

УДК 574.578

*О.В. Смирнова***РОЛЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПАРАДИГМЫ В ПОЗНАНИИ
ЭКОСИСТЕМНЫХ ПРОЦЕССОВ**

На основе интегральных представлений популяционной биологии проведена ревизия основных понятий синэкологии (экосистема, сукцессия, климакс, собственное время и пространство климаксовой экосистемы), дана оценка теоретических моделей сукцессий. Показана возможность и необходимость дальнейшего развития синэкологии с позиций популяционной парадигмы.

Ключевые слова: популяция, экосистема, сукцессия, климакс, модели сукцессий.

Основы представлений о том, что популяционная парадигма дает возможность с новых позиций подойти к пониманию процессов, происходящих на ценотическом уровне, заложили Т.А.Работнов [1] и R.H. Whittaker [2].

Во второй половине XX в. в результате синтеза представлений демографов растений и животных [3-9] была показана возможность исследования популяционной организации экосистем (биогеоценозов) как систем взаимодействующих популяций. Одновременно обоснованы представления об элементарных популяциях (элементарных демографических единицах) представителей любых царств и их специфических характеристиках: собственном времени, собственном пространстве и специфическом уровне плотности [10].

При этом было сделано заключение, что популяционная жизнь основных средообразователей: эдификаторов, ключевых видов (*keystone species*), экосистемных инженеров (*ecosystem engineers*) – это механизм, организующий существование всех членов биоты [11-16].

Представление об организующей роли потоков поколений основных средообразователей в биогеоценотическом покрове выявило единство структурной и функциональной организации систем ценотического уровня и позволило с популяционных позиций рассматривать понятия «биогеоценоз» и «экосистема» как синонимы [17].

**Определение основных понятий синэкологии (экологии экосистем)
с популяционных позиций**

Интеграция знаний популяционной биологии и экологии экосистем [2; 3; 8; 10; 18-21] привела к формированию представлений, общих для разных таксономических и трофических групп видов, образующих биоту экосистемы. Это представления о том, что: (1) потоки вещества и энергии реализуются в экосистеме (биогеоценозе) как потоки поколений в популяциях слагающих ее видов, и (2) началом, организующим потоки поколений популяций всех видов биоты, выступают потоки поколений популяций мощных средообразователей (ключевых видов, экосистемных инженеров).

В итоге стало возможным определить основные понятия синэкологии.

1. *Экосистема* есть множество популяций видов разных трофических групп (составляющих ее биоту) в процессе взаимодействия между собой и преобразования абиотических компонентов среды в конкретном местообитании.

2. *Сукцессия* – процесс формирования (первичная сукцессия) или восстановления (вторичная сукцессия) потоков поколений в популяциях всех видов биоты экосистемы, направленный на достижение ими полной реализации потенциалов в конкретном местообитании.

3. *Климакс* – процесс поддержания устойчивых потоков поколений в популяциях всех видов биоты, экологические потребности которых полностью реализуются при достижении экосистемой динамически равновесного состояния в конкретном местообитании.

4. *Собственное время сукцессии* – это время от начала развития экосистемы до перехода ее в климаксовое состояние. Оно может быть охарактеризовано числом поколений ключевых видов, необходимых для достижения климакса. Собственное время сукцессии можно определить лишь при условии ее беспрепятственного осуществления, то есть при спонтанном развитии экосистемы. Такой тип развития экосистемы получил название «аутогенная сукцессия» [22].

5. *Собственное пространство экосистемы* формируется в ходе аутогенной сукцессии и полностью проявляется в климаксовом состоянии. Собственное пространство экосистемы есть результат формирования и взаимодействия популяционных мозаик ключевых и подчиненных видов в ходе аутогенной сукцессии от начального состояния до достижения климаксового состояния.

6. *Движущая сила аутогенной сукцессии* – средопреобразующая деятельность популяций ключевых видов, в результате которой формируется биотически обусловленная гетерогенная среда экосистемы, что приводит к постоянному увеличению экологической емкости экосистемы и как следствие к возрастанию экологического и таксономического разнообразия. Увеличение гетерогенности среды экосистемы от начальных этапов сукцессии к завершающим этапам и климаксу уменьшает значимость конкурентных и увеличивает значимость комплементарных и мутуалистических отношений в организации экосистемы.

Таким образом, с позиций популяционной биологии:

1) основные параметры климаксовых экосистем – размеры (линейные, площадь и объем), состав и структуру – можно определить на основе изучения в природе и/или реконструкции популяционных мозаик наиболее мощных ключевых видов и их взаимосвязей с подчиненными видами;

2) на начальных этапах аутогенных сукцессий границы экосистем определяются по смене типов предшествующих антропогенных воздействий; на завершающих этапах – по смене наборов наиболее мощных ключевых видов;

3) основные параметры сукцессивных экосистем на каждом этапе развития есть результат взаимодействия экзогенных (в основном антропогенных) и эндогенных факторов. На начальных этапах развитие экосистем определяется предшествующими нарушениями, на завершающих этапах – популяционными механизмами.

Анализ вербальных моделей сукцессий с позиций популяционной парадигмы

Учение о сукцессиях и климаксе возникло около ста лет назад и было разработано применительно к растительным сообществам на основе парадигмы организмизма [23; 24]. Во второй половине XX в. на этой же основе были предложены вербальные модели аутогенных сукцессий [25; 26], кото-

рые были благоприятно встречены научным сообществом [27]. Следует отметить, что модель аутогенной сукцессии представляет собой чрезвычайно удобный инструмент исследования. Она позволяет выявить *потенции экосистемы* в данной климатической ситуации, и ее можно рассматривать как эталон для оценки сукцессионного статуса экосистем.

Модель стимуляции или благоприятствования (*facilitation model* [25]) – в ходе сукцессии каждая приходящая в сообщество группа видов создает благоприятные условия для внедрения и успешного существования последующей группы видов, вытесняющих в результате конкуренции за ресурсы, виды предшествующей группы. Процесс происходит до тех пор, пока сообщество достигнет климаксового состояния.

Модель ингибирования (*inhibition model* [25]) – на начальном или среднем этапе сукцессии процесс смены одной группы видов другой группой прекращается на неопределенный срок в связи с созданием существующими в сообществе видами неблагоприятных условий для внедрения видов следующей группы (*процесс торможения сукцессии*).

Модель толерантности (*tolerance model* [25]) – по мере смены в ходе сукцессии одной группы видов другой группой в сообществе приживаются только все более толерантные по отношению к одному или нескольким экологическим факторам виды. Эта модель подобна более мягкому варианту модели ингибирования.

Модель нейтральности или независимого популяционного развития [26] – одни виды сменяют другие в соответствии с особенностями онтогенеза и типа стратегии; количественные соотношения между видами определяются на основе конкурентных или иных взаимоотношений.

Разбор примеров, которые приводят авторы моделей и их последователи [25–27], показывает, что все они отражают динамику только растительного сообщества или его подсистем, причем, кроме модели благоприятствования, только на отдельных этапах развития. Однако уже с середины XX в. стало совершенно ясно, что с *вещественно-энергетических позиций* применение понятия «сукцессия» к отдельному компоненту экосистемы не имеет смысла, поскольку преобразование энергии протекает в пищевых цепях и образуемых ими пищевых сетях, которые составляют популяции видов, относящихся к разным трофическим уровням. Параллельное развитие представлений популяционной биологии привело к тому же заключению.

Таким образом, стало ясно, что познание механизмов сукцессий невозможно без согласованного изучения взаимоотношений популяций видов разных трофических уровней как с вещественно-энергетических, так и со структурно-динамических позиций одновременно, поскольку вещественно-энергетические процессы реализуются в потоках поколений популяций видов, формирующих биоту экосистемы.

Пересмотр моделей аутогенных сукцессий с популяционных позиций позволил предложить новую модель аутогенной сукцессии – модель насыщения (*saturation model* [28]), основной механизм которой – спонтанная средообразующая деятельность ключевых видов разных трофических групп.

Модель насыщения – каждый новый вид (или новая группа видов), внедряющийся в экосистему в ходе сукцессии, преобразует внутреннюю среду экосистемы, увеличивая ее гетерогенность, и тем самым обеспечивает со-

существование как предшествующих, так и последующих кампаний видов. В процессе развития экосистемы по типу модели насыщения усиливаются средообразующие функции биоты экосистемы, увеличивается ее продукция и возрастает экологическая емкость местообитания. Эти процессы сопровождаются возрастанием структурного и таксономического разнообразия экосистемы. Развитие экосистем по типу модели насыщения осуществляется только в тех случаях, когда нет препятствий для поступления зачатков и приживания всех потенциальных обитателей экосистемы.

Сравнение характеристик предшествующих моделей и модели насыщения, разработанной с позиций популяционной парадигмы, позволяет определить возможности применения этих моделей для познания и прогнозирования динамических процессов.

Модель насыщения результативна в том случае, если она используется для объяснения процессов преобразований экосистемы в целом в ходе аутогенных сукцессий. Такая модель аутогенной сукцессии (даже если экосистемы, развивающиеся согласно этой модели, очень сложно найти в природе и приходится делать теоретические реконструкции) представляет собой чрезвычайно удобный инструмент исследования. Она позволяет выявить *потенциал экосистемы* в данной климатической ситуации, и ее можно рассматривать как эталон для оценки степени отклонения развития конкретных экосистем от оптимального пути развития.

Модель благоприятствования представляет собой упрощенный вариант модели насыщения, в ней не учитывается все возрастающая гетерогенность среды, определяемая средообразующей деятельностью ключевых видов. В результате основным типом взаимоотношений считается конкуренция за ресурс, приводящая к резкому снижению видового разнообразия в климаксовом сообществе. Это явление получило название «*парадокс падения видового разнообразия в климаксе*» [29], и оно ярко демонстрирует невозможность познания сукцессионных процессов без учета средообразующей деятельности ключевых видов (экосистемных инженеров).

Модели толерантности и ингибирования объясняют лишь отдельные этапы развития растительного сообщества, анализируемые в отрыве от экосистемных процессов в целом. Использование этих представлений для объяснения хода аутогенной сукцессии в экосистемах не целесообразно, поскольку здесь происходит неправомерный перенос системы понятий, разработанной для одного класса объектов (фитоценозов) на другой класс (экосистем).

Модель нейтральности характеризует отдельные этапы развития популяций видов в пределах растительного сообщества и так же, как две предыдущие модели, не может быть использована при исследовании аутогенных сукцессий. Таким образом, модели ингибирования, толерантности и нейтральности могут быть применены только при объяснении отдельных процессов развития подсистем и элементов в экосистемах в целом.

Подводя итог краткому анализу вербальных моделей сукцессий, следует особо подчеркнуть большое значение сформировавшихся в экологии представлений об основных средообразователях (ключевых видов, экосистемных инженеров) для решения экосистемных задач:

1) выявление определяющей роли ключевых видов в ходе аутогенных сукцессий помогает упорядочить представление о климаксе; это понятие сле-

дует относить к экосистеме, в которой биота полностью реализовала свои потенции, и устойчивые потоки поколений всех потенциальных членов экосистемы поддерживаются в результате средообразующей деятельности *ключевых видов*;

2) в связи с практически полным отсутствием в современном биогеоценотическом покрове климаксовых экосистем необходимо проводить модельные реконструкции их состава, структуры и размеров минимальной площади выявления, а также определять состав видов, устойчивые потоки поколений которых поддерживались в прошлом средообразующей деятельностью *ключевых видов*, истребленных человеком;

3) реконструкция собственного пространства климаксовых экосистем должна быть основана на модельном восстановлении ареалов *ключевых видов доисторических экосистем*; а также на определении пределов средообразующей функции биоты в целом по отношению к абиотической компоненте ландшафта и к климату;

4) представление о собственном пространстве экосистем, определяемом размерам элементарных популяций *ключевых видов*, составляет необходимую основу модельной реконструкции природных ландшафтов при снятии антропогенного пресса;

5) при организации природопользования, ориентированного на сохранение существующего таксономического разнообразия, необходимо разрабатывать методы, имитирующие средообразующую деятельность *ключевых видов*, которые уничтожены человеком.

Перспективы использования популяционной парадигмы для исследования экосистем

В настоящее время необходимость объединения вещественно-энергетического и структурно-динамического подходов на основе популяционной парадигмы осознается научным сообществом. Однако от осознания необходимости синтеза двух названных подходов для дальнейшей разработки теории синэкологии до его реализации существует огромная дистанция. Казалось бы, вполне очевидное в настоящее время представление о том, что потоки вещества и энергии реализуются в виде потоков поколений популяций, формирующих живой покров биосферы и биоту каждой экосистемы, требует для практической реализации очень больших усилий.

Во-первых, это определение основных параметров элементарных популяций *ключевых видов* разных функциональных групп и разного иерархического уровня путем получения натурных данных или моделирования; а также выявление полноценных комплексов *ключевых видов*, определяющих возможность устойчивых потоков поколений всех потенциальных обитателей исследуемой территории. Для этого необходимо создание типологии популяционных мозаик *ключевых* и сопряженных компаний подчиненных видов в экосистемах разного типа и осмысление аутогенных сукцессий как процесса формирования этих мозаик в ходе восстановления потоков поколений в популяциях *ключевых видов*. Все это можно осуществить только при взаимном согласовании методов сбора данных и их анализа исследователями разных направлений на основе популяционного видения экосистемных процессов.

Во-вторых, проведение исследований и модельная реконструкция основных типов аутогенных сукцессий со структурно-динамических и вещественно-

энергетических позиций одновременно коллективом разных специалистов и на основе общей методологии и согласованных методов сбора и анализа данных. В результате необходимо сформировать представления о потенциальном биогеоценотическом покрове на основе натурных исследований рефугиумов и исторических реконструкций природного комплекса ключевых видов.

В-третьих, оценка роли исторического и современного природопользования в деградации потенциального биогеоценотического покрова в результате уничтожения природных ключевых видов и частичной замены их средообразующей деятельностью человека. Для этого необходимо создать модели потенциальной биоты на локальном, региональном и глобальном уровнях; реконструировать истинную климатическую зональность, учитывая активную средообразующую роль биоты; выявить основные причины деградации экотопов и ландшафтов в целом, а также определить условия, время и экономические возможности, необходимые для их восстановления.

Разработка понятийного аппарата для анализа структуры и динамики экосистем с популяционных позиций открывает реальные перспективы для объединения структурно-динамического и вещественно-энергетического подходов не только в теоретическом, но и в методическом отношении. Одновременно она представляет собой основу для организации экологически ориентированных систем природопользования.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, проект №07-04-00565, и программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465-483.
2. Whittaker R.H. A consideration of climax theory: The climax as population patterns // Ecol. Monogr. 1953. Vol. 23. P. 41-78.
3. Harper J.L. Population biology of plants. NY: Acad. Press. 1997. 892 p.
4. Silvertown J.W. Introduction to plant population ecology. London, New York: Longman. 1982. 198 p.
5. The population structure of vegetation // Handbook of vegetation science. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985. P.362 p.
6. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 666 с. Т. 2. 572 с.
7. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.
8. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи совр. биол. 1998. № 2. С. 25-39.
9. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн.1. 479 с. Кн.2. 575 с.
10. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. Популяционная концепция в биоценологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54, №4. С. 438-448.
11. Owen-Smith N. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11000 Years B.P. // Conserv. Biology. 1989. Vol. 3, № 4. P. 405-412.
12. The mosaic-cycle concept of ecosystems. Ed. By H.Remmert. // Ecological studies. 1991. Vol. 85. 105 p.
13. Jones C.G, Lawton J.H. and Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. 1997. Vol. 78 (1). P. 946-1957.

14. Смирнова О.В. Популяции ключевых видов как создатели гетерогенной среды // Популяции в неоднородной среде. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. ун-та, 1998. С. 23-29.
15. Disturbance Dynamics in Boreal Forest: Defining the Ecological Basis of Restoration and Management of Biodiversity // *Sylva Fennica*. 2002. Vol. 36 (1). 447 p.
16. Wright J.P., Jones C.G., Clive G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // *Ecology*. 2004. Vol. 85, № 8. P. 2071-2081.
17. Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // *Лесоведение*. 2004. №3. С. 15-26.
18. Watt A.S. Pattern and Process in plant communities // *Journal of Ecology*, 1947. Vol. 35. P.1-22.
19. Forest Succession: Concept and Application; Berlin, N.Y.: Springer, 1981. 517 p.
20. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando etc.: Acad. press. 1985. 472 p.
21. McCarthy J. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forest // *Environ. Rev.* 2001. Vol. 9. P. 1-59.
22. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1975. 740 с.
23. Clements F.E. Nature and structure of the climax // *Journal of Ecology*. 1936. Vol. 24. P. 254-282.
24. Clements F.E. Plant succession and indicators. N.Y., L.: Hafner publishing Company. 1963. 453 p.
25. Connell J.H., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *The American Naturalist*. 1977. Vol. 111, №982. P. 1119-1144.
26. Botkin D.B. Causality and succession // *Forest succession: Concept and application*. Ed. D.C. West et al. N.Y. etc.: Springer, 1981. P. 36-55.
27. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
28. Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // *Успехи совр. биол.* 2008. №2. С. 129-144.
29. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 196 с.

Поступила в редакцию 15.02.09

O.V. Smirnova, doctor of biological science, chief of laboratory

The Role of Population Paradigm in Learning Ecosystem Processes

The fundamental concepts of synecology such as ecosystem, succession, climax, intrinsic time and space of the climax ecosystem are revised on the base of integral representation of population biology. Theoretical succession models are evaluated. The possibility and the necessity of the further development of synecology from a perspective of the population paradigm is shown.

Смирнова Ольга Всеволодовна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
117418, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная 84/32
E-mail: ovsinfo@gmail.com