ЭКОЛОГИЯ КРУПНЫХ ТАКСОНОВ ЧАСТЬ 2: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ПРОСТРАНСТВА МЕГАТАКСОНОВ METAZOA

Д. Н. Киселев
Ярославский государственный педагогический университет им. К. Д. Ушинского

На основе принципа периодических таблиц разработана методика изучения экологического разнообразия любых частей экологического пространства, широты и состава адаптивных зон крупных таксонов. Проведен анализ экопространства 51 мегатаксонов современных многоклеточных животных. Адаптивные зоны крупных таксонов отражают уровень ароморфной организации, экологическую специализацию, характер индивидуального развития и стратегию освоения экологического пространства. На основе этих признаков разработана экологическая классификация крупных таксонов, отражающая трофическую структуру биосферы. Мегатаксоны являются элементарными звеньями трофической структуры биосферы. Их совокупность определяет целостность биосферы и устойчивость входящих в нее экосистем.

The procedure of studying of an ecological diversification of any parts of ecological space, breadthes and a compound of large taxons adaptive zones is developed on the basis of a principle of periodic tables. Analysis of 51 megataxons modern metazoans ecological space is carried out. Adaptive zones of large taxons reflect a level of aromorphic organizations, ecological specialization, character of individual development and strategy of ecological space development . Ecological classification of the large taxons, reflecting trophic frame of biosphere is developed on the basis of these attributes. The megataxons are elementary parts of trophic frame of biosphere. The megataxons set defines integrity of biosphere and stability of ecosystems included in it.

Введение. Изучение экологии крупных таксонов представляет самостоятельную область фундаментальной экологии и позволяет выявить особые стороны структурной организации биосферы. Эта область исследований характеризуется специфическими задачами и методикой изучения. Оценить количественные особенности экологического пространства мегатаксонов (от классов и выше), широту адаптивных зон, степень популярности отдельных частей экопространства, их качественное своеобразие и другие особенности позволяет использование метода построения периодических таблиц. Основные принципы данной методики и терминология изложены в первой части данной публикации [1], на основе которых была разработана периодическая таблица экологического пространства Metazoa. Там же были рассмотрены основные особенности адаптивной зоны Metazoa: ее широта и общий уровень освоенности в сухопутном и водном экомерах. Было показано, что основная часть экопространства Metazoa (более 50%) принадлежит экологической лицензии, т. е. не является занятой и потенциально доступна для освоения. Адаптивная зона многоклеточных животных является заметно расслоенной по заполненности и состоит из частей с различным уровней освоения, т. е. малопопулярных, популярных и сверхпопулярных экомеров. Степень популярности различных частей экопространства водного и сухопутного экомеров является неодинаковой и уменьшается от морского экомера до сухопутного (морской → пресноводный → околоводный + почвенный → наземного нижнего яруса → солоноватоводный → наземного верхнего яруса → наземно-воздушный + водно-воздушный). Градация уменьшения популярности экопространства

2*

Metazoa в целом совпадает с последовательностью ее освоения консументами на протяжении всего исторического развития биосферы. Ниже приводятся результаты сравнительного изучения адаптивных зон 51 типов и классов многоклеточных животных — самых крупных составных частей Metazoa.

Освоенность экологического пространства разными таксонами. Адаптивная зона Metazoa представляет из себя совокупность адаптивных зон более мелких таксонов, в данном случае классов и типов. Широту адаптивной зоны каждого из них можно измерить через подсчет экоэлементов периодических таблиц [1. Табл. 1—3]. Результаты этих измерений представлены на рисунке 1 номинально и в процентах от широты адаптивной зоны Metazoa. Рисунок показывает, что широта адаптивных зон сильно отличается у разных таксонов, причем по градиенту (ступеням) возрастания широты их можно определенным образом группировать. Ниже выделяются 4 группы таксонов Metazoa по широте адаптивной зоны, определяемые через понятие доминирования:

1. *Сверхдоминантная группа.* Занимает большую часть адаптивной зоны Metazoa. К ней относятся 3 таксона с широтой адаптивной зоны, превышающей 15 %: млекопитающие, нематоды и высшие насекомые.
2. *Доминантная группа.* Широта адаптивной зоны 10—15 %. Составляет 6 таксонов: птицы, рептилии, олигохеты, хелицеровые, брюхоногие, турбеллярии.
3. *Субдоминантная группа.* Широта адаптивной зоны 4—10 %. Включает 13 таксонов: многоножки, пиявки, высшие ракообразные, полихеты, трематоды, цестоды, немертины, двустворчатые, скрыточелюстные насеко-

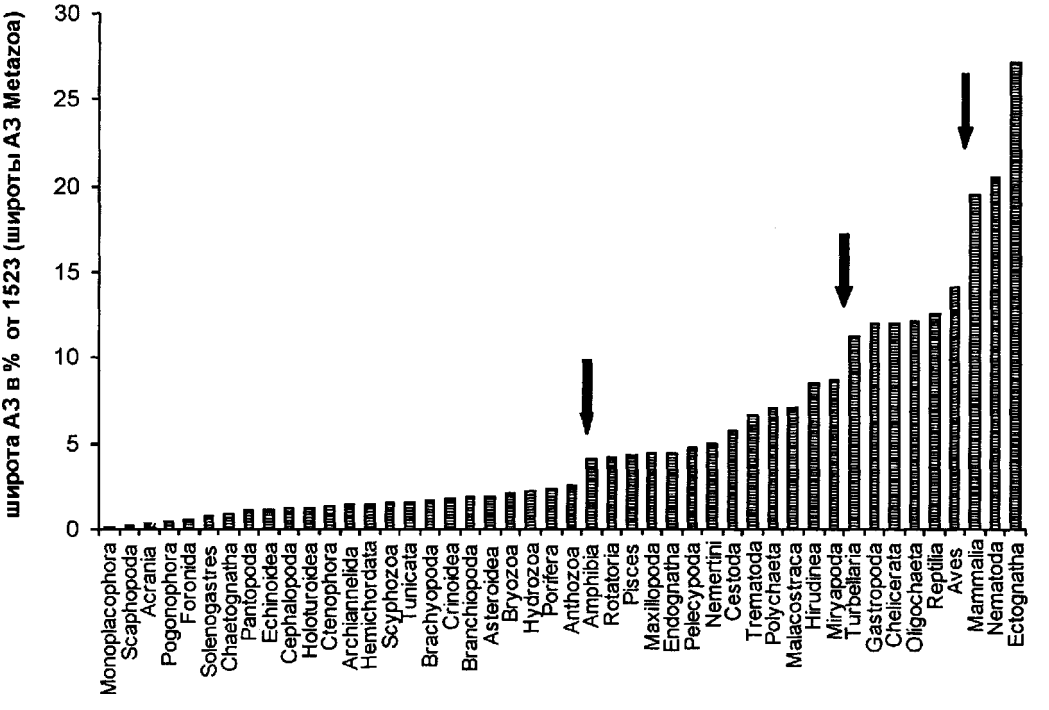


Рис. 1. Широта адаптивных зон крупных таксонов Metazoa. Все таксоны расположены в порядке возрастания широты. Стрелками обозначены границы между группами таксонов с разной степенью доминирования, выраженные ступенчатым понижением широты АЗ

мые, максиллоподы, рыбы, коловратки, земноводные.

4. *Рецессивная группа.* Широта адаптивной зоны не превышает 4 %. Включает 24 таксона: коралловые полипы, губки, гидроидные, мшанки, морские звезды и офиуры, жаброногие ракообразные, морские лилии, плеченогие, оболочники, сцифоидные, полухордовые, первичные кольчецы, гребневики, голотурии, головоногие, морские ежи, морские пауки, щетинкочелюстные, брюхоресничные моллюски, форониды, погонофоры, бесчерепные, лопатоногие, моноплакофоры.

Широта адаптивной зоны является следствием многих факторов, среди которых на первом месте по значимости находятся морфофизиологические особенности организации, определяющие морфологическую пластичность. С другой стороны, этот параметр определяет увеличение численности видов и расширение ареала таксона. В частности, между широтой адаптивной зоны и количеством видов таксона наблюдается прямая зависимость с высоким коэффициентом корреляции (рис. 2). Следовательно, широта адаптивной зоны отражает критерии биологического прогресса [по 2] и служит его показателем. В соответствии с этим вышерассмотренные группы таксонов находятся на разном уровне биологического прогресса, отличаются способностью осваивать экологическое пространство. Соответственно, сверхдоминантную и доминантную группы можно рассматривать как прогрессивные, субдоминантную группу — как умеренно прогрессивную и рецессивную — как мало прогрессивную. Эти группы играют неодинаковую роль в стабилизации и развитии структуры биосферы. В этом смысле выделенные группы отвечают системе В. Н. Шиманского [3. С. 37], разделявшего крупные таксоны на *маркирующие* и *фоновые*. К первой группе он отнес (для кайнозоя) насекомых, млекопитающих и птиц, что сближает её со сверхдоминантной и доминантной группами настоящей работы. Фоновая группа, видимо, соответствует субдоминантной и рецессивной.

Адаптивные зоны крупных таксонов отличаются не только широтой, количественно, но и внутренними своими особенностями — соотношением экоэлемен-

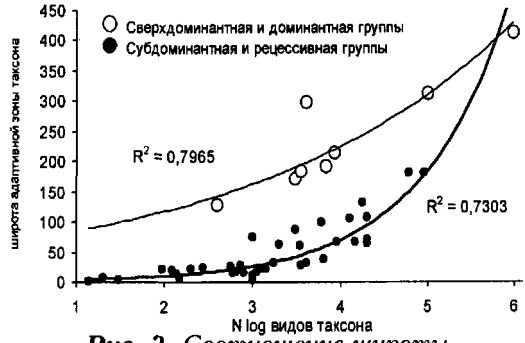


Рис. 2. *Соотношение широты адаптивных зон с видовым разнообразием крупных таксонов Metazoa. Зависимость отражена экспоненциальной линией регрессии, имеющей наибольший коэффициент корреляции*

тов разного типа. Эти качественные различия могут помочь понять причины биологической прогрессивности той или иной группы. В основном эти отличия касаются соотношения моно- и политаксонных экоэлементов, экоэлементов растительноядных и хищных животных и экоэлементов водных и сухопутных экомеров.

Соотношение моно- и политаксонных экоэлементов свидетельствует об использовании таксоном определенной стратегии освоения экологического пространства. Преобладание в адаптивной зоне монотаксонных экоэлементов свойственно таксонам, избегающим конкуренции и осваивающим преимущественно новые области экопространства. Эти области чаще всего являются менее оптимальными для существования, чем давно заселенные и освоенные, и требуют высокой сопротивляемости к воздействию неблагоприятных абиотических условий. В противоположность этому таксоны, у которых в адаптивной зоне преобладают политаксонные экоэлементы, должны обладать хорошей конкурентоспособностью для выживания в благоприятных абиотических условиях с высокой населенностью. Обе стратегии *освоения* экопространства близки по сути двум типам стратегии *выживания,* выделенным отдельно для животных (г- и К-стратегии [по 4; 5]) и растений (патиентная и виолентная [по 6]; стресс-толерантная и конкурентная [по 7]). Несмотря на кажущуюся близость, ни один из этих терминов не подходит для обозначения соответствующих

стратегий освоения экопространства, поскольку они не предназначены для крупных таксонов. Их использование для видов основано на критериях жизненного цикла, плодовитости и размерах тела — параметров, широко варьирующихся внутри крупных таксонов. Поэтому в монотаксонном экоэлементе адаптивной зоны могут присутствовать как г- так и К-виды. Успех же в использовании крупным таксоном той или иной стратегии освоения экопространства зависит от ароморфозов и уровня организации, определяющих его своеобразие. Вышеперечисленные признаки стратегий выживания (характер жизненного цикла, плодовитость и размер тела) к ароморфозам не относятся. Поэтому для крупных таксонов обе стратегии освоения экопространства предлагается называть ***экспансивной*** **и** ***агрессивной.*** Первая из них осуществляется через освоение незаселенного экопространства (***экогенетической экспансии*** [по 8. Т. 2. С. 231]) и характеризуется большой долей монотаксонных экоэлементов. Агрессивная стратегия таксона связана с освоением популярного экопространства и последующей его конкуренцией с другими таксонами. Соответственно, биологический прогресс таксона может быть связан с любой стратегией.

По сотношению моно- и политаксонных экоэлементов (рис. 3) и принадлежности к определенной стратегии освоения экопространства все рассматриваемые таксоны Metazoa можно разделить на 5 групп:

Универсальная. Содержание моно- и политаксонных экоэлементов одинаково велико. Таксоны одновременно высокоагрессивны и экспансивны, т. е. способны к завоеванию популярного экопространства и освоению незаселенного. В составе группы 3 таксона: высшие насекомые, млекопитающие, олигохеты.

Преимущественно экспансивная. Высокоэкспансивные таксоны с преобладанием монотаксонных экоэлементов. Включает 1 таксон — птицы.

Преимущественно агрессивная. Высокоагрессивные таксоны с преобладанием политаксонных экоэлементов. В группу входят 18 таксонов: нематоды, рептилии, хелицеровые, брюхоногие, турбеллярии, многоножки, пиявки, высшие ракообразные, полихеты, трематоды, цестоды, немертины, двустворчатые, скрыточелюстные насекомые, максиллоподы, рыбы, коловратки, земноводные.

Подчиненная. Низкоагрессивные и еще менее экспансивные таксоны. Боль-

Рис. 3. Количество монотаксонных экоэлементов и широта адаптивных зон крупных таксонов Metazoa. Все таксоны расположены в порядке возрастания широты АЗ

шая часть или вся адаптивная зона представлена политаксонными экоэлементами. Как правило, экологически это низкопластичные, древние таксоны, обитатели популярного и высокопопулярного экопространства только водного и преимущественно морского экомера. Выживание в популярных биотопах обеспечивается зачастую высокой специализацией видов. Состав группы включает 24 таксона: коралловые полипы, губки, гидроидные, мшанки, морские звезды и офиуры, жаброногие ракообразные, морские лилии, плеченогие, оболочники, сцифоидные, полухордовые, первичные аннелиды, гребневики, голотурии, головоногие, морские ежи, морские пауки, щетинкочелюстные, брюхоресничные моллюски, форониды, погонофоры, бесчерепные, лопатоногие, моноплакофоры.

Соотношение группировки таксонов по широте адаптивной зоны с группировкой в отношении экспансивности и агрессивности можно представить следующим образом (табл. 1):

Таблица 1

Классификация крупных таксонов по широте адаптивной зоны и по степени экспансивности и агрессивности

Группировка таксонов		По широте адаптивной зоны			
		сверхдоминантная	**доминантная**	**субдоминантная**	**рецессивная**
По экспансивности и агрессивности	**Универсальная**	Высшие насекомые, млекопитающие	Олигохеты		
	Преимущественно экспансивная		Птицы		
	Преимущественно агрессивная	Нематоды	Рептилии, хелицеровые, брюхоногие, турбеллярии	Многоножки, пиявки, высшие ракообразные, многощетинковые аннелиды, трематоды, цестоды, немертины, двустворчатые, скрыточелюстные насекомые, максиллоподы, рыбы, коловратки, земноводные	
	Подчиненная				Коралловые полипы, губки, гидроидные, мшанки, морские звезды, жаброногие ракообразные, морские лилии, плеченогие, оболочники, сцифоидные, полухордовые, древние аннелиды, гребневики, голотурии, головоногие, морские ежи, морские пауки, щетинкочелюстные, брюхоресничные моллюски, форониды, погонофоры, бесчерепные, лопатоногие, моноплакофоры

Таблица показывает, что группировки таксонов по различным признакам во многом совпадают. Наибольшей способностью к завоеванию популярного экопространства и освоению незаселенного обладают доминантные группы. Субдоминантная и рецессивная группы целиком совпадают с группами самого низкого потенциала освоения — преимущественно агрессивной и подчиненной. Агрессивная стратегия может использоваться на основе узкой специализации видов в популярном экопространстве. Экспансивная стратегия требует повышения уровня всей организации за счет новых ароморфозов [8]. Видимо, поэтому большинство таксонов использует агрессивную стратегию, не требующую высокой ароморфности. Этим же можно объяснить и сверхдоминантный статус нематод, которые не обладают выраженной ароморфной организацией и достигают большой адаптивной широты путем специализации в мелком или очень мелком размерном классе животных. Вполне понятна принадлежность птиц к преимущественно экспансивной группе: освоение труднодоступного воздушного экопространства требует очень высокой организации, которая у птиц выражена ярко. Это единственный таксон, у которого доля монотаксонных экоэлементов превышает 50% (рис. 4), Несколько менее понятна принадлежность к универсальной группе олигохет, которые по набору экоэлементов также характеризуются высоким экоразнообразием.

Соотношение экоэлементов водных и сухопутных экомеров. Согласно выводам предыдущего пункта, для более прогрессивных групп при освоении экопространства характерен переход от агрессивной к экспансивной стратегии, требующей повышения энергетического и

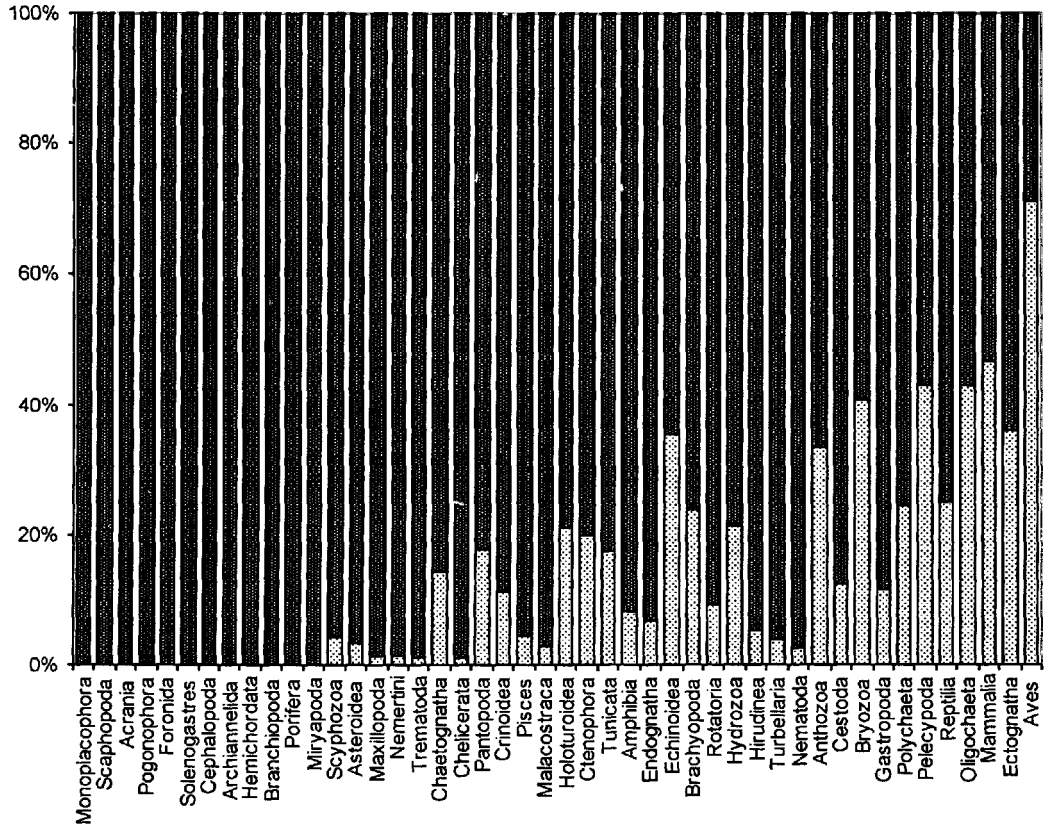


Рис. 4. Доля монотаксонных (белые линии) и политаксонных (черные линии) экоэлементов от широты адаптивных зон крупных таксонов Metazoa. Все таксоны расположены в порядке возрастания номинального количества монотаксонных экоэлементов

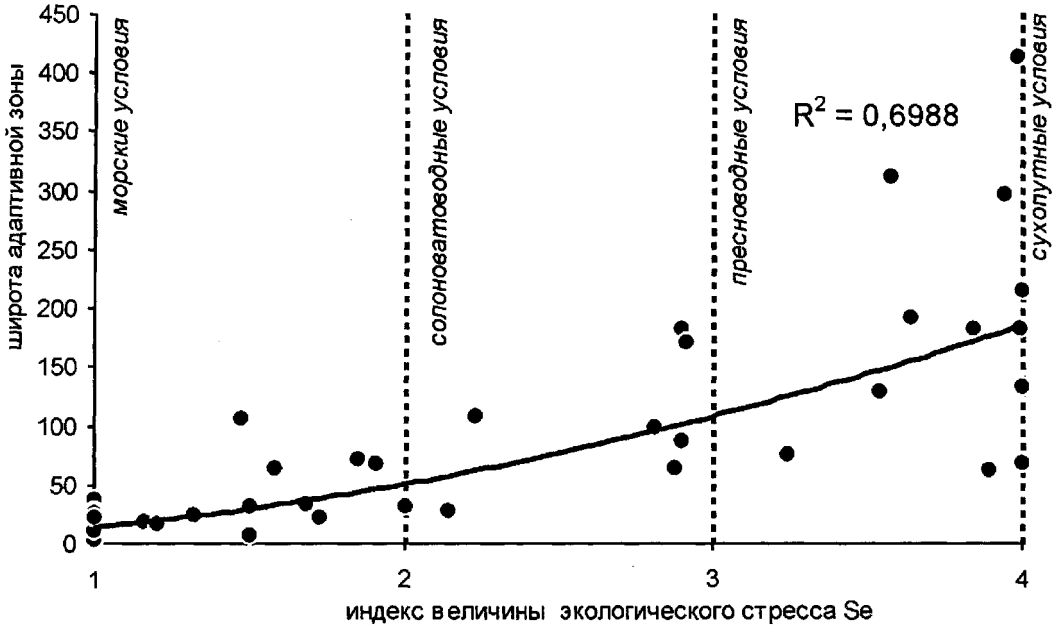


Рис. 5. Распределение крупных таксонов Metazoa в зависимости от широты адаптивной зоны и индекса величины экологического стресса. Объяснения см. в тексте

структурного уровней организации. Это объясняется тем, что прогрессивная эволюция биосферы всегда идет по пути освоения более сложного экопространства, в котором увеличивается осмотический, гравитационный и температурный стресс. По возрастанию величины экологического стресса экомеры водного и сухопутного экопространства можно расположить в следующей последовательности: морской → солоноватоводный → пресноводный → сухопутный. Соответственно, прогрессивные доминирующие таксоны должны отличаться большей долей экоэлементов пресноводных и в особенности сухопутных экомеров. Величину экологического стресса для любого крупного таксона можно выразить через соотношение экоэлементов четырех вышеуказанных экомеров следующим образом:

$$S_e = (1N_m + 2N_{sm} + 3N_f + 4N_l) / N_a,$$

где S_e — индекс экологического стресса адаптивной зоны таксона, N_m, N_{sm}, N_f, N_l — количество экоэлементов морского (m), солоноватоводного (sm), пресноводного (f) и сухопутного (l) экомеров, N_a — широта адаптивной зоны, выраженная через общее количество экоэлементов; 1, 2, 3, 4 — индексы, показывающие величину экологического стресса. Соответственно, чисто морские животные должны характеризоваться $S_e = 1$, солоноватоводные $S_e = 2$, пресноводные $S_e = 3$ и сухопутные $S_e = 4$. Поскольку большинство таксонов принадлежит к различным экомерам, то для них свойственны промежуточные значения S_e. Для большинства крупных таксонов животных свойственно свое специфическое значение S_e, при этом оно увеличивается прямо пропорционально с широтой адаптивной зоны (рис. 5). Поскольку N_a является показателем биологической прогрессивности, эта закономерность означает, что более прогрессивные таксоны тяготеют и приурочены к более стрессовым местообитаниям, в первую очередь к сухопутным. Очевидно, масштабное расширение адаптивной зоны в пределах только одного, менее стрессового, экомера (в первую очередь морского) практически невозможно, поскольку он является более популярным и освоение его связано с повышенной конкуренцией. Это правило хорошо отражено на графике: у морских животных в интервале $S_e = 1–2$ широта адаптивной зоны варьирует слабо, в то время как у сухопутных таксонов в

интервале S_e = 3–4 это варьирование значительное. Интервал S_e = 2–3 характеризуется промежуточными значениями. Иными словами, биологический прогресс таксона повышается только при экологической экспансии более труднодоступного экологического пространства, где эколицензий всегда должно быть больше. Эта закономерность выявлена давно (например см. [9]) и в той или иной форме многократно обсуждалась в литературе. Среди Metazoa в морском экомере отмечается 38 крупных таксонов, среди которых 15 являются полностью морскими (рис. 6), 22 таксона расположены в солоноватоводном экомере, при этом чисто солоноватоводные таксоны отсутствуют. 23 таксонами освоен пресноводный экомер, но также не наблюдается крупных таксонов, целиком специализированных в пресных водах. 18 таксонов обитают и в сухопутном экомере, при этом 9 из них являются преимущественно сухопутными (настоящие насекомые, хелицеровые, млекопитающие, рептилии, нематоды, амфибии, олигохеты, пиявки, немертины), а 3 целиком принадлежат экомеру суши (птицы, многоножки, скрыточелюстные насекомые). Соответственно, рецессивная группа (24 таксона) полностью состоит из водных таксонов, преимущественно морских. Из чисто морских таксонов наиболее широкой адаптивной зоной обладают коралловые полипы. Таксоны сверхдоминантных и доминантных групп отличаются преобладанием сухопутных экоэлементов в своих адаптивных зонах (рис. 5). Таким образом, экспансивная стратегия доминантных групп таксонов и их биологическая прогрессивность во многом связаны с освоением сухопутного экопространства.

По *соотношению экоэлементов растительноядных и зоофагов* в адаптивных зонах наблюдается дифференциация таксонов, как минимум, на три группы (рис. 7): растительноядные (включая сестонофагов, питающихся не только фитопланктоном, но и детритом), зоофаги и смешанного типа. К чисто растительноядной группе относятся 12 таксонов (губки, мшанки, коловратки, жаброногие ракообразные, плеченоги, полухордовые, первичные аннелиды, морские ежи, форониды, погонофоры, бесчерепные, моноплакофоры). К группе зоофагов принадлежит 9 таксонов (коралловые полипы, гидроидные, сцифоидные, гребневики, морские пауки, щетинкочелюстные, головоногие, трематоды, цестоды). Обе группы представлены специализированными животными, не входящими ни в одну из групп высокого доминирования (сверхдоминантную и доминантную). Доминирующие таксоны обладают экоэлементами как растительноядных, так и хищного типа. Здесь можно выделить две подгруппы: преимущественно растительноядных и преимущественно зоофагов. Первая подгруппа характеризуется высокой долей, выше 50%, экоэлементов растительноядных животных (10 таксонов): голотурии, двустворчатые, оболочники, олигохеты, многоножки, скрыточелюстные насекомые, брюхоногие, высшие ракообразные, полихеты, лопатоногие. Преимущественно зоофаги с долей экоэлементов фитофагов менее 50 % включают 15 таксонов: высшие насекомые, максиллоподы, морские звезды, млекопитающие, морские лилии, птицы, хелицеровые, нематоды, немертины, рептилии, рыбы, гребневики, брюхоресничные моллюски, земноводные, турбеллярии.

Характерной особенностью всех 4 групп доминирования по широте адаптивной зоны является присутствие в каждой из них представителей практически всех ярусов пищевой пирамиды: консументов нижнего уровня (растительноядных), среднего уровня (мелких хищников), высокого уровня (средних хищников) и верхнего уровня (крупных хищников) (табл. 2).

Между членами разных пищевых уровней отсутствует конкуренция, поэтому именно такое распределение позволяет достигать одинаково высокого уровня биологического прогресса таксонам, находящимся на разных ступенях системной организации (например нематодам и млекопитающим).

По количеству экоэлементов каждый трофический уровень должен характеризоваться определенным объемом. Это связано с тем, что биоразнообразие и экоразнообразие прямо взаимосвязаны с высокой степенью корреляции с основными параметрами пищевой пирамиды (биомасса и связанная энергия) [10] и могут быть выражены через них. В данном случае размер каждого яруса пищевой

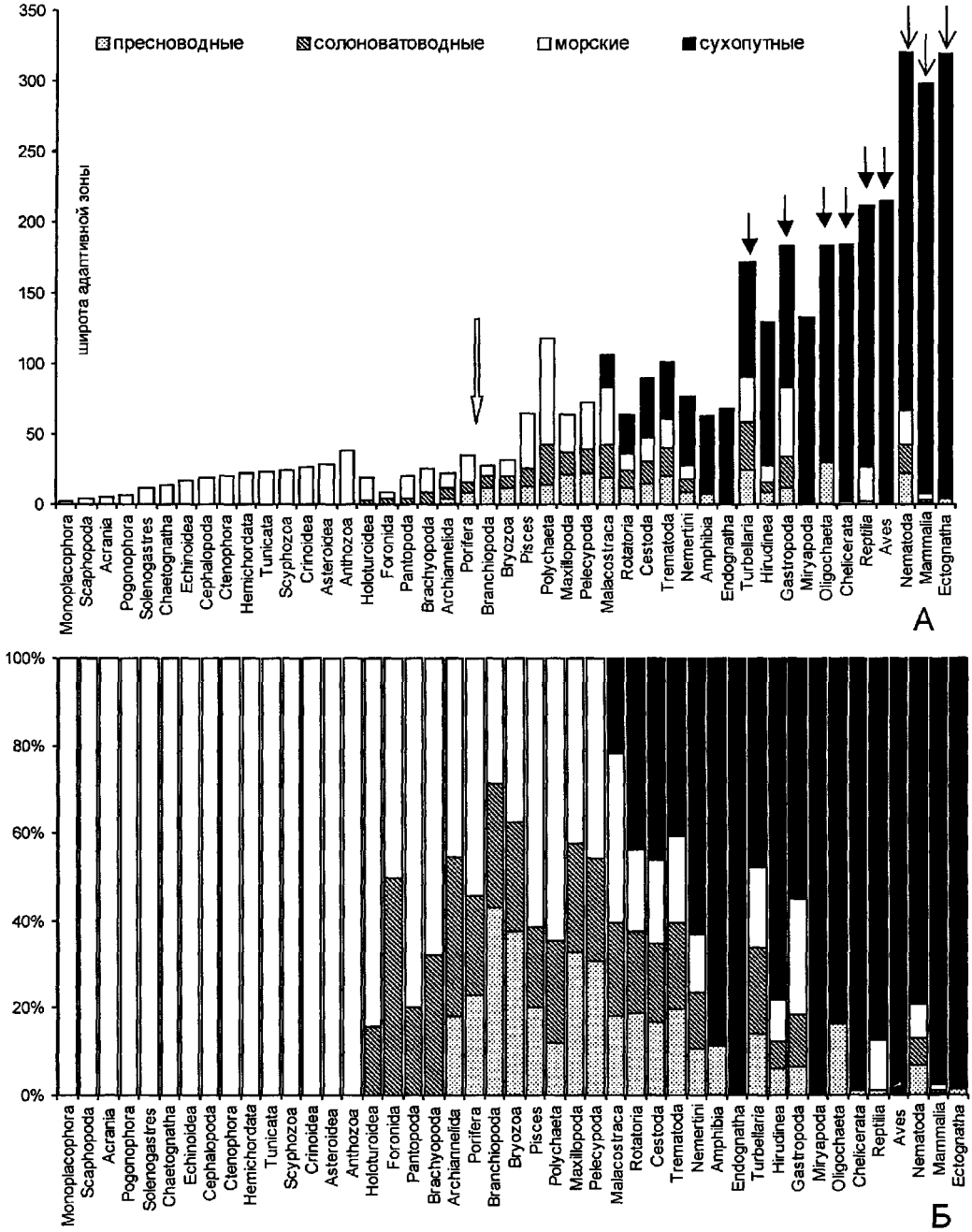


Рис. 6. Соотношение экоэлементов водного и сухопутного экомеров адаптивных зон крупных таксонов Metazoa в номинальных величинах (А) и относительно широты адаптивных зон (Б). Все таксоны расположены в порядке возрастания номинального количества сухопутных экоэлементов. Тонкими стрелками обозначены сверхдоминантные таксоны, жирными — доминантные, большой стрелкой показана граница между рецессивной группой и остальными таксонами

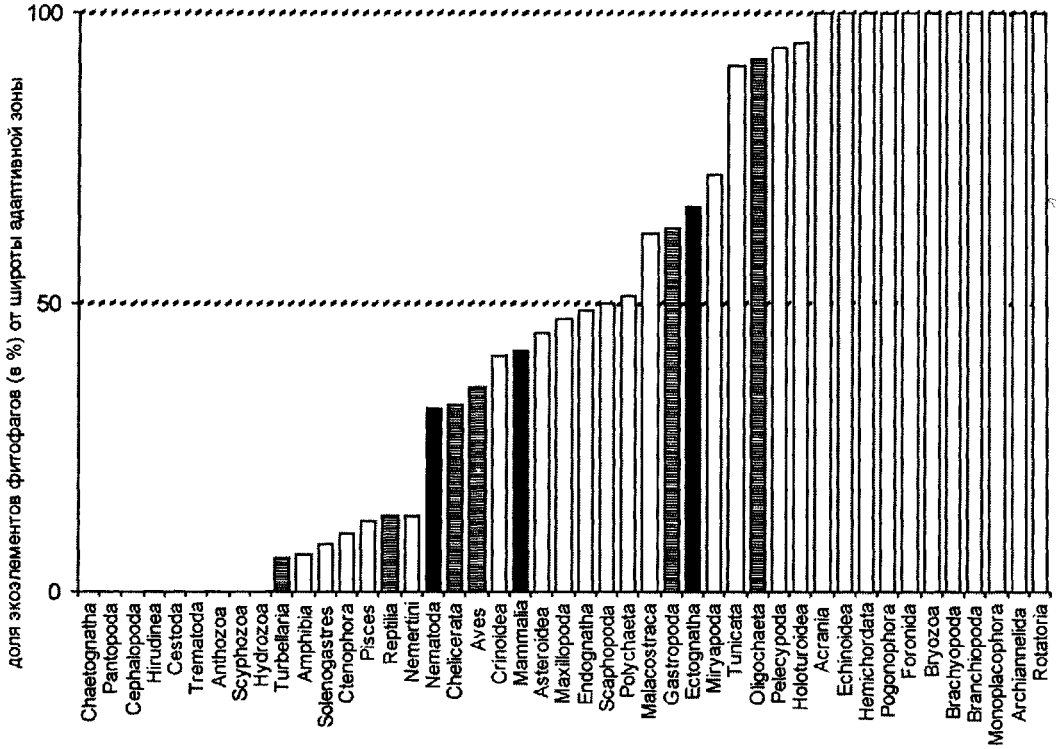


Рис. 7. Распределение крупных таксонов Metazoa по содержанию экоэлементов экомера растительноядных животных. Все таксоны расположены в порядке возрастания доли фитофагов. Черным цветом обозначены сверхдоминантные таксоны, штриховкой — доминантные и белым — субдоминантные и рецессивные

пирамиды биосферы можно выразить через количество адаптивных зон условных семейств (АЗУС, см. в [1]). В соответствии с таблицей было подсчитано число АЗУС для четырех уровней пищевой пирамиды биосферы (рис. 8). На рисунке видно, что экоразнообразие в целом уменьшается от нижнего яруса фитофагов к верхнему ярусу крупных хищников, что соответствует основному принципу пищевой пирамиды. Этот принцип полностью соблюдается как для всех экомеров, так и для экомера суши, но в меньшей степени соблюдается для водного экомера. В последнем случае объем уровня мелких хищников превышает предыдущий уровень. Этот факт может быть объяснен различными причинами: его можно рассматривать как артефакт периодической таблицы водного экомера и как реальную закономерность. В качестве артефакта периодической таблицы можно считать отсутствие в ней области экопространства для одноклеточных животных, которые являются консументами первого порядка и образуют значительную часть биомассы зоопланктона. Их адаптивные зоны характеризуются специфическими измерениями, которые значительно увеличили бы объем (экоразнообразие) первого яруса пищевой пирамиды консументов. Поскольку Protozoa в данной работе не рассматриваются, соответственно и размер первого яруса здесь меньше.

Наблюдаемый факт также совпадает с широко известным явлением частичной инверсии пирамиды биомасс и энергии в водных экосистемах, основная особенность которой — равенство или превышение биомасс консументов низших уровней по сравнению с продуцентами. Биомасса консументов высоких уровней (крупных и средних хищников) уменьшается кверху в соответствии с принципом пищевой пирамиды. Частичная ин-

Таблица 2

Классификация крупных таксонов по широте адаптивной зоны и трофическому уровню

Группы / Уровни пищевой пирамиды	Сверхдоминантная	Доминантная	Субдоминантная	Рецессивная
К4 Крупные хищники	Млекопитающие	Птицы, рептилии	Рыбы	Головоногие
К3 Средние хищники	Млекопитающие	Птицы, рептилии	Земноводные, рыбы, многоножки, высшие ракообразные	Морские звезды, сцифоидные, головоногие
К2 Мелкие хищники	Высшие насекомые	Хелицеровые, брюхоногие, турбеллярии	Рыбы, многоножки, высшие ракообразные, пиявки, полихеты, трематоды, цестоды, немертины, максиллоподы	Коралловые полипы, гидроидные, морские лилии, оболочники, сцифоидные, полухордовые, гребневики, морские пауки, щетинкочелюстные, брюхоресничные моллюски
К1 Растительноядные	Высшие насекомые, нематоды	Брюхоногие, олигохеты	Многоножки, немертины, высшие ракообразные, двустворчатые, скрыточелюстные насекомые, максиллоподы, коловратки	Губки, мшанки, жаброногие, ракообразные, плеченогие, оболочники, полухордовые, древние аннелиды, голотурии, морские ежи, форониды, погонофоры, бесчерепные, лопатоногие, моноплакофоры

версия водной трофической пирамиды объясняется тем, что зоопланктон обладает самой высокой эффективностью потребления пищи среди остальных организмов [10] и высокой скоростью размножения. Избыток энергии на трофическом уровне обязательно должен сопровождаться появлением новых экологических лицензий, в дальнейшем экологических ниш и адаптивных зон. С этой позиции также может быть объяснена наблюдаемая инверсия пирамиды экопространства водного экомера.

Соотношение простых и сложных **экоэлементов.** Широта экологической ниши включает весь диапазон условии и ресурсов, к которым имеет отношение организм на протяжении своего индивидуального развития. Для видов с непрямым развитием (метаморфозом), имеющим разного рода личиночную(-ные) и сенильную (репродуктивную) стадии, широта экологической ниши увеличивается, в особенности, если личинка принадлежит другому экомеру, нежели взрослая особь. Соответственно, и адаптивные зоны таксонов, у которых виды характеризуются развитием с метаморфозом, будут более широкими. Они отличаются наличием сложных экоэлементов

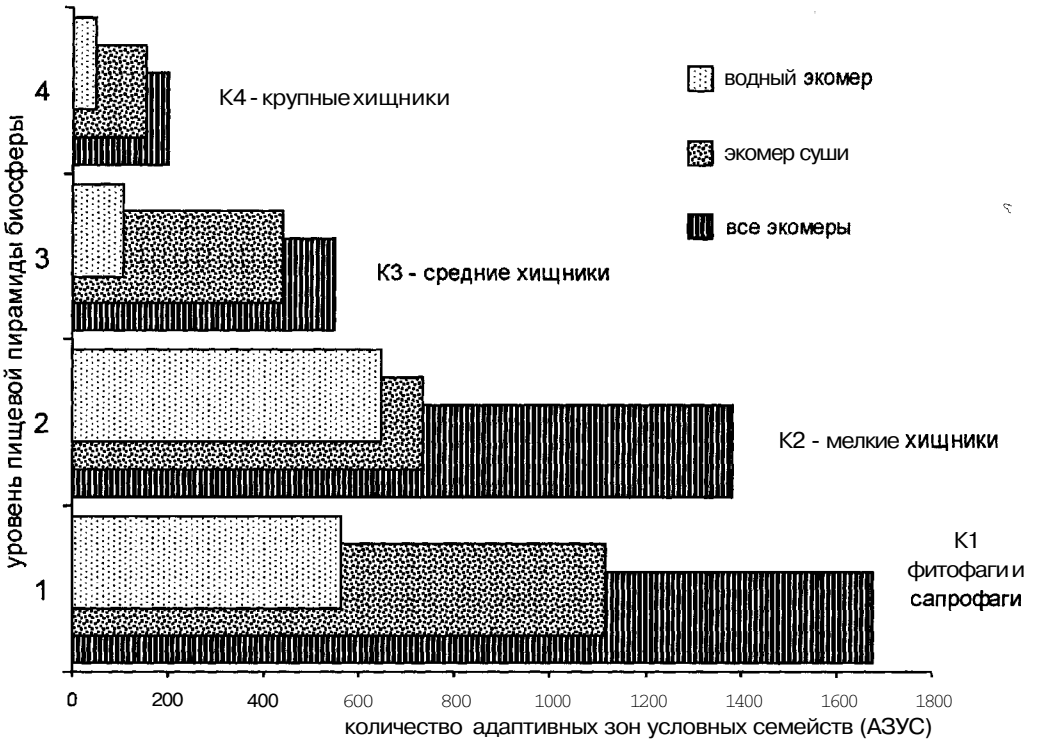


Рис. 8. Экоразнообразие трофических уровней консументов в пищевой пирамиде биосферы. Экоразнообразие выражается через совокупную таксономическую нагрузку количество адаптивных зон условных семейств

(см. выше). Крупные таксоны рангом классов и типов включают в себя более мелкие таксоны, имеющие как прямое, так и непрямое развитие. Следовательно, и адаптивная зона классов и типов будет включать в себя как сложные, так и простые экоэлементы. Их соотношение представляется неслучайным и зависит от выбранной стратегии освоения экопространства.

Оба типа развития имеют свои преимущества и недостатки: непрямое развитие позволяет переключиться в стрессовой ситуации на один из экомеров и таким путем избегнуть вымирания; прямое развитие сокращает общую смертность, поскольку на личиночной стадии смертность, как правило, очень высока. Поэтому выбор типа онтогенеза должен быть обязательно связан с определенной стратегией освоения экологического пространства. Поскольку выбор стратегии освоения связан с биологической прогрессивностью таксона (см. выше), соотношение простых и сложных экоэлементов удобно выражать через отношение их к широте адаптивной зоны.

Все таксоны Metazoa, по соотношению простых и сложных экоэлементов, можно разделить на три группы:

1. Таксоны с преимущественно не прямым развитием. 23 таксона, включающие, в основном, первичноводных морских животных: брюхоногие, высшие ракообразные, полихеты, двустворчатые, максиллоподы, гидроидные, мшанки, морские звезды, жаброногие ракообразные, морские лилии, плеченогие, сцифоидные, первичные аннелиды, головоногие, голотурии, морские ежи, морские пауки, щетинкочелюстные, брюхоресничные моллюски, кишечнодышащие, форониды, цериантарии, лопатоногие, моноплакофоры.

Освоение экологического пространства происходит на личиночной стадии

развития (планула, трохофора, велигер, аурикулярия, науплиус и пр.), поэтому расширение адаптивной зоны сопровождается увеличением числа сложных экоэлементов (рис. 9). Простые экоэлементы увеличиваются незначительно либо вовсе отсутствуют. При дальнейшем росте адаптивной зоны (свыше 100 экоэлементов) происходит резкое увеличение темпов роста простых экоэлементов, а число сложных начинает уменьшаться. При широте адаптивной зоны около 170 число простых и сложных экоэлементов сравнивается и в дальнейшем их соотношение меняется на противоположное. Подобная смена доминирования непрямого развития на прямое объясняется, видимо, тем, что таксоны с большей широтой адаптивной зоны начинают в большей степени осваивать экомеры с высоким показателем экологического стресса, в первую очередь сухопутный.

2. Таксоны с преимущественно прямым развитием. 12 таксонов беспозвоночных с преобладанием пресноводных и сухопутных групп: настоящие насекомые, нематоды, олигохеты, хелицеровые, турбеллярии, многоножки, пиявки, немертины, скрыточелюстные насекомые, коловратки, коралловые полипы, гребневики.

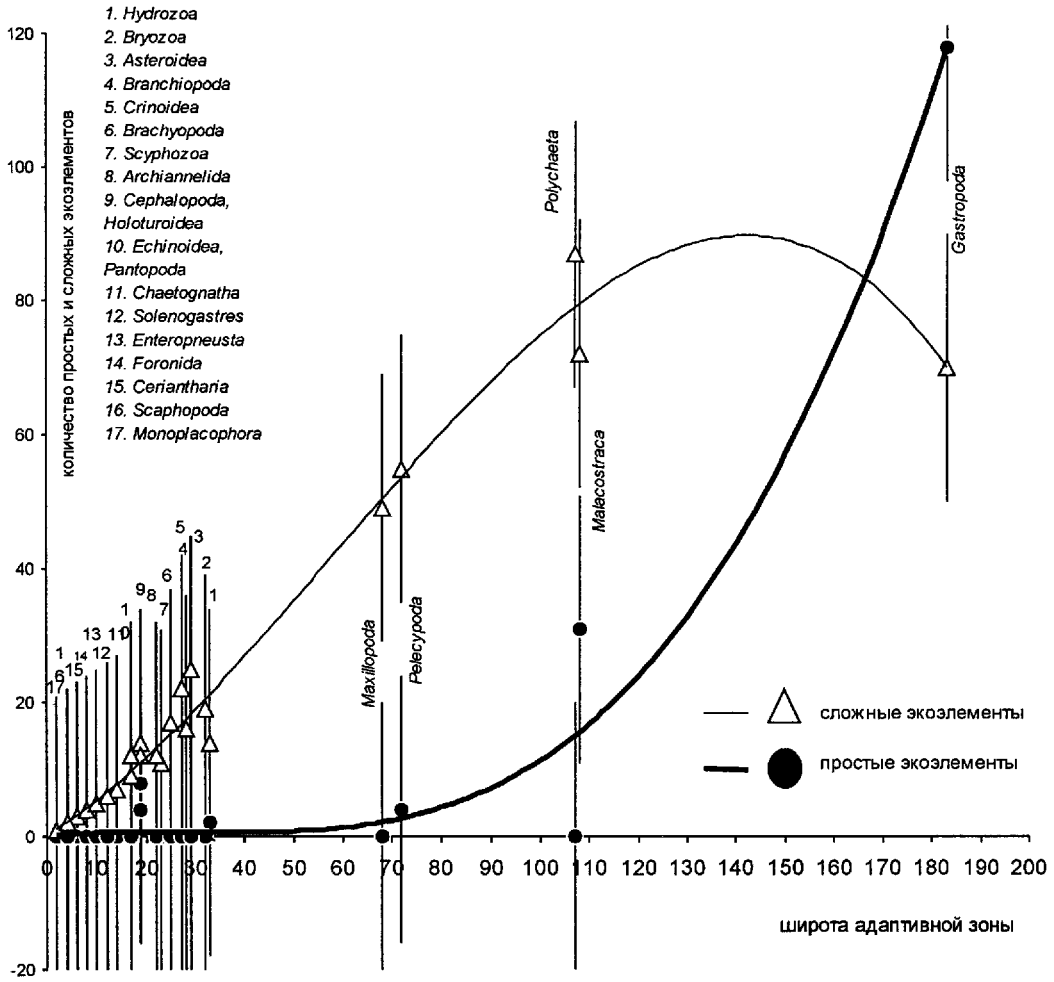


Рис. *9. Соотношение простых и сложных экоэлементов у таксонов с преимущественно непрямым развитием. Объяснения см. в тексте. Каждый таксон характеризуется двумя точками, соединенными вертикальной линией*

Число простых экоэлементов всегда превышает количество сложных, однако поведение кривых простых и сложных экоэлементов имеет аналогичный характер, как и в группе 1 (рис. 10). Первоначально, при увеличении широты адаптивной зоны, освоение экопространства происходит за счет увеличения простых экоэлементов. В дальнейшем рост широты осуществляется уже за счет сложных экоэлементов, при этом доля простых уменьшается.

Закономерное изменение соотношения простых и сложных экоэлементов с ростом широты адаптивной зоны беспозвоночных позволяет предполагать, что это соотношение имеет адаптивное значение для освоения экопространства. В первой группе после широты адаптивной зоны, равной 170, простые экоэлементы начинают доминировать, при этом 4 таксона из 6 (в обеих группах) с широтой выше 170 являются преимущественно сухопутными. Таксоны, ориентирующиеся на освоение более стрессового экопространства, переходят во 2 группу таксонов. Этим можно объяснить, почему различные классы одного типа (т. е. имеющие один план строения) расположены в разных группах. Например, из типа аннелид все первичноводные классы (полихеты и архианнелиды) находятся в первой группе, в то время как олигохеты и пиявки, как преимущественно пресноводные и сухопутные, перешли во вторую. То же относится к классу коралловых полипов, находящемуся во второй группе, в то время как остальные классы кишечнополостных расположены в первой. Несмотря на то, что это чисто морские животные, среди остальных стеногалинных морских таксонов они обладают наибольшей широтой адаптивной зоны. Возможно, они также освоили более стрессовые местообитания, но только внутри морского экомера (например абиссальный). Класс гастроподы по соотношению экомеров находится примерно на грани-

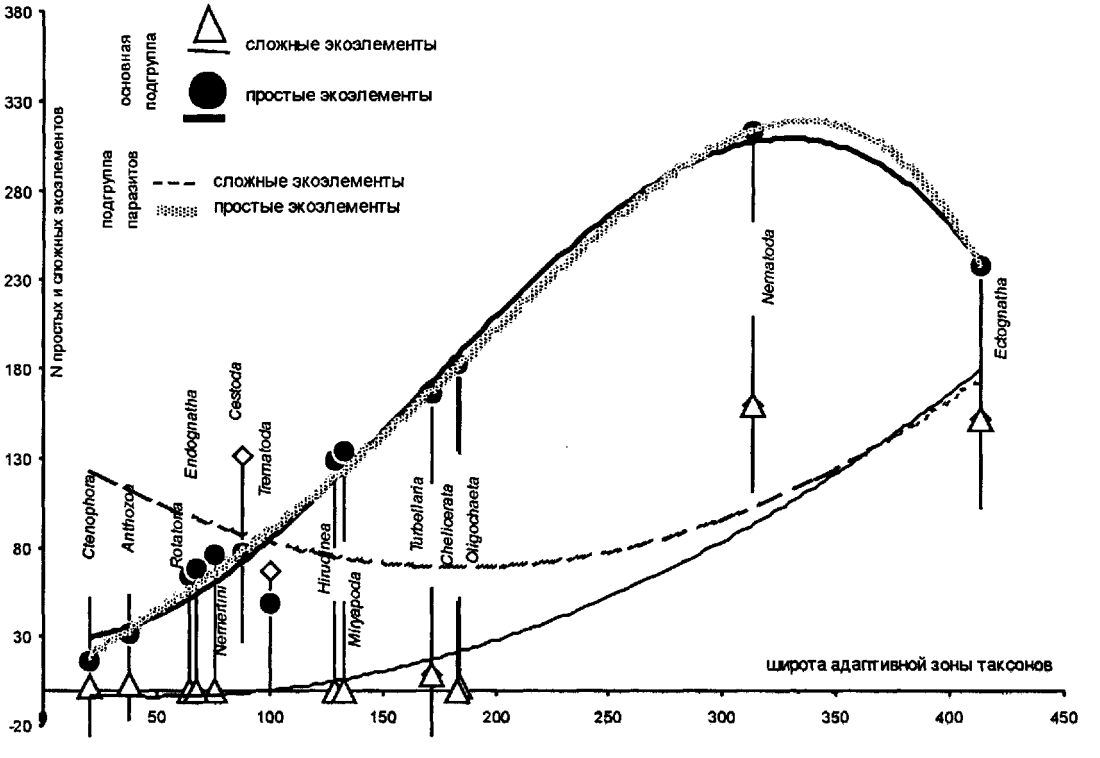


Рис. 10. Соотношение простых и сложных экоэлементов у таксонов с преимущественно прямым развитием. Объяснения см. в тексте. Каждый таксон характеризуется двумя точками, соединенными вертикальной линией

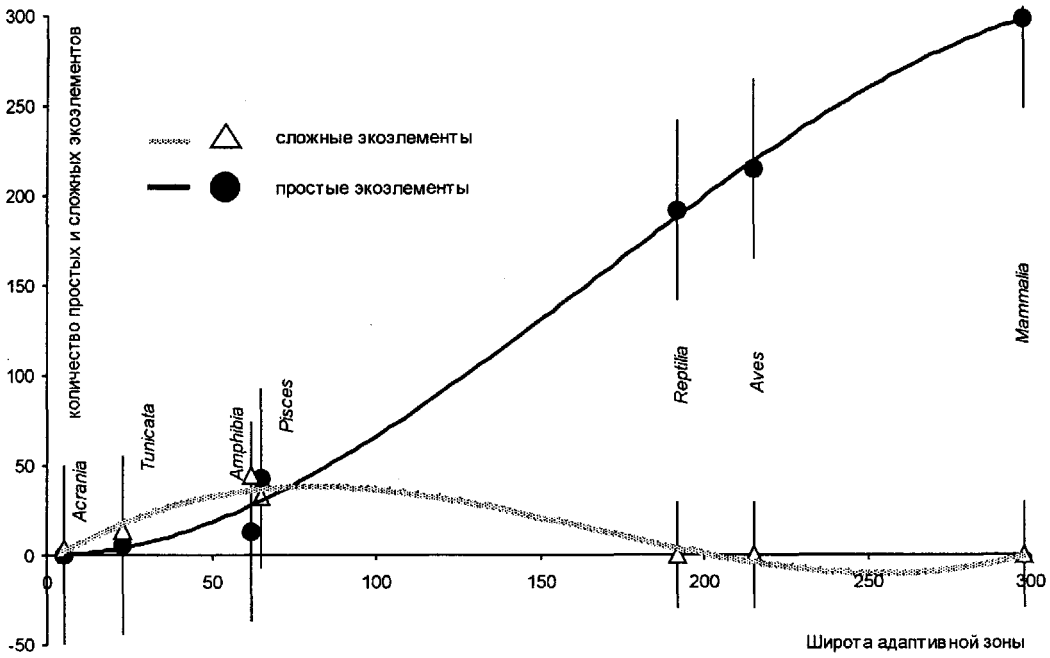


Рис. 11. *Соотношение простых и сложных экоэлементов у хордовых. Объяснения см. в тексте. Каждый таксон характеризуется двумя точками, соединенными вертикальной линией*

це обоих групп и почти «готов» перейти во вторую, что можно объяснить экспансией пресных вод и суши легочными моллюсками.

Однако полностью объяснить адаптивный смысл наблюдаемой закономерности только с позиции экспансии экопространства достаточно трудно, поскольку она проявляется у множества столь разнородственных животных совсем неоднозначно. В частности, не совсем понятно, почему во второй группе при значительном расширении адаптивной зоны обязательно необходимо увеличивать число сложных экомеров (у нематод и высших насекомых). Является ли это проявлением экспансивности, или это просто инадаптивное наследие, доставшееся от первичноводных предков, которое легче трансформировать, нежели полностью от него избавиться? Характерно, что большинство видов представителей 2 группы относятся к мелкому или очень мелкому размерному классу, среди которых значительную долю занимают паразиты. Мелкие животные, ограниченные в передвижении, нуждаются в разного рода расселительных стадиях, поэтому непрямое развитие здесь может иметь адаптивный смысл. В частности, трематоды и цестоды занимают особое место среди этой группы, поскольку представлены только паразитическими видами. Именно поэтому у них число сложных экомеров превышает количество прямых (при высоком числе последних), но по абсолютной величине приравнивается к нематодам и насекомым. В связи с этим трематод и цестод можно отнести ко второй группе несколько условно либо выделить в отдельную подгруппу, наряду с нематодами и насекомыми (на рис. 10 показаны отдельные кривые для такой подгруппы).

3. Группа хордовых. У 7 таксонов типа хордовых соотношение простых и сложных экоэлементов в целом подчиняется закономерности, свойственной беспозвоночным: число простых экоэлементов увеличивается с широтой адаптивной зоны и освоением более стрессовых экомеров (рис. 11). При этом количество простых экоэлементов превышает число сложных за значением широты 170 экоэлементов, свойственной для сухопутных

3 — 4709

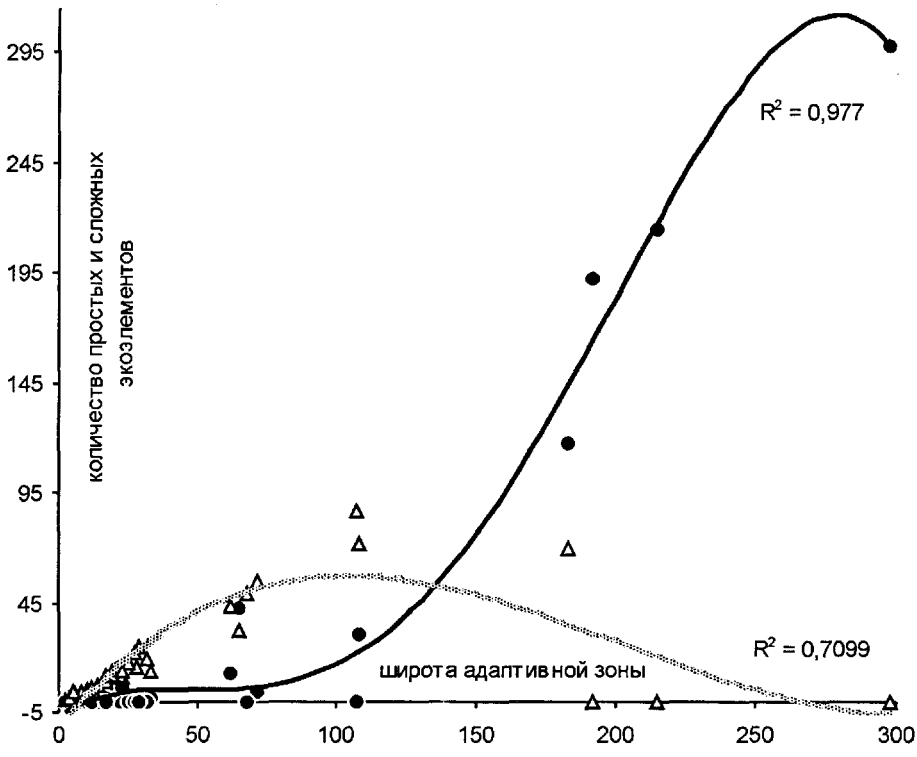


Рис. 12. *Соотношение простых и сложных экоэлементов у таксонов с преимущественно непрямым развитием и хордовых. На основании закономерного поведения аппроксимационных кривых обе группы можно рассматривать как одно целое. Объяснения см. в тексте*

животных. Так, у трех в целом сухопутных таксонов — рептилий, птиц и млекопитающих, сложные экоэлементы вообще отсутствуют, что определяет своеобразие этой группы (в отличие от предыдущей). Сложные экоэлементы характерны для водных таксонов, в первую очередь рыб и амфибий. Общий тренд изменений рассматриваемого соотношения совпадает с эволюционной последовательностью хордовых. Первые 4 таксона относятся к первичноводным организмам и, соответственно, они отличаются превышением сложных экоэлементов. В связи с этим группа хордовых имеет много общего с первой группой таксонов, и по направлению тренда они образуют с ней единую группу. Графически кривые хордовых органически сочетаются с кривыми первой группы и отражают общую закономерность (рис. 12).

Таким образом, характер индивидуального развития у Metazoa напрямую зависит от широты адаптивной зоны и стрессовых особенностей занимаемых экомеров. Выбор типа развития представляется канализированным, о чем свидетельствует высокий коэффициент корреляции между широтой адаптивной зоны и числом простых и сложных экоэлементов у неродственных таксонов (рис. 12). Непрямое развитие постепенно заменяется прямым при освоении водными таксонами сухопутного экомера. Это правило соблюдается при условии, что таксон не представлен животными мелкого и очень мелкого размерного класса, а также паразитами. В противном случае, непрямое развитие снова приобретает адаптивное значение.

Обсуждение. Достоверность вышерассмотренной картины целиком зависит от корректности составленных периодических таблиц. Добавление лишних рядов или групп экомеров или исключение необходимых для данного ранга таксонов приведет к искажению информации и

последующих выводов. Проверкой адекватности составленных периодических таблиц является совпадение результатов анализа таблиц с эмпирическими закономерностями, выявленными фундаментальной экологией и учением о макроэволюции. Рассмотренные закономерности группировки таксонов по широте адаптивной зоны и входящих в неё более мелких подразделений (соотношения моно- и политаксонных экоэлементов, водных и сухопутных экоэлементов и др.) во многом совпадают с теоретическими представлениями об экологической дифференциации и эволюции основных систематических групп и эволюции биосферы. Это позволяет полагать, что в целом они отражают существующую реальность.

Адаптивные зоны крупных таксонов отличаются друг от друга целым рядом параметров — широтой, соотношением экоэлементов разных экомеров, простых и сложных экоэлементов, таксономической нагрузкой и пр. Поэтому крупные таксоны обладают выраженной экологической уникальностью, аналогичной уникальности видов, характеризующихся сходным набором признаков (широта и положение экологической ниши, численность, мозаичность распространения и др.). Соответственно, крупные таксоны как таковые также должны формировать структуру экосистемы, но уже в глобальном — биосферном масштабе. Эта структура принципиально не отличается от структуры небольшой экосистемы и представляет, по сути, биосферную пищевую пирамиду (не включая продуцентов).

Экосистема биосферного масштаба также характеризуется стандартным набором признаков: биоразнообразием (в данном случае совокупностью крупных таксонов), пищевой структурой, численной структурой (наличие экологических доминант, аутсайдеров) и др. Соответственно, крупные таксоны, как и виды в экосистеме, занимают определенное место и выполняют свою определенную функцию. Последнее положение доказывается тем, что крупные таксоны, как и мелкие, несмотря на разнообразие экологических ниш составляющих их видов, отличаются определенной специализацией, которую можно вполне четко обозначить. Следовательно, можно говорить о том, что биосфера обладает специфической структурой, определяемой совокупностью крупных таксонов и их адаптивных зон. Взаимосвязи этих компонентов являются главным каркасом структуры, однако они должны отличаться от тривиальных пищевых связей мелких экосистем каким-то новым качеством.

Как известно, главным свойством системы, в т. ч. и экологической, является ее целостность [11, 12, 13]. Последняя определяется, в первую очередь, особенностями её структуры. Для экосистем небольшого и среднего ранга следствием целостности является устойчивость экосистемы. Соответственно, структура экосистемы определяет её устойчивость. Для биосферы как глобальной экосистемы подобная функция структуры не является актуальной, поскольку биосфера практически неуничтожима, пока существует географическая оболочка. Следовательно, устойчивость биосферы является относительно постоянной и у структуры биосферы (в вышерассмотренном качестве) должна быть другая функция. Наиболее вероятная *функция структуры биосферы состоит в уменьшении и редукции потерь органического вещества и биогенных элементов из пищевой пирамиды в литосферу*. Эта мысль в той или иной форме рассматривалась многократно в литературе (например в [14, 8, 15, 16]). Эта функция может осуществляться двояким путем: экспансивным — завоевание нового, более труднодоступного экопространства, и агрессивным — захватом популярных экомеров более прогрессивными таксонами и (или) узкой специализацией внутри тех же экомеров. Современная биосфера является практически сформированной, поскольку накапливаемое и способное к захоронению органическое вещество почти полностью возвращается в пищевые сети и не выпадает из пределов биосферы. Это осуществляется имеющимся арсеналом экологических ниш и адаптивных зон, образовавшихся при освоении различных экомеров таксонами.

Каждый крупный таксон является целостной системой [17] и в силу особенностей своей организации имеет специфические возможности в освоении экопространства (совпадение понятий «таксон»

и «жизненная форма» по [18]). Поэтому он является *незаменимым на данный момент времени* и представляет необходимую часть структуры биосферы. Например, именно поэтому млекопитающие, несмотря на всю прогрессивность своей организации, ни при каких условиях не смогут заменить более низко организованных губок или двустворчатых моллюсков. Следовательно, *каждый крупный таксон, характеризующийся специфическим планом строения, является элементарной единицей пищевой структуры биосферы, исчезновение которой понижает её целостность*. В этом смысле роль крупных таксонов в биосфере аналогична функции видов в биоценозах. Эта функция выполнима при условии системной целостности крупных таксонов

Среди крупных таксонов Metazoa можно выделить ключевые типы, аналогичные по функции группам видов, определяющим состояние экосистемы: доминантам, эдификаторам, пионерным и климаксическим видам и пр. В основном к ним принадлежат таксоны, доминирующие по широте адаптивной зоны (сверхдоминантная и доминантная группы). Как правило, эти таксоны обладают большой способностью к экспансии экопространства. Их можно считать основными держателями структуры этажей консументов. Среди этих групп наблюдаются таксоны, стоящие на различных ступенях организации. Они достигли равных экспансивных способностей и биологического прогресса различными путями (уровнем ароморфной организации, морфологической и генеративной пластичностью и др.). Разбору этих путей предполагается посвятить следующие части данной публикации.

Выводы. 1. Метод периодических таблиц является адекватным инструментом для изучения экологии надвидовых таксонов.

2. Адаптивная зона современных Metazoa на уровне мегатаксонов освоена неравномерно. Плотность освоения экопространства зависит от его стрессовых особенностей и наследует историю этого освоения.

3. Широта адаптивной зоны является хорошим показателем биологического прогресса таксона и может рассматриваться как один из его критериев.

4. Биологический прогресс таксона повышается только при экологической экспансии более труднодоступного экологического пространства.

5. Освоение экопространства крупными таксонами происходит на основе двух стратегий освоения — экспансивной и агрессивной. Доминантные (маркирующие) группы обладают наибольшей способностью к завоеванию популярного экопространства и освоению незаселенного, однако при освоении эколицензий предпочитают переход от агрессивной к экспансивной стратегии. Они тяготеют и приурочены к более стрессовым местообитаниям, в первую очередь к сухопутным. Менее прогрессивные (фоновые) группы таксонов вынуждены использовать агрессивную стратегию в сочетании с узкой специализацией.

6. Характер индивидуального развития у Metazoa напрямую зависит от широты адаптивной зоны и стрессовых особенностей занимаемых экомеров. При освоении водными таксонами сухопутного экопространства непрямое развитие заменяется прямым. Поэтому выбор определенного типа развития является достаточно жестко канализированным.

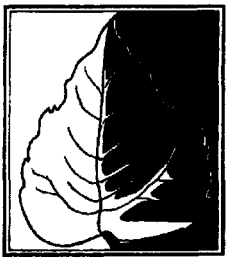
7. Мегатаксоны являются элементарными структурными единицами трофической структуры биосферы, влияющими на её целостность и незаменима на данный момент времени.

8. Пищевая пирамида консументов биосферы характеризуется не только закономерным уменьшением биомассы и энергии к верхним ярусам, но и аналогичным уменьшением экоразнообразия.

Библиографический список

1. Киселев Д. Н. Экология крупных таксонов. Часть 1. Периодическая система экологического пространства Metazoa // Проблемы региональной экологии, 2004. — №5. — 75-89 с.
2. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — М.-Л.: Изд. АН СССР, 1939. - 610 с.
3. Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы. В кн.: Эволюция и биоценотические кризисы. — М.: Наука, 1987. — 5–45 с.
4. MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. - 203 pp.
5. Пианка Э. Эволюционная экология. — М.: Мир, 1981. — 399 с.
6. Рамснский Л. Г. Проблемы и мстоды изучения растительного покрова. — Л.: Наука, 1971. – 334 с.
7. Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. — Chichester, N.Y.: John Wiiley and Sons, 1979. - 222 pp.
8. Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. — Тбилиси: Мецниереба, 1978. — 1, 2 т.
9. Huxley J. Essays of a biologist. — London, 1929. — 229 pp.
10. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяция и сообщества. — М.: Мир 1, 1989. - 2 т.
11. Bertalanffy L. General system theory (foundations, development, applications). — N. Y.: Braziller, 1968. - 239 pp.
12. Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем. — Киев: Наукова думка, 1977. - 260 с.
13. Реймсрс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). // Россия молода, 1994. — 367 с.
14. Вернадский В. И. Биосфера // Избранные труды по биогеохимии. — М.: Мысль, 1967. - 222-361.
15. Пономаренко А. Г. Палеонтология и балансы биогсохимических круговоротов. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 3. — М.: ПИН РАН, 1998. — 9-14 с.
16. Rigby S., Milsom C. V. Origins, evolution, and diversification of zooplankton // Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 2000. - 293-313 с.
17. Черных В. В. Проблема целостности высших таксонов. — М.: Наука, 1986. — 142 с.
18. Марков А. В., Соловьев А. Н. Количественный анализ макроэволюционных процессов у морских ежей надотряда Spatangacea. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Выпуск 2. - М.: ПИН РАН, 1995. - 8-94 с.

ОБЩЕСТВЕННО-НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ



Проблемы Региональной Экологии

№6
2004 г.

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МАДЖЕНТА