

Лекция
Видовое разнообразие
экосистем

. Выделяют три основных уровня биологического разнообразия:

I. *Молекулярно-генетический*, т.е. разнообразие генов в организмах и синтезируемых на основе в их молекул, в первую очередь. Например, многие ферменты в организмах представлены в виде набор изоферментов. Каждый из них имеет характерный для него диапазон оптимальных условий, при котором его активность максимальна.

II. *Организменно-популяционный*, т.е. разнообразие фенотипических признаков у отдельных особей, вариабельность количественных параметров их роста и размножения, изменчивость популяционных параметров – динамика численности и биомассы, структуры популяций и т.д.

III *Биоценотический*, т.е. изменчивость видового состава отдельных биоценозов. В литературе часто говорится о видовом разнообразии биоценозов, хотя в действительности их населяют не виды, а отдельные популяции этих видов.

Наука о закономерностях биологического разнообразия и методах его изучения называется *диверсикология*.

Наука, изучающая закономерности распространения видов живых организмов на нашей планете, называется *биогеографией*. Она подразделяется на *зоогеографию* и *геоботанику*, соответственно рассматриваемым ими группам живых организмов.

Основным критерием биогеографического районирования является количество на той или иной территории *эндемиков* (от греч. *éndēmos* – местный), т.е. таких видов, ареалы которых находятся в пределах только этой территории.

Эндемичные виды могут иметь разный возраст. Большинство их возникло относительно (*неоэндемики*) недавно и потому они не успели еще расселиться на значительных территориях.

Они отличаются от родительских форм лишь некоторыми второстепенными признаками, поэтому многие исследователи считают их не настоящими видами, а лишь их региональными подвидами.

Примером реликтов среди животных является пресмыкающееся гаттерия *Sphenodon punctatus*. Этот единственный современный вид отряда клювоголовых, известный с конца юрского периода, сохранился лишь на нескольких мелких островках у побережья Новой Зеландии.

В растительном мире подобный пример представляет гинкго двулопастной *Ginkgo biloba*, один из наиболее примитивных видов голосемянных. Этот единственный современный вид класса гинкговых, известный с конца пермского периода, в дикорастущем состоянии сохранился лишь на небольшой территории вблизи устья р. Янцзы.

Возраст реликтов может быть самым разным – от триасового периода (листоногий рак щитень *Triops cancriformis*), до плейстоцена – (группа холодолюбивых ракообразных, обитающих в глубоких озерах Белорусского Поозерья).



Однако некоторые виды, возникшие в предыдущие геологические эпохи, сохранились в неизменном состоянии до наших дней в определенных регионах благодаря тому, что условия среды в них оставались относительно стабильными на протяжении длительного периода времени. Такие виды называются *палеоэндемиками*, или *реликтами* (от лат. *реликтум* – остаток).

Среди млекопитающих примером эндемичного вида является большая панда *Ailuropoda melanoleuca*, встречающаяся в нескольких провинциях на юге Китая.



Напротив, виды, роды, семейства или отряды, встречающиеся на обширных территориях, называются *космополитичными*. К ним относится, например, дикий кабан *Sus scrofa*, который обитает от Скандинавии до Юго-Восточной Азии и Северной Африки.

Однако чаще космополитическими являются не виды, а роды или семейства. Например, виды семейства псовых обитают на всех континентах, кроме Антарктиды.

Некоторые реликтовые виды также могут быть космополитичными. Так, щитень распространен во временных водоемах всех континентов, кроме Антарктиды.

Видовой состав флоры каждой территории предложено выражать в в виде формулы:

$$F = f_1 + f_2 + f_3,$$

где F – общее число всех ныне живущих видов растений, имеющих на данной территории;

f_1 – число уцелевших или слабо изменившихся древних форм (реликтов) обитавших здесь еще до эпохи плейстоцена;

f_2 – число видов – прямых потомков местных доплейстоценовых форм, возникших в результате изменения условий среды на данной территории;

f_3 – число видов, переселившихся сюда из других регионов в плейстоцене и голоцене.

Если значение f_1 очень велико (например, более 67% от F), флора называется *реликтовой*. Флора, где подобного уровня достигает значение f_2 , называется *трансформационной*, а где f_3 – *миграционной*.

Существует ряд способов оценки сходства или различия видового состава разных сообществ.

В их числе – различные *коэффициенты общности* видового состава флор или фаун:

коэффициент Жаккара:

$$K_J = C / [(A + B) - C]$$

и коэффициент Сёренсена:

$$K_S = 2C / (A + B),$$

где **C** – число видов, встречающихся в обоих биоценозах, **A** – число видов, обитающих только в первом биоценозе, **B** – число видов, обитающих только во втором биоценозе.

Значения **K_J** и **K_S** могут изменяться от **0** (в исследуемых биоценозах нет общих видов) до **1** (все виды являются общими для обоих биоценозов).

Однако оба эти коэффициента учитывают только число видов в сравниваемых биоценозах, вне зависимости от их численности. Поэтому более выразительным представляется индекс Чекановского, учитывающий относительную численность видов (Константинов, 1986):

$$K = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \min(a_{i1}, a_{i2}),$$

где a_{i1} , a_{i2} – соответственно доля численности первого, второго, i -того видов в общей численности первого и второго биоценоза, N – общее число видов в сравниваемых биоценозах.

Пример. В первом биоценозе имеются 4 вида (А, В, С и D), а во втором – только 3 вида (А, С и D).

Тогда коэффициент Жаккара составит:

$$K_J = 3/(4 + 3 - 3) = 0,75,$$

а коэффициент Серенсена:

$$K_S = 2 \cdot 3/(4 + 3) = 0,86.$$

Доля видов А, В, С и D от их общей численности в первом биоценозе составляет соответственно 0,5, 0,25, 0,15 и 0,10; доля этих же видов в их общей численности во втором биоценозе равна соответственно 0,20, 0, 0,30 и 0,50.

Тогда индекс Чекановского составляет:

$$K = 0,20 + 0 + 0,25 + 0,10 = 0,55.$$

Отсюда сходство между двумя биоценозами, рассчитанное с учетом относительной численности каждого вида в биоценозе, оказывается существенно более низким, чем определенное только по количеству видов в обоих биоценозах.

Биогеографическое районирование земной суши.

Вся разная территория земной суши подразделяется на ряд крупных зоогеографических и геоботанических регионов, или *царств* (не путать с высшими таксономическими категориями живых организмов).

Каждое царство имеет специфический состав населяющих его видов. В свою очередь в царствах выделяют более мелкие подразделения.

В русскоязычной литературе наиболее употребительна следующая иерархическая система территорий: *подцарство, область, подобласть, провинция, округ, участок*.

Большинство исследователей выделяет четыре фаунистических царства.

Арктогейское, или Голантарктическое царство;

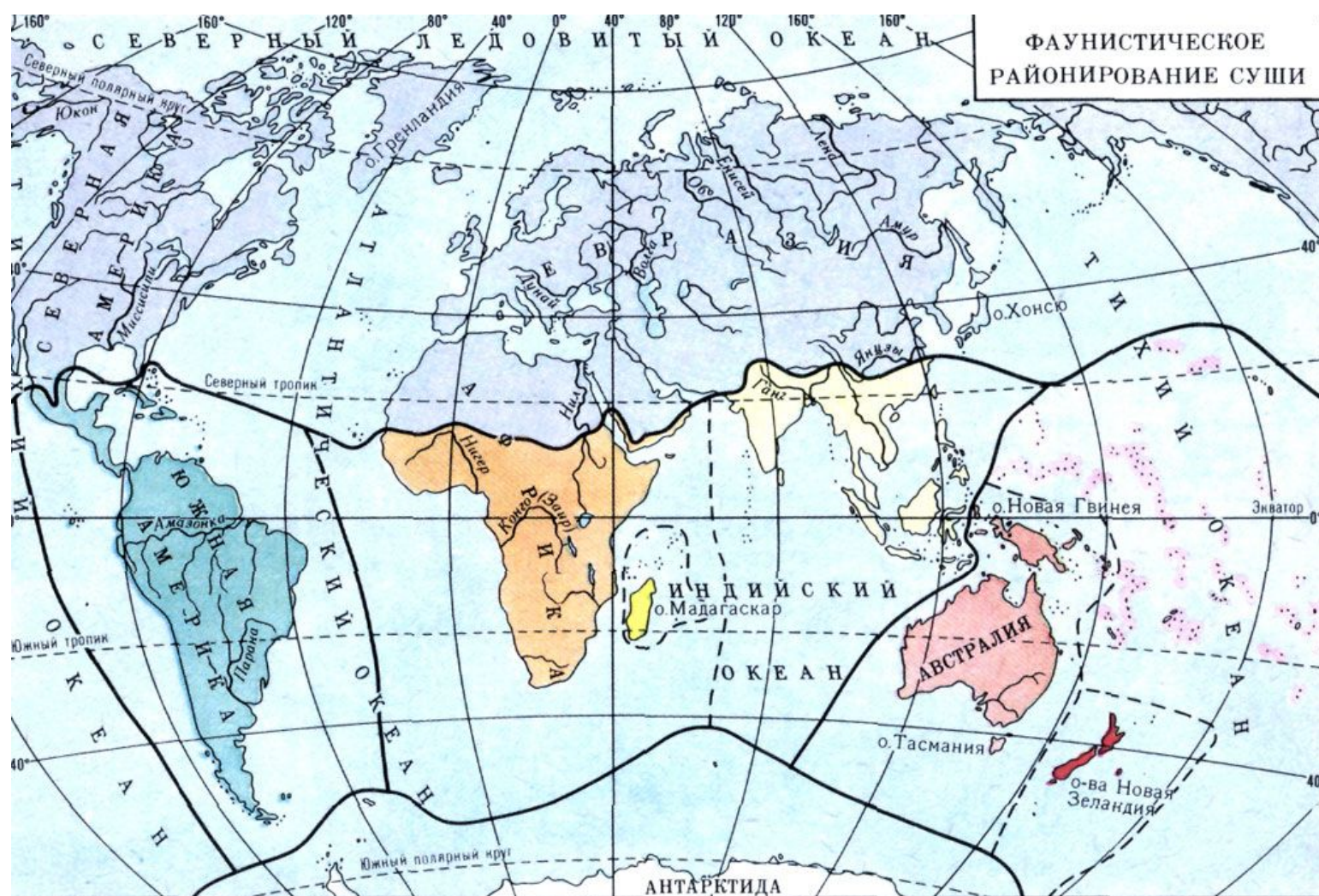
Палеогейское, или Палеотропическое царство;

Неогейское, или Неотропическое царство;

Нотогейское царство.

Фаунистические особенности каждого царства здесь можно охарактеризовать лишь в самых общих чертах.

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СУШИ



ЦАРСТВО АРКТОГЕЯ

Голарктическая область

ЦАРСТВО ПАЛЕОГЕЯ

Эфиопская область

Мадагаскарская область

Индо-Малайская область

ЦАРСТВО НОТОГЕЯ

Австралийская область

Полинезийская область

Новозеландская область

ЦАРСТВО НЕОГЕЯ

Неотропическая область

Примечание. Антарктическая суша не входит ни в одно из царств

— Границы царств

- - - Границы областей

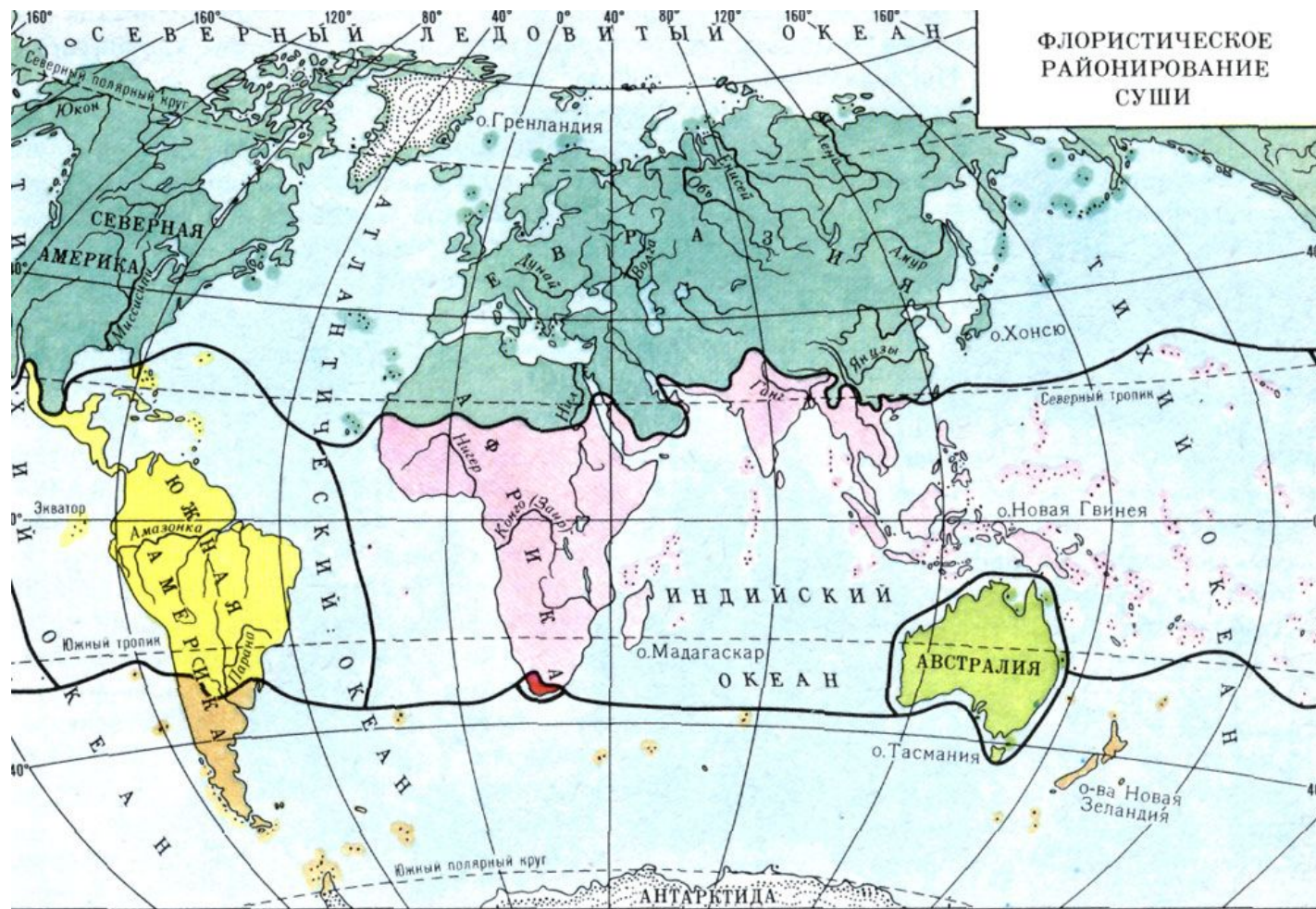
0 2000 км

Большинство геоботаников подразделяет территорию земной суши на шесть флористических царств.

Четыре из них – Голарктическое, Палеотропическое, Неотропическое и Австралийское территориально приблизительно совпадают с соответствующими фаунистическими царствами, хотя их названия и не всегда совпадают.

Однако к ним добавляются еще два царства. Самое маленькое по площади Капское царство занимает лишь крайнюю южную оконечность Африки вблизи мыса Доброй Надежды (отсюда и его название – от англ. *cape* – мыс).

Обширное Голантарктическое царство включает ряд разобщенных территорий Южного полушария – южную часть Южной Америки, Новую Зеландию, свободные от вечных льдов участки побережья Антарктики и прилегающие острова - Фолклендские, Кергелен, Южная Георгия, Южные Сейшельские и др.



- ГОЛАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
- ПАЛЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО
- НЕОТРОПИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

- НАПСКОЕ ЦАРСТВО
- АВСТРАЛИЙСКОЕ ЦАРСТВО
- ГОЛАНТАРКТИЧЕСКОЕ ЦАРСТВО

- Границы царств
- Ледники

0 2000 км

Разные биоценозы могут значительно различаться как по общей видовой насыщенности, так и по числу видов в отдельных группировках.

На суше наиболее бедными по числу видов являются биоценозы арктических и антарктических пустынь, высокогорных ледников, некоторых типов тундр и засоленных почв в аридных регионах.

Среди водных биоценозов в этом отношении можно отметить пересоленные озера и солоноватые эстуарии. Наибольшим видовым разнообразием отличаются наземные и водные биоценозы тропического пояса.

В арктических пустынях с экстремальными условиями среды число видов цветковых растений не превышает 3, а в дождевых тропических лесах достигает 2000 и более.

Видовое разнообразие цветковых растений в сообществах некоторых наземных экосистем

Экосистема	Число видов	Экосистема	Число видов
Ультрахолодная арктическая пустыня	0 – 3	Ковыльная степь	70
Востречно-осоковое сообщество на солонце	2 – 4	Южная степь	30
Моховая тундра	5 – 10	Чернокаксаульник илаковый	60
Верещатник	18	Полынный	23
Сфагновое болото	20	Ризофоровая мангрова	20
Ельник черничный	31	Саванна	53
Смешанный лес (пихта – ель – бук)	34	Дождевой тропический лес (Кот-Д'Ивуар)	> 600
Дубрава орешниково – медунично – зеленчуковая	39	Дождевой тропический лес (Амазония)	> 500
Луг на высокой пойме	60	Дождевой тропический лес	> 2000
Луговая степь	118	ббб	

Основы островной биогеографии

Основоположниками этого направления являются *П. Макартур* и *Уилсон*.

В этой теории остров рассматривается не только в географическом смысле, т.е. как часть суши, окруженная водой, а как любой биотоп, изолированный от других биотопов.

Островом может считаться и вершина горы и изолированное болото и даже каждая отдельная особь, которая имеет свой комплекс симбионтов – паразитов, комменсалов и др.

Связь между N и S (км²) для географических островов имеет параболический характер:

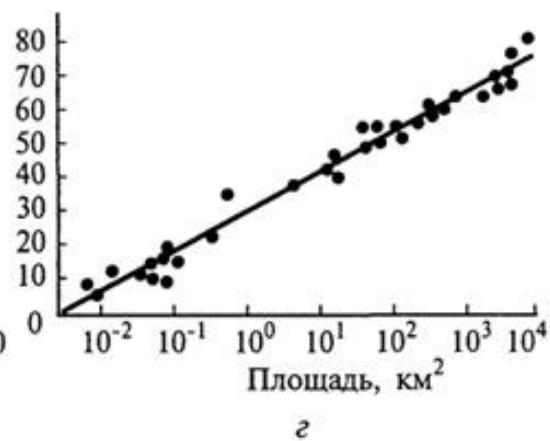
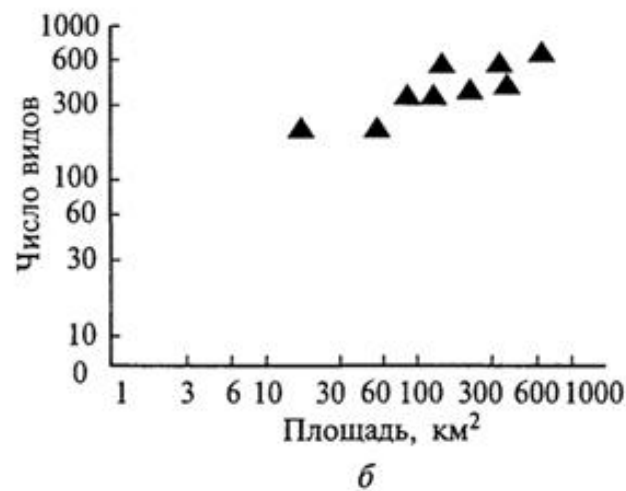
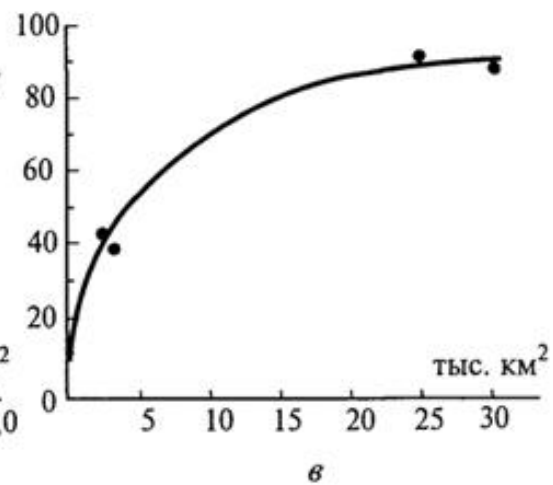
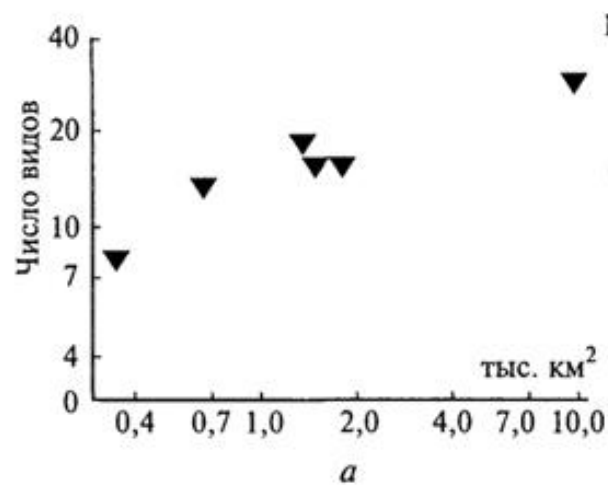
$$N = aS^b$$

Значения b для разных таксономических групп позвоночных изменяются в пределах от 0,237 до 0,489.

Высокие значения b наблюдаются при наличии разнообразия биотопов, смены видов в пространстве или в присутствии «островов внутри островов».

Низкие значения отмечены, когда пространственная смена видов выражена слабо, например, на однородных островах и материках.

Так, видовое разнообразие птиц и особенно наземных млекопитающих на крупнейшем в мире острове Гренландия, покрытом ледовым панцирем, значительно ниже, чем на гораздо более мелких тропических островах.



Значения коэффициента **b** в уравнениях для отдельных групп растений и животных, населяющих разные системы островов

Таксономическая группа	Система островов	b
Жужелицы	Карибские острова	0,34
Муравьи-бульдоги	Меланезия	0,30
Амфибии и рептилии	Карибские острова	0,301
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Карибские острова	0,237
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Малайский архипелаг	0,280
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Острова восточной и центральной частей Тихого океана	0,303
Гнездящиеся наземные птицы и птицы пресных водоемов	Острова Гвинейского залива	0,489
Наземные позвоночные	Острова озера Мичиган	0,239
Наземные растения	Галапагосские острова	0,325

Скорость заселения острова новыми видами снижается с возрастанием числа видов на острове. По мере того, как количество видов достигнет определенного их числа, ни одна вновь вселяющаяся особь уже не будет являться новым видом.

Скорость исчезновения уже присутствующих на острове видов должна возрастать с увеличением числа видов. Это обусловлено тем, что с увеличением числа видов средний размер их популяций будет уменьшаться, а интенсивность межвидовой конкуренции — возрастать.

Когда скорость иммиграции сравняется со скоростью исчезновения видов, количество видов достигнет точки динамического равновесия.

Допустим, скорость иммиграции, или количество новых видов заселяющих остров в единицу времени (λ_S) линейно снижается с увеличением числа видов на острова (S), т.е.:

$$\lambda_S = \lambda_O - \alpha S$$

где λ_O – начальная скорость иммиграции в период, когда на острове еще не было видов, α – эмпирический коэффициент, $\alpha = (\lambda_S - \lambda_O)/S$.

Скорость исчезновения видов (μ_S) линейно связана с плотностью:

$$\mu_S = \beta S$$

где β – эмпирический коэффициент.

Пересечение этих прямых дает точку равновесия, т.е. число видов (S'), при котором скорость иммиграции видов на остров равна скорости их исчезновения, т.е. $\lambda_S = \mu_S$. Тогда:

$$\lambda_O - \alpha S' = \beta S'$$

Отсюда

$$S' = \lambda_O / (\alpha + \beta)$$

Структура доминирования в биоценозах

Практически не встречается сообществ, в которых всех численность составляющих его видов была бы более-менее сопоставимой.

Обычно численность отдельных видов различается, часто весьма значительно.

Поэтому когда описание структуры разных сообществ сводится только к определению количества входящих в него видов, теряется информация о редкости одних видов и обилии других.

Однако из большого числа видов, входящих в сообщество, лишь немногие оказывают заметное влияние на его функционирование.

Поэтому с видовым разнообразием тесно связан показатель *значимости*, или *относительного обилия* (P), который определяется как мера относительного доминирования или участия данного вида в численности сообщества или в какой-либо его функции, например, в процессах трансформации вещества и энергии.

Он определяется в первую очередь долей биомассы каждого вида в общей биомассе сообщества.

Например, вклад одного крупного травоядного млекопитающего в эти процессы будет выше, чем нескольких тысяч мелких насекомых.

Значимость отдельных видов в сообществе (P_i) рассчитывается следующим образом:

$$P_i = x_i / \Sigma x_i,$$

где x_i - доля численности, биомассы, продукции и т.д. i -того вида; Σx_i - суммарное значение этих показателей для всего сообщества.

Другим показателем значимости отдельных видов в сообществе является *индекс Симпсона (С)*. Он обычно рассчитывается по значениям численности отдельных видов:

$$C = \Sigma(x_i/\Sigma x)^2.$$

Пример. Возьмем два гипотетических сообщества, в каждом из которых имеется по 5 видов, причем общая численность в обоих случаях составляет по 10 особей. Численность отдельных видов в первом биоценозе составляет 5, 2, 1, 1, 1 особей, а во втором – 6, 1, 1, 1, 1 особей.

Значение *С* для первого сообщества составляет 0,32, а для второго – 0,40.

Значит, доминирование самого многочисленного вида во втором биоценозе выражено сильнее, чем в первом.

Иногда индекс Симпсона выражается следующим образом:

$$C' = 1 - \Sigma(x_i/\Sigma x)^2.$$

Значения индекса Симпсона (C') для сообществ из более 150 наземных и водных экосистем, различались от 0,05 до 0,85.

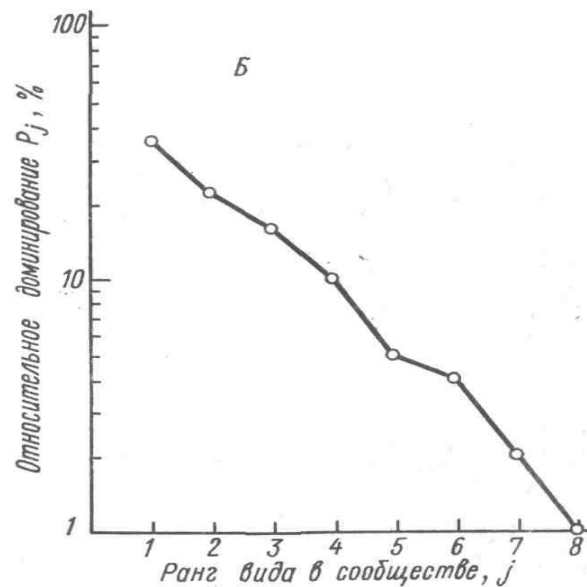
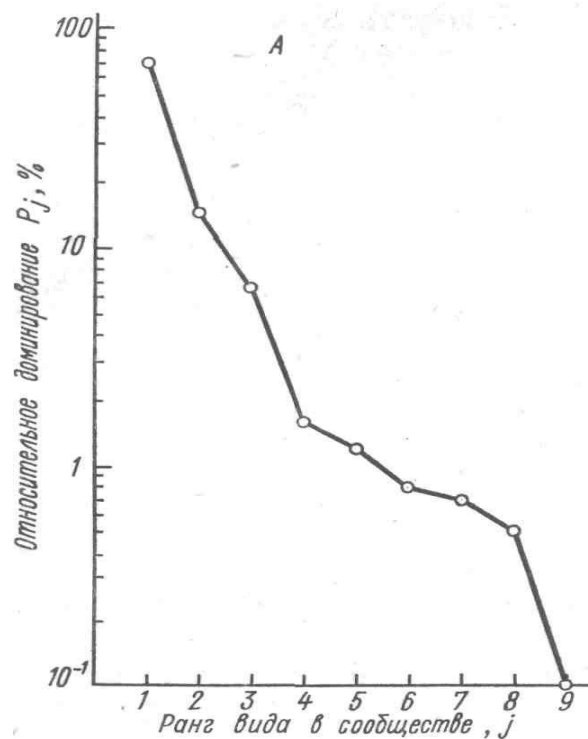
В исследованной выборке четко выделялись две группы сообществ – с низким (C' от 0,05 до 0,2) и высоким (C' от 0,7 до 0,85) видовым разнообразием.

Биоценозов со средним уровнем разнообразия (C' близко к 0,5) оказалось очень мало.

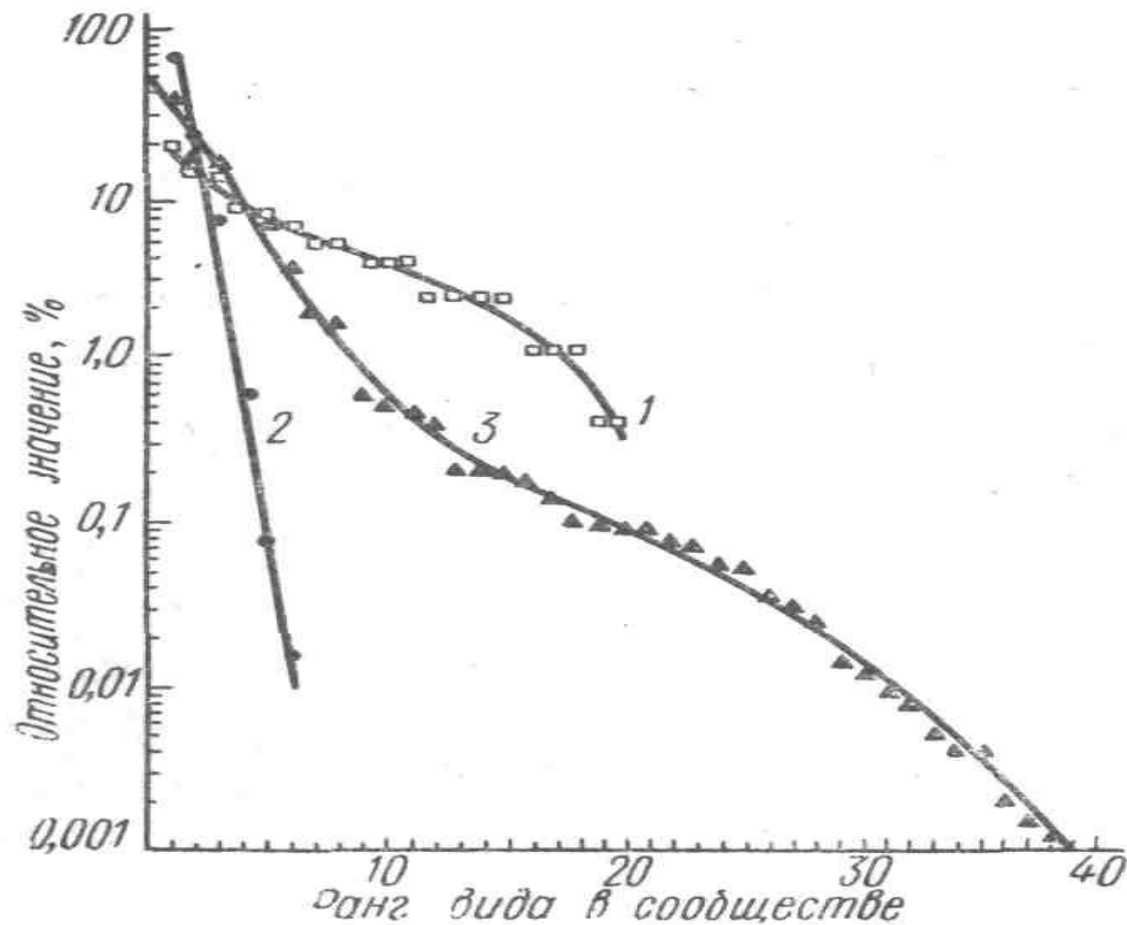
В группу с низким разнообразием попали экосистемы, деградирующие под воздействием разных форм загрязнения; экосистемы, созданные человеком, такие как посевы сельскохозяйственных культур или лесопосадки; экосистемы, получающие большое количество разных форм энергии, например, прибрежные марши.

В группу с высоким разнообразием сообщества из многих естественных экосистем, не получающих извне энергии и биогенных элементов, а существующих только за счет энергии солнечного излучения.

Их примерами являются сообщества степей, лесов, озер. В эту же группу входят сообщества, существующие в стабильных условиях среды, например, во влажных тропиках.



Кривые относительного доминирования для сообществ почвенных членистоногих (А) и птиц (Б) в экосистеме высокогорного луга на Тянь-Шане.



1. Сообщество гнездящихся птиц лиственного леса в штате Западная Вирджиния (США);

2. Сообщество высших растений субальпийского елового леса в национальном парке Грейт-Смоки-Маунтинс (штат Теннесси, США);

3. Сообщество высших растений в одном из ущелий национального парка Грейт-Смоки-Маунтинс

Кривая 1 отвечает ситуации, когда виды-члены сообщества находятся в сильной зависимости от некоторого ресурса, распределенного вдоль одномерного континуума. При этом имеет место случайное, но без пересечений, распределение экологических ниш отдельных видов вдоль координатной оси данного ресурса (*модель «разломанного стержня»*).

Численное значение P_i для каждого вида i -того ранга при фиксированном числе видов в сообществе (N) равно:

$$P_i = (1/N) \sum [1/(N - (i - 1))],$$

где i – ранг вида, выражаемый целыми числами, – от единицы и до N .

Такой тип кривой доминирования наиболее часто встречается в сообществах, немногочисленных по числу видов (обычно не более 20), находящихся ограниченных территориях.

Ему более-менее соответствует ситуация в сообществах млекопитающих и птиц, где имеет место интенсивная межвидовая конкуренция, устойчивая численность популяций и высокая продолжительность жизни особей.

Линия 2, представляющая собой прямую, соответствует случаю т. наз. «геометрического распределения». Она отражает ситуацию, когда значимость каждого вида определяются по последовательности захвата им имеющихся ресурсов.

Пример. Все виды в сообществе светолюбивых наземных растений не могут расти в тени экземпляров других видов растений. Значение s по величине проективного покрытия крон для всех видов сообщества равно 0,5. Тогда уравнение линии 2 для данного сообщества имеет вид:

$$P_i = 0,5 \cdot 1 \cdot (1 - 0,5)^{i-1}.$$

Отсюда проективное всех экземпляров вида первого ранга составляет 50 % от площади участка. Проективное покрытие экземпляров второго ранга составляет 25 % от общей площади участка, т. е. 50 % от площади участка, не покрытого особями первого ранга. Вид третьего ранга покрывает 12,5 % площади участка, вид четвертого ранга – 6,25 % площади и т. д.

Таким образом, значимость каждого вида последующего ранга в сообществе снижается в геометрической прогрессии. Поэтому прямая 2, отражающая данный тип доминирования, соответствующая этой прямой, называется *геометрической прямой*.

Подобный тип доминирования обнаруживается в сообществах, образованных небольшим числом видов, которые находятся в условиях жесткой конкуренции за ограниченные ресурсы, и нередко испытывают воздействие экстремальных факторов среды.

Распределение, соответствующее кривой 3, называется *логнормальным*.

Оно характерно и для многих естественных сообществ с высоким видовым разнообразием.

В таких сообществах «успех» ранг того или иного вида определяется большим числом относительно независимых и сравнительно однородных по силе влияния факторов среды.

При всех типах распределения видов в сообществе можно выделить один – два (редко больше) *доминирующих вида*, или *доминанта*. Обычно ими являются эврибионтные виды, способные существовать в значительном диапазоне факторов среды, т. е. имеющие широкие экологические ниши.

Часто их значимость в сумме составляет более половины общей численности или биомассы сообщества.

Вторую группу образуют *субдоминирующие виды*, или *субдоминанты*. Их количество может быть сравнительно большим (обычно в пределах 5 – 10), но численность каждого не столь высока.

Абсолютное большинство остальных видов в сообществах являются *редкими*, их численность часто бывает низкой и даже очень низкой.

Иногда принимается, что численность доминантов в сообществе, выраженная в %% от общей численности (100%), превышает $100^{0,67}$, т.е. выше, 21,8%.

Доля редких видов ниже $100^{0,33}$, т.е. меньше 4,5%.

Отсюда численность видов-субдоминантов изменяется в пределах 4,5 – 21,8%.

Редким видам принадлежит весьма незначительная роль в процессах трансформации вещества и энергии в сообществе.

Однако они имеют определенное значение в поддержании его стабильности.

Например, при катастрофическом снижении численности большинства видов в сообществе, вызванного воздействием какого-либо фактора среды, доминирующим может стать какой-либо из редких видов, который отличается повышенной устойчивостью именно к этому фактору.

В отдельных сообществах в числе редких видов можно встретить реликтов и эндемиков.