп. Поэтому погонофоры при заполнении таблицы несколько искусственно были отнесены к фильтраторам, герматипные кораллы — к мелким хищникам и фильтраторам.

При заполнении периодических таблиц учитывается все разнообразие экологических типов внутри таксона, а также в течение онтогенеза. Так, представители таксонов, отличающихся сложным онтогенезом (с метаморфозом), на протяжении своей жизни 2–4 раза меняют своё положение внутри экомеров (гидроидные, сцифоидные, трематоды, цестоды, оболочники, амфибии и пр.). В периодической таблице они характеризуются сопряженными двойными или тройными экоэлементами, которые для наглядности соединяются прямыми линиями. Подобные экоэлементы называются здесь сложными, в противоположность простым, состоящим из одного экоэлемента. Адаптивная зона крупных таксонов после заполнения таблицы будет характеризоваться совокупностью сложных и простых экоэлементов.

После заполнения периодической таблицы становится возможным определить

объемы заполненного экологического пространства (как совокупность адаптивных зон) и экологических лицензий. На этом этапе исследования проводится измерение широты адаптивных зон таксонов. При этом широта адаптивной зоны равна сумме экоэлементов, в которых отмечен данный таксон.

Материал по каждому крупному таксону заносился в отдельную периодическую таблицу. Занесение данных в таблицу протекало в два этапа:

1. *Индуктивный этап.* Заполнение основано на обобщающих сводках по экологии таксона. В крупных справочных руководствах им посвящены отдельные главы. Это обычно быстрая эвристическая процедура, после которой в общих чертах просматриваются объем и границы адаптивной зоны таксона.
2. *Дедуктивный этап.* Основной, длительный этап, при котором используются данные по экологии мелких, подчиненных таксонов (субтаксонов). Для систематических групп с относительно небольшим видовым разнообразием (например млекопитающих) просматриваются субтаксоны родового и в особых случаях видового ранга. В крупных таксонах, включающих десятки и сотни тысяч видов (насекомые, нематоды, моллюски и др.), основное внимание уделяется семействам, реже родам.

Составленные периодические таблицы применимы для изучения как современных, так и ископаемых крупных таксонов животных. В данной статье приведены результаты только по современным таксонам. В число рассматриваемых таксонов не включены мезозой, сипункулиды, приапулиды, волосатики, камптозоа, скребни, лорициферы.

Литература по экологии отдельных таксонов практически необозрима. Для изучения адаптивных зон классов и типов достаточно использовать обобщающие сводки по различным систематическим группам. Материалом для заполнения периодических таблиц послужили в основном общие зоологические справочные издания [22–55].

Адаптивная зона и экологическая лицензия Metazoa. Периодические таблицы заполнялись данными по 50 крупным таксонам современных Metazoa, включающим 17 типов и 36 классов (табл. 3). Заполненная часть водного и сухопутного экомеров таблиц 1 и 2 представляет адаптивную зону всех многоклеточных животных. Соответственно, незаполненная часть является экологической лицензией этой группы. Адаптивная зона Metazoa имеет определенную широту, равную 430 экоэлементов (41,18%) для водного экомера и 1093 (40,55%) для сухопутного. Как видно, большая часть экологического пространства оказывается незанятой и принадлежит к экологической лицензии — 677 экоэлементов (64,82%) для водного экомера и 1602 (59, 44%) для сухопутного.

К экологической лицензии Metazoa относятся экомеры, потенциально возможные для освоения (т. е. не бессмысленные), но видимо, энергетически мало выгодные. В водном экомере к ним относятся, главным образом, ряд экоэлементов неподвижного или полуподвижного бентоса и планктона пресных, солоноватоводных вод и морской пелагиали. В сухопутном экомере к экологическим лицензиям относятся, в основном, приполярные и полярные области экологического пространства, экоэлементы крупных сапрофагов и, в меньшей степени, пещерные и пустынные экомеры.

Характерно, что уровень освоенности экологического пространства (широта адаптивной зоны) Metazoa находится примерно на одном уровне — в районе 40 %, т. е. является одинаковым как для водного, так и сухопутного экомера. Согласно современным представлениям о развитии биосферы, освоение сухопутной среды многоклеточными животными началось с раннего силура [35], т. е., как минимум, на 270–300 млн лет позднее, чем водной (поздний рифей-венд). Близкий уровень широты адаптивных зон Metazoa водного и сухопутного экопространств позволяет полагать, что освоение водных эколицензий многоклеточными животными в настоящее время уже не происходит. Водная среда, очевидно, освоена давно, вероятно, к середине мезозоя, когда рептилии впервые заполнили эколицензий крупных верховных морских хищников, после чего наступил этап конкурентного вытеснения в адаптивных зонах. Освоение сухопутной среды, в основном, завершено, поскольку активное заполнение вышерассмотренных эколицензий

Таблица 1

Периодическая таблица водного экомера. Цифрами обозначено количество таксонов, присутствующих в экоэлементе

				литорали																			сублиторали																			батиали и абиссали												пелагиали									
				бентоса												планктона			нектона		параз.		бентоса												планктона			нектона		параз.		бентоса												планктона			нектона		плейстон			параз.	
				твердых грунтов						мягких грунтов													твердых грунтов						мягких грунтов														твердых грунтов						мягких грунтов															
				зоофагов		фильтраторов		фитофагов		зоофагов		фильтраторов		фитофагов		микропланктона	мезопланктона	макропланктона					зоофагов		фильтраторов		фитофагов		зоофагов		фильтраторов		фитофагов		микропланктона	мезопланктона	макропланктона					зоофагов		фильтраторов		фитофагов		зоофагов		фильтраторов		фитофагов		микропланктона	мезопланктона	макропланктона							
				крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких				крупного	мелкого	наружных	внутренних	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких				крупного	мелкого	наружных	внутренних	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких	крупных	мелких				крупного	мелкого	зоофагов	фильтраторов	фитофагов	наружных	внутренних
пресноводный	подвижных	холодноводный			5		2		4		6		6		4	9	3		2	2	6	4		4		2		3		5		5		5	9	1		1	2	6	4																						
		тепловодный			6		2		5		5		7		7	8	4		4	3	7	5		5		1		4		5		6		4	7	1		2	3	7	4																						
	полуподвижных	холодноводный				1	1		1				1		1	1					3	4			1	1		1				1		1	3					3	3																						
		тепловодный				1	1		1				1		1	1			1		3	3			1	1		1				1		1	3					3	3																						
	неподвижных	холодноводный				1	1														1	1			1	1														1	1																						
		тепловодный				1	1															1			1	1															1																						
солоноватоводный	подвижных	холодноводный		1	5		1		2				4	1	5	9	1		2	1	7	4	1	5		2		4	1	7		3	1	6	9	1		2	1	6	4																						
		тепловодный		1	6		1		2				4	1	6	8	1		3	2	7	4	2	5		1		4	1	6		4	1	6	9	1		2	2	6	4																						
	полуподвижных	холодноводный			1		1		1		1		1			1					3	3		1		1				1		1	1	1	3					3	3																						
		тепловодный			1		1		1		1		1			1					3	3		1		1				1		1	1	1	3					3	3																						
	неподвижных	холодноводный			1	1	1						1									1			1	1															1																						
		тепловодный			1	1	1						1									1		1	1	1															2																						
морской	подвижных	глубоководный																																									1	3	1	2	1	2	6	2	3	1	4	12	7	7	3	7				2	1
		мелководный	хол.	3	9		2		4	1	5	2	4	1	5		4	1	3	3	7	5	4	13		5		2	2	5	6	4	2	7	18	2	2	7	6	8	5													6	5	3	2	5				2	1
			тепл.	5	9		2	1	4		6	3	3	1	5		4	2	3	3	7	1	5	11		5		2	2	6	6	3	2	6	18	4	2	7	7	8	5													1	7	5	6	7	2			3	1
	полуподвижных	глубоководный																																									1		2		1		1		2		2	4	4								
		мелководный	хол.		3	1	3	1	4		1		1		1	5				1	5	4		2	1	3		2	1	3		2		1	9	1		1	2	5	4													6	2	1	1	2	1			1	
			тепл.		3	1	3	2	4		1		2	1	1	6	1	1		1	5	4		2	1	4		2	1	3	1	2		1	8	1	1	2	2	6	4													2	3	2	1	2	2	1		1	1
	неподвижных	глубоководный																																									1	2	6			3		2	7			2									
		мелководный	хол.	1	2	6	5			1			1			1						1	2	2	7	13			3		1	5			1						1																						
			тепл.	2	2	7	6			1			1			1						1	3	2	7	11			2	1	1	4			1						1																		1				

Таблица 2

Периодическая таблица экомера суши. Цифрами обозначено количество таксонов, присутствующих в экоэлементе

экомеры			околоводный									почвенный									наземный (верхнего яруса)									наземный (нижнего яруса)									наземно-воздушный									водно-воздушный									паразиты
			крупн.			средних			мелких			крупн.			средних			мелких			крупн.			средних			мелких			крупн.			средних			мелких			крупн.			средних			мелких			крупн.			средних			мелких		
			зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	зоофагов	фитофагов	сапрофагов	
арктический	горный	конт.																																																					
		морск.																																																					
	тундры	конт.																																																				
		морск.	2			1																																															
	пустынный																																																					
	островной		2			1																																																
субарктический	горный	конт.																																							1	1														
		морск.																																							1	1														
	лесной	конт.																																					1	1														1
		морск.																																					1	1														1
	тундры	конт.																																					1	1														1
		морск.	2			1																																	1	1														1
	островной		2			1																																	1	1														1
умеренный	горный	конт.							1	1																																												
		морск.				4		1	7	3	3						1	5	1	5				1	1					1	1		2	1	1	2	4	4	1			2	1		1	1		1	1		1	1		2
	лесной	конт.	1			5	1	2	7	4	3	1				1	1	5	3	5				1	1		2	1		1	1		4	1	1	3	4	4	1	1		2	1		1	1		1	1		2			2
		морск.	1			4	1	2	7	5	3	1				1	1	5	3	5				1	1		2	2		1	1		4	1	1	3	4	5	1	1		2	1		1	1	1	1	1		2			2
	степной					3	1	1	7	4	3	1				1	1	3	2	4				1	1		2	2		2			3	2	1	3	4	3	1	1		1	1		1	1	1	1	1		1			2
	пещерный					3			5	4	3					1	1	5	1	6																						2	3	3				1	1					1			2
	пустынный					3	1	1	4	1	2	1						3		3																						2	2				3	3	2	1	1	1	1	1			2
	островной		3			3	1	1	7	5	3	1				1	1	5	2	4										1	2		3	1		3	4	4	1	1		2	1					1			2			1
субтропический	горный	конт.							1	1																																												1
		морск.				3	1	1	7	5	3						1	6	3	5										1	1		4	1	1	4	4	4	1	1		2	1		1	1	1	1	1		2			2
	лесной	конт.	1			4	1	1	7	4	3	1			2	1	1	6	4	5		1		1	1		3	1		1	1		4	1	1	4	4	4	1	1		3	1		1	1	1	1	1		2			2
		морск.	2			4	1	1	7	5	3	1			3	1	1	7	4	5		1		1	1		3	2		1	1		4	1	1	4	4	5	1	1		3	1		1	1	1	1	1		2			2
	степной		2			4	1	1	7	4	3	1			1	1	1	3	2	4							2	2		1	2		3	3	1	3	4	3	1	1		1	1		1			1			2			2
	пещерный					1		1	7	4	4				1			6	1	5																						1	1		3	3	3	1	1		2	1		1	1	1	2
	пустынный					3	1	1	4	2	2				1	1	1	3		3																						1	2		3	4	2	1			1	1		1	1		2
	островной		1			3	1	1	7	5	3					1	1	5	2	5	1			1			1			2	2		3	2		4	4	3	1			3	1					1			2			1
тропический	горный	конт.							3	1																																											1
		морск.				3	1	1	7	5	3				1	1	1	2	5	1		1		1	1		2	2		1	1		4	1	1	4	3	4	1	1		2	1		1	1	1	1	1		2			2
	лесной	конт.	2	1		4	1	1	7	4	3	1			4	1	1	7	3	5		1		2	1		3	2		2	2		5	1	1	4	4	4	1	1		3	1		1	2	1	1	1		2			2
		морск.	2	1		4	1	1	7	5	3	1			2	1	1	6	3	5		1		2	1		3	2		2	2		5	1	1	4	4	4	1	1		3	1		1	2	1	1	1		2			2
	пещерный					3	1	1	1	2	2				1			3		4																						2	2		3	4	3	1			1			1	1		2
	пустынный					1		1	6	4	4						1	5	1	5																						1	1		4	3	3	1				1		1	1		2
	островной		2	1		3	1	1	7	5	3				1	1	1	5	1	5	1			1	1		1	2		3	3		2	2		4	4	3	1			3	1					1			2			1
субэкваториальный	саванный	конт.		1		2	1	1	6	4	2	1			1	1		3	1	3							3	2		3	3		3	2								1			2	1					1			3			1
		морск.	1	1		4	1	1	7	5	3	1			4	1	1	7	3	5				1			3	2		3	3		5	2	1	2	2	3	1			3	1		1	2	1	1			3			2
	горный	конт.				1		1	3	1	1							3	1	4																						2	1	4							1			1			2
		морск.				3	1	1	7	5	3				5	1	1	7	2	5	1			2	1		2	2		2	2		5	1	1	4	4	4	1			2	1		1	2	1	1			1			2
	лесной	конт.	2	1		1	1	1	7	4	3	1			3	1	1	6	3	5		1		2	1		3	2		2	2		7	2	1	4	4	4	1	1		3	2		1	2	1	1			3			2
		морск.	2	1		1	1	1	7	5	3	1			5	1	1	7	3	5		1		2	2		3	2		2	2		6	2	1	4	4	5	1	1		3	2		1	2	1	2			3			2
	пещерный					1			4	2	2							3		4													1			3	3	3													1			1
экваториальный	горный	конт.				1		1	3	1	1							1	1	1							2	2								1	3	3															1
		морск.	1			4	1	1	7	5	3				5	1	1	7	1	5		1		1	1		2	2		2	2		4	1	1	4	4	5	1	1		3	1		1	2	1	1			1			2
	лесной	конт.	1	1		4	1	1	7	4	3	1			5	1	1	6	3	5		1		2	2		3	2		2	2		5	2	1	4	4	5	1	1		3	3		1	2	1	1			1			2
		морск.	1	1		4	1	1	7	5	3	1			7	1	1	7	3	5		1		2	2		3	2		2	2		5	2	1	4	4	5	1	1		3	3		1	2	1	2			2			2
	пещерный					2			4	2	2				1		1	4		5													1			3	3	3	1	1		1	1		1	1	1	1			2			2
	островной		2	2		3	1	1	7	5	3				3	1	1	4	1	5		1		1	1		1	1		3	3		4	4	5	1	1		3	1					1			2			3			1

Таблица 3

Широта адаптивной зоны и количество экоэлементов различных экомеров у крупных таксонов Metazoa

Экоэлементы / Таксоны	общее количество	простые	сложные	морского экомера	солоноватоводного экомера	пресноводного экомера	экомера суши	зоофагов	фитофагов	монотаксонные	политаксонные
1. Porifera	35	8	24	19	8	8	0	0	35	0	35
2. Hydrozoa	33	2	14	22	7	5	0	24	0	7	26
3. Scyphozoa	23	0	11	24	0	0	0	23	0	1	22
4. Anthozoa	38	32	3	38	0	0	0	33	0	11	22
5. Ctenophora	20	16	2	20	0	0	0	18	2	4	16
6. Turbellaria	172	166	8	32	34	24	82	162	10	7	165
7. Trematoda	100	48	67	20	20	20	41	85	0	1	84
8. Cestoda	88	77	131	17	16	15	41	77	0	11	77
9. Nematoda	313	313	160	25	20	22	253	214	99	8	305
10. Nemertini	76	76	0	10	10	8	48	0	64	1	75
11. Rotatoria	64	64	0	12	12	12	28	66	10	6	58
12. Archiannelida	22	0	12	10	8	4	0	0	22	0	22
13. Polychaeta	107	0	87	76	28	14	0	107	55	26	81
14. Oligochaeta	184	182	2	0	0	30	154	14	170	79	105
15. Hirudinea	129	129	0	12	8	8	101	129	0	7	122
16. Monoplacophora	2	0	1	2	0	0	0	0	2	0	2
17. Solenogastres	12	0	6	12	0	0	0	2	1	0	12
18. Cephalopoda	19	4	14	19	0	0	0	19	0	0	19
19. Gastropoda	183	118	70	49	22	12	101	68	115	21	162
20. Pelecypoda	72	4	55	33	17	22	0	4	68	31	41
21. Scaphopoda	4	0	2	4	0	0	0	2	2	0	4
22. Branchiopoda	28	0	16	8	8	12	0	0	28	0	28
23. Maxillopoda	68	0	49	27	16	21	0	36	32	1	67
24. Malacostraca	108	31	72	41	23	19	23	41	67	3	105
25. Chelicerata	183	183	0	0	0	2	183	124	59	2	183
26. Miryapoda	133	133	0	0	0	0	133	37	96	0	133
27. Endognatha	68	68	0	0	0	0	68	35	33	5	68
28. Ectognatha	413	238	151	0	0	4	315	170	275	149	264
29. Pantopoda	17	0	9	16	4	0	0	17	0	3	14
30. Brachyopoda	25	0	17	17	8	0	0	0	25	6	19
31. Bryozoa	32	0	19	12	8	12	0	0	32	13	19
32. Foronida	8	0	4	4	4	0	0	0	8	0	8
33. Pogonophora	6	0	4	6	0	0	0	0	6	0	6
34. Chaetognatha	14	0	7	14	0	0	0	14	0	2	12
35. Hemichordata	22	0	11	22	0	0	0	0	22	0	22
36. Crinoidea	27	0	22	27	0	0	0	16	11	3	24
37. Holoturoidea	19	8	12	16	3	0	0	1	18	4	15
38. Echinoidea	17	0	12	17	0	0	0	0	17	6	11
39. Asteroidea	29	0	25	29	0	0	0	16	13	1	28
40. Tunicata	23	6	14	23	0	0	0	2	21	4	19
41. Acrania	5	0	4	5	0	0	0	0	5	0	5
42. Pisces	65	43	32	40	12	13	0	65	8	3	62
43. Amphibia	62	13	44	0	0	7	56	58	4	5	57
44. Reptilia	192	192	0	25	0	2	185	167	25	48	145
45. Aves	215	215	0	0	0	0	215	139	76	153	62
46. Mammalia	298	298	0	4	2	1	291	174	124	139	159

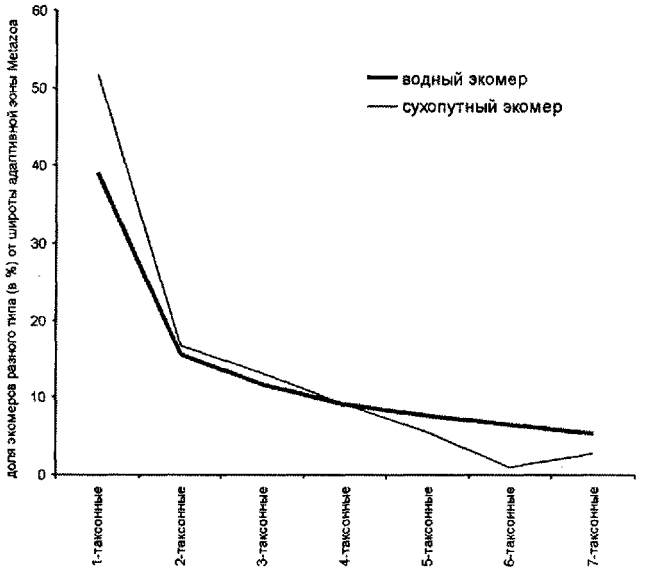


Рис. 1. *Соотношение моно- и политаксонных экоэлементов в адаптивной зоне Metazoa*

маловероятно (если не брать во внимание деятельность человека).

Характерной особенностью адаптивных зон водного и сухопутного экомеров Metazoa является неодинаковая степень освоения входящих в них экоэлементов, или ***таксономическая нагрузка (Т).*** Если экоэлемент заполнен только одним крупным таксоном (Т = 1), следовательно, он является монотаксонным. Экоэлемент, содержащий 2 и более таксонов, можно рассматривать как ***политаксонный.*** На этом основании можно выделить области экопространства адаптивной зоны Metazoa с разной степенью популярности: малопопулярные, популярные и сверхпопулярные. Малопопулярные экоэлементы содержат 1–2 крупных таксона, популярные — от 3 до 9, сверхпопулярные — 10–18. Из водного экомера к популярным и сверхпопулярным экоэлементам относятся, в основном, мелкие бентосные хищники, в меньшей степени фильтраторы-фитофаги, обитатели твердых грунтов и микропланктон. Из сухопутного экомера — это, главным образом, группы экоэлементов мелких хищников, растительноядных животных и сапрофагов. В политаксонных экоэлементах водного экомера наблюдается гораздо более высокая таксономическая нагрузка, чем в экоэлементах сухопутного – до 18 таксонов на экоэлемент. Очевидно, в них должна происходить сильная конкуренция. Для сухопутных экоэлементов Т максимальное не превышает 7, что означает отсутствие здесь сверхпопулярных областей экопространства. Вообще, по степени популярности, наблюдается весьма сильная дифференциация экоэлементов в соответствии со следующей закономерностью (рис. 1): количество экоэлементов закономерно убывает с увеличением Т. Это правило неуклонно соблюдается как в водном экомере, так и в сухопутном. Наибольшее число занимают монотаксонные экоэлементы — до 40–50 % от всего объема адаптивной зоны Metazoa. Количество остальных экоэлементов резко понижается: 2-таксонных экоэлементов уже не более 15–16%, а 7-таксон-

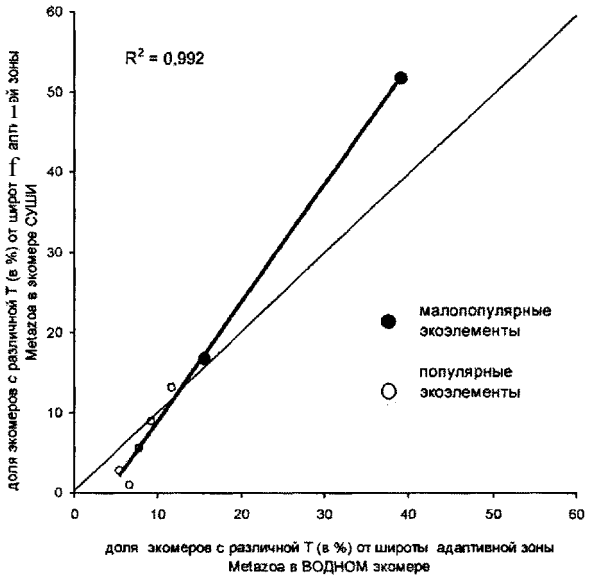


Рис. 2. Содержание экоэлементов с разной величиной таксономической нагрузки (Т) у водного и сухопутного экомеров в адаптивной зоне Metazoa

ных — не более 5,5%. 13–18-таксонные экоэлементы занимают менее 1 процента адаптивной зоны. Наблюдаемая закономерность проявляется одинаково строго как для сухопутного, так и водного экомера. Замечательно, что процентное содержание экоэлементов с разной величиной Т у водного и сухопутного экомеров является почти одинаковым. Это совпадение характеризуется высоким коэффициентом корреляции (0,99, рис. 2). Очевидно, данная закономерность, а также сильная «расслоенность» экологического пространства на сверхпопулярные и малопопулярные экомеры свидетельствует о том, что в экопространстве не так много областей с высокооптимальным сочетанием абиотических условий и ресурсов, энергетически очень выгодных. Поэтому они осваиваются в первую очередь, и в них происходит интенсивная конкуренция. Судя по всему, они относятся к самым древним заселенным экомерам, в которых происходило интенсивное видообразование. По интенсивности таксономической нагрузки можно определенно судить о последовательности освоения разных экомеров. Для этого удобно использовать средние значения Т для какого-либо экомера, которые вычисляются по формуле:

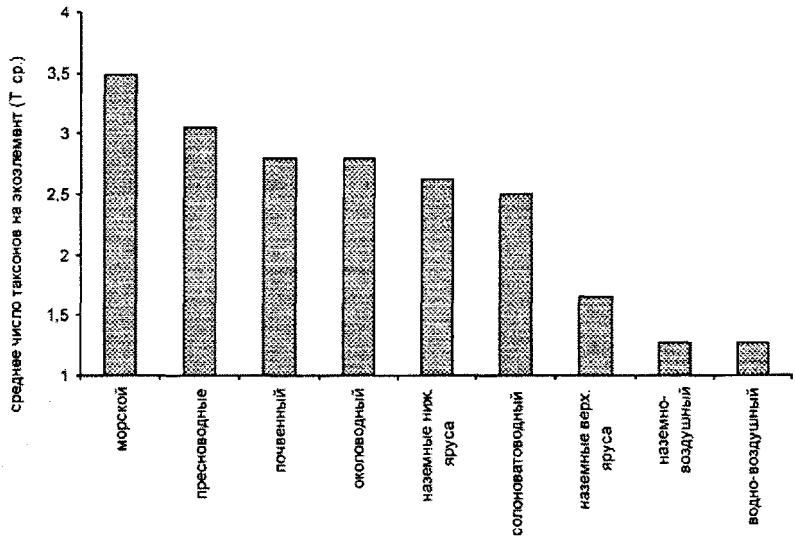


Рисунок 3. *Усредненная таксономическая нагрузка в различных экомерах адаптивной зоны Metazoa. Экоэлементы расположены в порядке убывания* T_c

$$Tcp. = \sum Et / E,$$

где E — общее количество экоэлементов в данном экомере; Et — количество экоэлементов с данной таксономической нагрузкой Т. Если расположить экомеры в порядке убывания Tcp (рис. 3), то образуется следующая их последовательность: морской (Tcp = 3,48) → пресноводный (Tcp. = 3,05) → 4 околоводный + почвенный (Tcp = 2,8) → 4 наземного нижнего яруса (Tcp = 2,62) → 4 солоноватоводный (Tcp = 2,5) → 4 наземного верхнего яруса (Tcp = 1,65) → 4 наземно-воздушный + водно-воздушный (Tcp = 1,27). Полученная последовательность хорошо совпадает с последовательностью этапов освоения животными различных экомеров, выявленной по палеонтологической летописи. В целом, водное экопространство имеет более высокую таксономическую нагрузку — 3,11, нежели сухопутное (2,14), что подтверждает общеизвестный факт, что происхождение и развитие биосферы началось в водной среде. Из вышерассмотренной последовательности выпадает только солоноватоводный экомер, который, согласно логике освоения пресных вод и суши, должен находиться сразу после морского. Подобное несоответствие может объясняться 1) несовершенством периодической таблицы, или 2) упущением информации при её заполнении или 3) реальной ситуацией. Действительно, современное состояние биосферы не обязательно строго должно сохранять все следы прошлых её состояний. К тому же солоноватоводные условия являются весьма неблагоприятными для большинства животных, поскольку увеличивают

Таблица 4

Соотношение широты адаптивных зон некоторых крупных таксонов Metazoa с количеством входящих в них семейств

	Porifera	Coelenterata	Mollusca	Arthropoda	Insecta	Brachiopoda	Bryozoa	Echinodermata	Vertebrates	Pisces	Amphibia	Reptilia	Aves	Mammalia	Metazoa
N семейств (по Benton, 1993)	35	53	346	854	550	18	105	100	974	656	21	41	135	124	3042
N элементарных адаптивных зон	35	94	292	1018	481	25	32	92	832	65	62	192	215	298	3773
N семейств на элементарную адаптивную зону	1	0,56	1,18	0,83	1,14	0,72	3,28	1,08	1,17	10	0,33	0,21	0,62	0,41	0,8

осмотический стресс в большей степени, чем пресные или нормально морские [29]. Этим может объясняться заниженное значение Tcp для солоноватоводного экомера.

Адаптивная зона крупных таксонов ранга класса или типа характеризуется совокупностью экоэлементов в данной системе измерения. Соответственно, и отдельный экоэлемент должен представлять собой адаптивную зону таксона более низкого ранга, чем класс. Определить таксономический статус экоэлемента разработанных таблиц можно путем сравнения числа экоэлементов данного таксона с числом входящих в него более мелких таксонов (табл.4). Для большинства таксонов рассматриваемому количеству экоэлементов наиболее близко соответствует число семейств, причем среднее число семейств на 1 экоэлемент для всех Metazoa равно 0,8 (для отрядов это значение будет равно 0,09). В связи с тем, что материал по разнообразию семейств взят из [35], где учитывались только скелетные организмы и отсутствуют данные по мягкотелым таксонам (круглые и плоские черви, коловратки и др.), общее число семейств должно быть несколько выше, чем 3042. Поэтому соответствие между семейством и экоэлементом, вероятно, будет еще более значительное. Только для отдельных таксонов экоэлемент будет более соответствовать роду (например у рептилий) или отряду — подотряду (рыбы).

Таким образом, адаптивные зоны классов и типов, по данным периодических таблиц, можно рассматривать не только как совокупность экоэлементов, но и как совокупность адаптивных зон условных семейств (АЗУС). Число последних, для отдельного класса или типа, совпадает с количеством экоэлементов его адаптивной зоны. Между тем, количество АЗУС подцарства Metazoa будет всегда выше (3773), чем число экоэлементов его адаптивной зоны (1523). Это различие объясняется тем, что адаптивные зоны большинства классов широко накладываются друг на друга, и, соответственно, в одном и том же экоэлементе может присутствовать несколько семейств от различных классов. Сосуществование в одном экоэлементе различных классов возможно только при условии определенной специализации их субтаксонов. По определению, каждый таксон обладает своей адаптивной зоной, поэтому количество АЗУС в экоэлементе будет равно числу присутствующих в нем классов.

Закономерный характер изменения Tcp в последовательности экомеров свидетельствует, что вышеприведенные периодические таблицы «работают» и, соответственно, выведены из адекватного

набора нужных параметров и достаточно правильно заполнены. Это позволяет доверять и остальным результатам анализа заполненных данных.

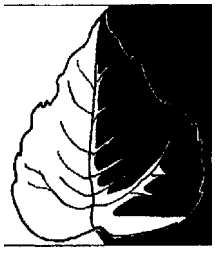
В рамках биоэкологии крупные таксоны являются столь специфическим объектом исследования, что это дает основание для выделения специального подразделения, связанного с его изучением. Тематически, логически и семантически это направление самым тесным образом связано с изучением макроэволюции — термин, предложен Дж. Симпсоном [10] для обозначения эволюции надвидовых таксонов. Для эволюции самых крупных таксонов (начиная с отрядов и выше) Симпсон предложил термин мегаэволюция. Соответственно, раздел экологии, посвященный крупным таксонам, логично именовать как макроэкология, или мегаэкология. Эти термины уже применяются в экологических дисциплинах, но, к сожалению, некорректно, в отрыве от системы понятий, используемых фундаментальной наукой. Американские исследователи под макроэкологией обозначают раздел экологии, изучающий закономерности распределения или разделения (partitioning) экологического и физического пространства биологическими видами [56, 57]. Это употребление представляется неудачным, поскольку оно не соответствует классическому термину «микроэволюция», используемому в отношении эволюции видов и популяций. Еще более неудачно применение термина «макроэкология» в отечественных публикациях (в основном в СМИ), где он совершенно независимо от зарубежного употребления обозначает сомнительную дисциплину, объединяющую геоэкологию, природопользование, социальные науки и пр. По тем же причинам неудобен для употребления термин «мегаэкология», использующийся как синоним «всеобщей экологии». В настоящее время терминологические определения экологических дисциплин сильно девальвированы, поэтому введение нового термина представляется нецелесообразным. Соответственно, за рассматриваемой областью биоэкологии удобнее оставлять обозначение «экология крупных таксонов».

Библиографический список

1. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М.-Л. Изд. АН СССР, 1939. - 610 с.
2. Шиманский В. Н. Латеральные группы при «кризисных» ситуациях в развитии биоты. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 2. — М.: ПИН РАН, 1995. - 35-36 с.
3. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
4. Elton C. S. Animal ecology. — London: Sidgwick and Jackson, 1927. — 209 pp.
5. Grinnell J. The niche relationships of the California transferю Auk. P. 364–382.
6. Dice L. R. Natural communities. — Univ. Michigan Press. Ann. Arbor, 1952. — 547 pp.
7. Clarke M. R., ed. The Role of Cephalopods in the World's Oceans. — Philosophical Transactions of the Royal Society, London, 1996. - 351 (1343) 977–1112.
8. Hutchinson G.E. Concluding remarks. — Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22. P. 415—427.
9. Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.
10. Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. — М.: Изд. Иностр. лит., 1948. — 358 с.
11. Марков А. В., Соловьев А. Н. Количественный анализ макроэволюционных процессов у морских ежей над отряда Spatangacea. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 2. - М.: ПИН РАН, 1995. - 88-94.
12. Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. –Тбилиси: Мецниереба, 1978. — 1, 2 т.
13. Гюнтер Э., Кемпфе Л., Либберт Э., Мюллер Х., Пенцлин Х. Основы общей биологии. — М.: Мир, 1982. - 440 с.
14. Невесская Л. А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. — М.: Наука, 1998. - 503 с.
15. Holdridge L. R. Lifezone ecology. Tropical Science Center. — San Jose, Costa Rica, 1967. — 124 pp.

16. Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. Ин-та океанологии. — 1953. — Т. 7. — 259–299 с.
17. Константинов А. С. Общая гидробиология. — М.: Высшая школа, 1972. — 472 с.
18. Сакс В. Н., Захаров В. А. Предисловие. В кн.: Условия существования мезозойских морских бореальных фаун. — Новосибирск: Наука, 1979. — С. 3–8.
19. Савчинская О. В. Условия существования позднемеловой фауны Донецкого бассейна. — М.: Наука, 1982. - 132 с.
20. Янин Б. Т. Основы тафономии. — М.: Недра, 1983. — 184 с.
21. Несис К. Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1982. — 360 с.
22. Багдасарян К. Г. Справочник по экологии морских двустворок. — М.: Наука, 1966. — 351 с.
23. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяция и сообщества. — М.: Мир, 1989. - 1,2 т.
24. Жизнь животных. 1983-1989. — М.: Просвещение. — 1–7 т.
25. Зезина О. Н. Экология и распространение современных брахиопод. — М.: Наука, 1976. - 138 с.
26. Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1971. - 360 с.
27. Коробков И. А. Введение в изучение ископаемых моллюсков. — Л.: ЛГУ, 1950. — 283 с.
28. Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. — М.: Наука, 1985. — 285 с.
29. Проссер Л. (ред.) Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1977. — Т. 1. — 606 с.
30. Руководство по зоологии. — М-Л.: Гос. Изд. Биол. и Мед. Лит., 1937-1940. — 1-7 т.
31. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. — М.: Высшая школа, 1973. — 429 с.
32. Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. — М.: Высшая школа, 1977. — 494 с.
33. Татишвили К. Т., Багдасарян К. Г. Справочник по экологии морских брюхоногих. — М.: Наука, 1968. - 169 с.
34. Терентьев П. В. Герпетология. — М., 1961. — 345 с.
35. Benton M. J. (ed.) The Fossil Record 2. - London: Chapman & Hall, 1993. - 845 pp.
36. Bergquist P. R. Sponges. — Univ. California Press, Berkeley, 1978. — 268 pp.
37. Berrill N.J. The Tunicata. — Ray Society, London, 1950. — 354 pp.
38. Bliss D. E., Vernberg F. J., Vernberg W. B. (eds.). The Biology of Crustacea, vol. 7: Behavior and Ecology. — Academic Press, New York, 1983. — 383 pp.
39. Brusca R,C., Brusca G. J. Invertebrates. — Sinauer, Sunderland, 1990. — 922 pp.
40. Clarke G. L. Elements of ecology. - N. Y., Wiley, 1954. - 560 pp.
41. Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. — Chichester, N.Y.: John Wiiley and Sons, 1979. - 222 pp.
42. Kozloff E. N. Invertebrates. — Philadelphia: Saunders, 1990. — 866p.
43. Hyman L. H. The Invertebrates. vol. I-VI. - McGraw-Hill, New York, 1951-1967.
44. Kaestner A. Invertebrate Zoology, vol. I-III. — New York: Wiley-Interscience, 1967, 1970.
45. Kier P. M., Grant R. E. Echinoid distribution and habits, Key Largo Coral reef Preserve, Florida. - Smithson. Misc, 1965. - Coll. 149(6): 1-68, 16 pls.
46. Maggenti A. General Nematology. — New York: Springer-Verlag, 1965. — 372 pp.
47. Mann K. H. Leeches (Hirudinae) Their Structure, Physiology, Ecology, and Embryology. — Pergamon, Oxford, 1962. — 201p.
48. Muscatine L., Lenhoff H. M. (cds). Coelenterate Biology. — Academic Press, New York, 1974. - 501 pp.
49. Pejler B. et al (eds.) Biology of Rotifers. Hydrobiologia 104:1-396.
50. Purchon R. D. The Biology of the Mollusca 2nd ed. — Pergamon, Oxford, 1977. — 560 pp.
51. Riser N. W., Morse M. P. (eds). Biology of the Turbellaria. — McGraw-Hill, New York, 1974. - 530 pp.
52. Ruppert E.E., Barnes R.B. Invertebrate Zoology 6th ed. — Saunders, Philadelphia, 1994. — 1056 pp.
53. Ryland J.L. Bryozoans. Hutchinson Univ. — Press, London, 1970. — 175 pp.
54. Savory T. H. Arachnida 2nd ed. — Academic Press, New York, 1977. — 340 pp.
55. Woollacott R.M., Zimmer R.L. Biology of Bryozoans. — Academic Press, New York, 1977. — 566 pp.
56. Brown, J. H. Macroecology. — University of Chicago Press, Chicago, 1995.
57. Brown J.H., Maurer B.A. Macroecology: the division of food and space among species on continents. — Science 243: 11451150.

ОБЩЕСТВЕННО-НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ



Проблемы Региональной Экологии

№5
2004 г.