

ИЛККА ХАНСКИ

# УСКОЛЬЗАЮЩИЙ МИР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ  
УТРАТЫ МЕСТООБИТАНИЙ



## Илкка Хански и его книга «Ускользящий мир»

Признание научных заслуг ученого наступает не сразу, оно приходит вместе с ростом индекса цитирования и постепенно человек становится известным сначала в кругу узких специалистов, а потом, если ему действительно удалось сделать что-то интересное, то он уже заметная фигура в том научном направлении, к которому относятся его исследования. Но среди ученых есть очень яркие личности, заслуги которых признаются не только узкой группой единомышленников, но становятся очевидны и для более широкого круга научной общественности. Такие ученые получают мировую известность и становятся лауреатами престижных международных премий. Именно к этой группе научного сообщества можно отнести и профессора Хельсинского Университета Илкку Хански, которому в 1999 г. была присуждена премия Международного Экологического Института (International Ecology Institute — ECI). По сути дела профессор Илкка Хански был признан экологом года. Ежегодно эта премия поочередно присуждается представителям одного из трех экологических направлений (морская экология, озерная экология и наземная экология). Таким образом, премия за исследования наземных сообществ, а автор книги проводит исследования в этом направлении, выдается раз в три года.

Аннотация научного жюри, присудившего премию, звучит так: *«Илкка Хански изучает экологию популяций и сообществ на протяжении 20 лет. В его работах удачно сочетаются теоретические подходы, моделирование и результаты эмпирических исследований. Хотя Хански по сути дела исследует распространение таксонов, но проблемы, затронутые в его работах, фокусируются вокруг пространственной структуры и динамики популяций. Пространственная экология стала серьезным экологическим направлением всего десятилетие назад, и исследования Хански внесли существенный вклад в ее развитие. В 1970-х и начале 1980-х гг. большинство научно-исследовательских работ Илкки Хански проводилось на локальном уровне, и посвящались изучению структуры популяций, при этом основным объектом его эмпирических исследований были насекомые, обитающие в эфемерных микроместообитаниях. Он сумел показать, что, одновидовые агрегации, возникающие в результате распространения особей в пространстве, могут облегчать сосуществование видов конкурентов, и что к сходному эффекту может приводить использование хищниками генералистами пространственных агрегаций видов-жертв. Экспериментальные работы на мясных мухах подтвердили эти положения и помогли объяснить высокое видовое разнообразие в сообществах насекомых. В конце 1980-х гг. научные интересы Илкки Хански изменились,*

*и внимание исследователя стали привлекать объекты, связанные с обширными пространствами – метапопуляции. Его работы внесли большой как теоретический, так и практический вклад в развитие этого направления. В 1991 г. под совместной редакцией с Майклом Гиллиным была выпущена коллективная монография «Динамика метапопуляций», а в 1999 г. Была опубликована монография «Метапопуляционная экология», ставшая основополагающей книгой в этом направлении знаний. Оба эти тома широко известны биологической аудитории и сыграли большую роль в развитии теории метапопуляций».*

Согласно правилам, исследователь, получивший премию Международного экологического Института, должен подготовить книгу, обобщающую его вклад в развитие экологической науки. Такая книга входит в серию «Excellence in Ecology» («Выдающиеся достижения в экологии»), и профессор Илкка Хански использовал эту возможность для издания той самой книги, которую вы и держите в руках «Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний», вошедшей в эту серию под номером 14.

Когда открываешь книгу, то сразу становится ясно, что она не похожа на научную монографию, но с другой стороны это и не научно-популярная книга; и конечно это и не публицистическое произведение, хотя некоторые элементы публицистики, чередующиеся с художественным повествованием, в ней, безусловно, есть. На самом деле данная книга совмещает в себе все три элемента, упомянутые выше. Но интересно, что это произошло неслучайно, все главы написаны по единому плану. Каждая из 5 глав, в которых обсуждаются разные аспекты исчезновения местообитаний, начинается вполне с романтического описания той или иной местности хорошо знакомой автору. Затем после описание экологической ситуации, сложившейся на данной территории, автор переходит к глобальному обсуждению проблемы, которая изначально, выглядит как локальная. Далее словесное описание переходит в математический анализ и заканчивается построением аналитических и симуляционных моделей для тех самых процессов, которые так романтично описывались в начале главы. Для наиболее подготовленных читателей на специальной странице, названной «box» приводится более серьезное математическое описание моделей. Затем проводится ретроспективное рассмотрение процессов, аналогичных тем, которые были описаны в данной главе, но происходивших в давней истории Земли. Исключение составляет только последняя пятая глава, где, вместо описания доисторических процессов, автор обсуждает будущее нашей планеты, которое может оказаться не столь оптимистичным, как представляется многим ведущим менеджерам и политикам. Ну, а самый конец каждой главы, безусловно, представляет дидактическую ценность, поскольку там сформулированы пять основных понятий, на которые читатель должен обратить особое внимание после прочтения данного раздела, и по возможности их запомнить. Таким образом, данная

связанных с решением практических вопросов в области охраны природы и лесного хозяйства, среди которых доля людей, владеющих английским языком несколько меньше. Во-вторых, Илкка Хански неоднократно бывал в России, он несколько раз участвовал в экспедиционных работах на Енисейской экологической станции «Мирное» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, работал в экспедициях в Магаданской и Оренбургской областях, посещал ведущие Московские и Новосибирские биологические институты.

Следует отметить, что круг научных интересов И. Хански несколько шире, чем было отмечено в аннотации жюри по присуждению премии Международного экологического института (ЕСИ). Хотя, безусловно, многие его основополагающие работы выполнены на насекомых, но Илкка Хански много работал и с мелкими млекопитающими, особенно с землеройками-бурозубками, на этой группе он изучал проблемы, связанные с многолетней динамикой численности. Итак, перед нами исследователь с очень широким кругозором, проводивший важные экологические наблюдения, в частности непосредственно в России. Илкка Хански очень хорошо понимает, что экологические проблемы, стоящие перед Финляндией и Россией во многом схожи. В первую очередь это касается ведения лесного хозяйства. Конечно, даже сейчас, несмотря на крайне варварскую рубку, в России сохранилось довольно много девственных лесов. В данный момент основной проблемой для России все еще остается правильная сертификация древесины, но автор очень хорошо понимает, что со временем все станет на свое место и ведение лесного хозяйства войдет в цивилизованное русло. И вот тогда для России будет очень актуальным не повторить те ошибки, которые сейчас совершаются в Финляндии с созданием ключевых экологических территорий, благодаря которым происходит не только физическое исчезновение местообитаний, но наносится куда более существенный вред — местообитание исчезают в сознании людей, и наш мир ускользает от нас!

Июнь 2009 г.

БОРИС ШЕФТЕЛЬ,  
кандидат биологических наук

## Предисловие автора для российских читателей

Физические размеры Земли неизменны, но для живых существ населяющих нашу планету окружающий мир уменьшается. Для нас, людей, мир сжался из-за того, что благодаря книгам, телевидению, интернету, и конечно, путешествиям, мы стали о нем больше знать, и самые удаленные уголки Земли теперь доступны. Для большинства других видов мир уменьшился и продолжает реально сокращаться из-за потери местообитаний, что приводит к сокращению территорий, подходящих для их существования. Позвольте мне несколько детализировать эти соображения.

Для людей мир сокращается благодаря уменьшению времени и усилий, необходимых для перемещения из одного места в другое. Например, я могу переместиться из Хельсинки в Москву за время, немного превышающее один час, тогда как три-четыре сотни лет назад такое путешествие потребовало бы несколько недель. Но мир, как мы его понимаем, может сокращаться и совсем по-другому. Так экологи, как и люди других специальностей, связаны цепочками знакомств, которые теперь охватывают весь земной шар. Особенно это характерно для ученых. Концепция «малого мира» подразумевает, что любые два индивидуума в этой глобальной человеческой сети разделены только несколькими промежуточными звеньями. Например, я не публиковал совместной научной работы с профессором Джозефом Мерриттом (США). Однако я публиковал статьи с доктором Борисом Шефтелем (Россия), у которого были совместные публикации с проф. Сарой Чёрчфильд (Великобритания), которая в свою очередь работала с Джозефом Мерриттом. Итак, в глобальной сети ученых я и проф. Джозеф Мерритт разделены максимум двумя коллегами.

Одним неизбежным следствием существования глобальной сети ученых является определенная унификация научных работ. Это приносит много пользы, например, улучшает технические стандарты проводимых исследований, обмен идеями, ускоряет распространение научных результатов и дает возможность сообществу экологов приступить к исследованию более крупных проблем, для решения которых необходима консолидация значительных ресурсов. Экология, отвечая на вызовы со стороны глобальных природных явлений, таких как климатические изменения, быстро становится влиятельной наукой.

Растущая глобализация и унификация знаний может помочь решению важной проблемы, стоящей перед экологией. В прошлом (да и сейчас) усилия экологов были сосредоточены на изучении огромного числа популяций и видов, существующих в различных условиях среды нашего очень разнообразного мира. Это приводило к излишней фрагментации экологических знаний. Стоит только заглянуть в любой журнал, посвященный экологии, чтобы осознать сколь безнадежно выглядит идея построить полную картину

жизни природы, которая отразила бы все сведения обо всех видах, обитающих во всех естественных условиях. Я бы настаивал на том, что необходимо организовать проведение более упорядоченных систематических исследований, иначе может получиться, что результатом работы экологов будет только фрагментарная информация, которая не позволит сделать какого-либо существенного шага для построения более полной картины мира. Мы, экологи, должны следовать примеру других биологов и выбрать представительные группы «модельных видов» и «модельных систем» для того, чтобы изучать их как типичные элементы в процессах функционирования живой природы.

Однако мы должны понимать, что растущая глобализация экологии приносит и потенциальные проблемы. Национальные особенности науки, связанные с объектами и методическими приемами исследований, могут подобно редким видам, — просто исчезнуть. Будет жаль, если региональные экологические методики перестанут существовать, а кроме того это еще и потенциально опасно. Естественный мир разнообразен и подвергнут локальным вариациям, и, я думаю, практикуемые методы экологических исследований должны отражать эти различия. Задача состоит в том, чтобы найти некий баланс, позволяющий использовать все достижения национальных исследовательских подходов для развития мировой науки. Мы должны также помнить, что глобальная наука все время меняется и будет полезно, если новые идеи, результаты исследований и научные проекты из всех уголков мира будут способствовать развитию экологических знаний на мировом уровне.

А теперь я коснусь проблем других видов, с которыми мы разделяем как эволюционную историю, так и местожительство на Земле. Многие виды в наши дни быстро перемещаются по планете, используя транспортные возможности людей. Одни виды были сознательно распространены по всему миру человеком, тогда как другие просто следуют за ним, даже преодолевая заградительные барьеры. Мир природы, безусловно, претерпевает глобализацию, — в то время как громадное число видов приближается своей последней черте и стоит перед угрозой полного исчезновения, другие, но их значительно меньше, расширяют свой географический ареал и создают дополнительную угрозу для существования локальных, часто экологически уязвимых видов. В терминологии экологов, изучающих сообщества, региональное или бета-разнообразие видов, сокращается, поскольку в результате, упомянутых выше экологических процессов, на различных территориях сохранившимися оказываются одни и те же виды. Одним из важных последствий глобальных экологических изменений становится растущая вероятность пандемий вирусных и иных заболеваний.

Скорость глобального исчезновения видов в настоящее время в 100–1000 раз превосходит «фоновую скорость», и как я показываю в этой книге, продолжает расти. Сжимающийся мир приводит в действие разнообразные фак-

торы, способствующие массовому исчезновению видов, но среди них наиболее значимы — сокращение и фрагментация местообитаний. Потеря местообитаний означает, что количество участков, пригодных для существования вида сокращается, а их фрагментация приводит к тому, что подходящие местообитания дробятся на малые изолированные территории, при этом изоляция может быть настолько сильной, что контакты между особями, обитающими на разных участках, становятся невозможны. Такое разделение на крохотные миры с ничтожно малым количеством особей приводит к гибели вида. И потеря местообитаний, и их фрагментация связаны с ростом популяции человека и увеличением использования разнообразных природных ресурсов. Итак, увеличение доступности и глобализация мира, которые нам очень нравятся, с одной стороны, и сокращение вероятности выживания множества других видов, с другой стороны, жестко связаны между собой. Задача состоит в том, чтобы найти компромисс при использовании нашей планеты, которая нужна также и для благополучного долгосрочного существования человечества.

В этой книге описывается и обсуждается популяционно-биологические и экологические последствия процессов потери и фрагментации местообитаний. Это очень обширная тема, поскольку взаимодействие с местообитанием фундаментальное свойство любого вида. Я лучше всего знаком с таежными лесами и потому многие из примеров, приведенных в книге, относятся к этой природной зоне. Конечно, площадь занимаемая, таежными лесами, произрастающими на территории России, превосходит таковую во всех других странах. Методы эксплуатации лесов в России и Финляндии имеют большие различия, что сказывается на существовании обитающих в них видов, но многие проблемы, о которых говорится в этой книге, важны и для России тоже. Однако, концепции и теории, о которых идет речь, актуальны не только для таежных лесов, и я призываю читателей обсудить их применимость к другим экосистемам.

Д-р Борис Шефтель взял на себя научное редактирование русского перевода этой книги. Проф. Отто Кинн, редактор серии “Excellence in Ecology”, публикуемой Международным Экологическим Институтом, любезно разрешил перевод книги на русский язык. Мои коллеги Дмитрий Щигель и Евгений Мейке оказывали большую помощь на разных этапах подготовки рукописи. Я хочу сердечно поблагодарить всех этих людей, поскольку без их усилий публикация данной книги на русском языке была бы невозможна.

Июнь 2009 г.

Профессор  
ИЛККА ХАНСКИ

# ГЛАВА 1. МЕСТООБИТАНИЕ

## Вступление

Не обращая внимания на докучливых комаров, мы склонились над упавшим большим стволом ели. Осторожно надрезав ножом кору, Лаури Сааристо открыл нам окно в потаенный мир грибов, насекомых и других миниатюрных организмов. Этот загадочный новый мир подобен русской матрешке, когда не знаешь, какие открытия ждут тебя дальше. Да, он действительно неизвестен большинству людей, которые изредка забредают в здешние леса. Если посчастливится, то в этих местах можно увидеть кукшу или прыгающую с ветки на ветку белку. Эти виды вынуждены бороться за выживание в расчищенных и ухоженных лесных ландшафтах, и их численность в Финляндии сокращается. Тем не менее, кукшу или белку все еще можно встретить в бореальных хвойных лесах, но ни один случайный прохожий не может рассчитывать, что он совершит открытие, подобное нашему.

В седьмом по счету «окне» — под очередным лоскутом коры, который профессионально снял Лаури и собрался уже вернуть на прежнее место, — мы обнаружили личинку жука. Да ещё какого! Такая личинка нам встретилась впервые. Она была довольно плоская, светло-коричневая, около 2 см в длину, с отчетливо сегментированным телом. Задняя ее часть оканчивалась двумя клещевидными отростками, покрытыми толстым слоем хитина. По сравнению с другими личинками она оказалась удивительно проворной, и если бы Лаури не знал этой ее особенности и сразу бы ее не схватил, то можно не сомневаться, что она исчезла бы так же быстро, как и появилась. Это была личинка жука-трухляка *Pytho kolwensis* — вида, исчезающего в Финляндии.

Научное описание *Pytho kolwensis* было сделано в 1833 г. профессором Карлом Рейнгольдом Сальбергом. В основу этого описания легли материалы, собранные самим профессором и его студентами в ельнике у местечка под названием Кольва, что на юго-западе Финляндии (отсюда и научное название вида). Начиная с того времени, представителей данного вида находили во многих местах южной Финляндии, обычно в так называемых «старых лесах», которые изобиловали упавшими еловыми стволами. Но все эти популяции жуков давно исчезли, что объясняется очень просто: старый лес вырубали, и какой бы новый лес ни вырос на месте вырубki, жуки там больше не встречались.

В мире существует только восемь видов, относящихся к тому же роду, что и *Pytho kolwensis*, причем все они заселяют бореальные леса северного полушария (Pollok, 1991). Некоторые виды обитают в Северной Америке, другие — в Европе и Сибири, а два из них найдены только в Японии. Все виды рода *Pytho* приспособились жить под корой гниющих хвойных деревь-

ев — ели, лиственницы, пихты, сосны. Кое-какие из этих видов широко распространены, но другие, судя по всему, редки и встречаются лишь в немногих географических точках.

*Pytho kolwensis* относится к числу редких видов на территории Финляндии и Скандинавии в целом, хотя ареал его обширен и охватывает пространство от Швеции до Восточной Сибири и северо-востока Китая, простираясь с запада на восток ровно настолько, насколько распространены в природе настоящие бореальные еловые леса. Однако вид этот можно встретить отнюдь не в любых ельниках. Магистерская диссертация Лаури Сааристо была посвящена как раз особенностям местообитаний этого исчезающего вида

Помимо того известного факта, что он обитает на упавших стволах европейской ели, Лаури обнаружил и некоторые другие особенности, влияющие на пригодность местообитания для *Pytho kolwensis*. Лаури доказал, что этот вид встречается только в старых лесах, где большинство деревьев имеют возраст от 135 до 185 лет. Объемы живой древесины в таких лесах варьируются от 202 до 310 м<sup>3</sup>/га, а объем упавших стволов и сучьев составляет от 73 до 111 м<sup>3</sup>/га. Эти параметры указывают, что такие ельники можно отнести к девственным лесным сообществам.

Места, где были обнаружены личинки жуков, представляли собой влажные заболоченные ельники, часто расположенные вдоль небольших ручьев, что весьма важно. Поскольку такие еловые леса вряд ли страдали от пожаров, условия обитания в них оставались неизменными в течение длительного периода времени. В Фенноскандии средний интервал между пожарами в сухих лесных сообществах обычно составляет от 50 до 150 лет, а в более влажных — до 300 лет. На некоторых участках заболоченных ельников пожары вообще никогда не регистрировались, что делает их настоящими заповедниками для жуков.

Долговременное отсутствие каких-либо нарушений среды обитания — таких, как пожары, вспышки численности растительноядных насекомых или значительные буреломы, — приводит к тому, что лес восстанавливается в пределах небольших «окон», образующихся после гибели отдельных деревьев. В местах, где был обнаружен *P. kolwensis*, основной причиной гибели крупных старых деревьев оказалось разрушение их стволов грибами, которые вызывали гниение сердцевины. Но важнее всего то обстоятельство, что в этих местах встречаются упавшие стволы на всех стадиях разложения, что обеспечивает постоянное пополнение благоприятных местообитаний для новых поколений *P. kolwensis*.

Таковы характеристики ельника, в котором Лаури Сааристо нашел личинок *Pytho kolwensis*. Затем предстояло выяснить, какие именно стволы заселяются этим видом. Основная масса личинок обнаруживалась в поваленных стволах, имеющих следующие особенности: (1) диаметр комля — не менее 20 см; (2) площадь, покрытая корой, составляла более 50% площади поверх-

ности ствола (стволы теряют кору по мере их разложения); (3) поверхность, заселенная грибным мицелием, развивающимся под корой, не должна превышать 75% от общей поверхности ствола; (4) стволы не соприкасались с поверхностью почвы, располагаясь от нее на высоте около 50 см.

Юха Сиитонен, который также участвовал в работе над проектом, составил более подробное описание процессов, происходящих в заселяемых этим видом стволах (Siitonen, Saaristo, 2000). Он обнаружил, что *P. kolwensis* откладывает яйца в стволы, упавших деревьев, которые ранее были заселены жуками-короедами или дровосеками. Об этом свидетельствовали характерные ходы или только что вылупившиеся имаго короедов. Кроме того, Юха пришел к заключению, что *P. kolwensis* появляется на второй год после гибели дерева, так как развитие короедов продолжается в течение двух лет, и при этом известно, что они заселяют только что погибшие деревья.

Когда личинки *P. kolwensis* завершают свое развитие, большая часть коры опадает, так как весь слой флоэмы оказывается утилизированным, мицелий обычно покрывает большую часть поверхности ствола и начинают появ-

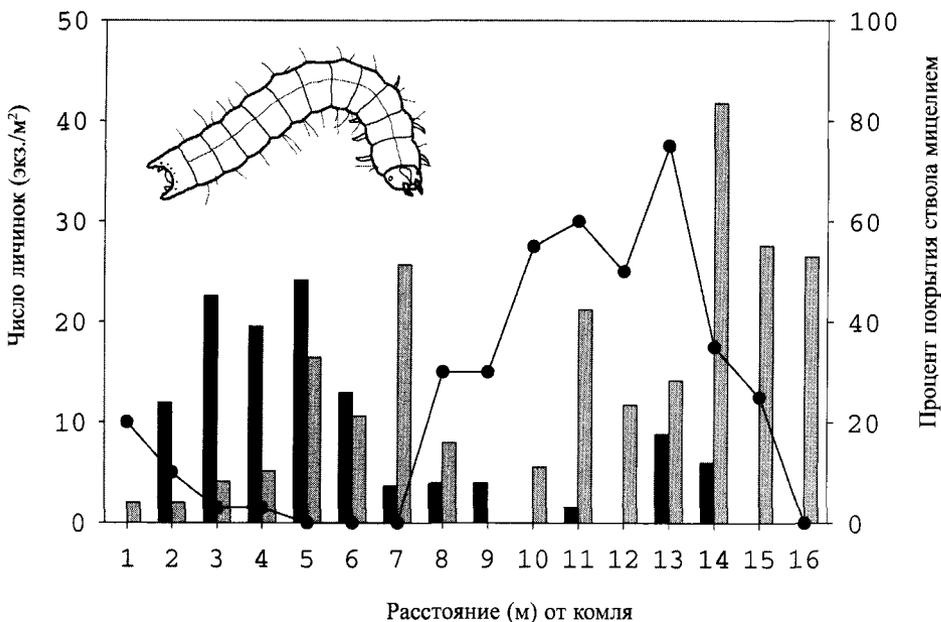


Рис. 1.1. Распределение личинок жуков-трухляков *Pytho kolwensis* (черные столбики), жуков-усачей *Rhagium inquisitor* (серые столбики) на 16-метровом стволе упавшей ели. Сплошной линией показан процент покрытия мицелием поверхности ствола под корой, который максимален на расстоянии 13 м от комля (по: Siitonen, Saaristo, 2000).

ляться первые плодовые тела трутовиков. Наиболее часто встречаются трутовик окаймленный (*Fomitopsis pinicola*) и трихаптум пихтовый (*Trichaptum abietinum*), однако на таких стволах можно найти также плодовые тела феллинуса ржаво-бурого (*Phellinus ferrugineofuscus*), трутовика розового (*Fomitopsis rosea*) и обитающей на коре флебии центробежной (*Phlebia centrifuga*). Юха обнаружил, что личинки жуков-трухляков, имеющие разные размеры и заселяющие один и тот же ствол, очевидно, принадлежат к перекрывающимся поколениям. Такая ситуация встречается довольно часто, но два смежных поколения завершают развитие на одном стволе крайне редко. Таким образом, требования к местообитанию у *P. kolwensis* весьма специфические, и этот вид можно считать очень специализированным.

Лаури Сааристо удалось выявить особые участки на стволах поваленных деревьев, которые заселяются личинками (рис. 1.1). Там, где грибной мицелий покрывает большую часть поверхности ствола, плотность личинок низкая, или их нет совсем. По-видимому, высокая степень покрытия ствола мицелием показывает, что большая часть расположенного под корой камбиально-флоэмного слоя, которым питаются личинки, уже съедена.

Наблюдается отрицательная корреляция между количеством личинок *Pytho kolwensis* и количеством личинок других видов жуков, в том числе усача — рагия ребристого (*Rhagium inquisitor*) — широко распространенного вида, который питается флоэмой и заселяет только что погибшие хвойные деревья. Это наблюдение лишний раз доказывает, что места, где встречается конкретный вид, зависят не только от физической (абиотической) составляющей среды обитания, но также от наличия или отсутствия живого (биотического) компонента этой среды — то есть других видов.

Требования видов к местообитанию могут отличаться в разных частях ареала. Эти отличия обусловлены как современной экологической обстановкой, так и причинами, коренящимися в естественной истории видов. На территории Русской Карелии, где сохранилось больше девственных бореальных лесов, чем в Финляндии, *Pytho kolwensis* гораздо многочисленней и часто обнаруживается в таких местообитаниях, которые, основываясь на опыте, полученном в Финляндии, нельзя считать идеальными. Такая кажущаяся неразборчивость в выборе местообитаний на самом деле объясняется тем, что при высокой численности популяции происходит непрерывный поток мигрантов из более благоприятных местообитаний, и благодаря этому поддерживаются локальные поселения в условиях, менее выгодных для данного вида.

Другой пример географической изменчивости в выборе местообитаний был открыт во время нашей поездки на северо-восток Китая, где мы нашли *Pytho kolwensis* под корой упавшего корейского кедра (*Pinus koraiensis*)

рядом с местным видом — елью аянской (*Picea jezoensis*\*). Возможно, азиатские популяции *Pytho kolwensis* действительно отличаются в этом отношении, а, может быть, довольно тонкая кора корейского кедра близка по свойствам еловой коре. В любом случае ясно, что местообитания *Pytho kolwensis* характеризуются большим числом особенностей, чем кажется на первый взгляд.

## 1.1. Местообитания и ниши

**Концепции, которые нам понадобятся, и немного истории.** Я понимаю под местообитанием естественную территорию, обеспечивающую условия для развития растений и животных. Иными словами, местообитание — это родная среда для популяций живых организмов. Наряду с «популяцией», «местообитание» — один из терминов, наиболее часто употребляемых экологами, а также один из самых понятных неспециалистам. В деле рационального использования и охраны живой природы концепция местообитания оказывается важнейшей, так как наличие подходящего местообитания — основное условие выживания популяций и видов. Напротив, потеря местообитаний в результате хозяйственной деятельности человека — главный фактор, создающий угрозу для существования бесчисленных популяций и видов, многие из которых уже полностью исчезли. Именно на увеличение количества и улучшение качества местообитаний нацелены усилия по сохранению окружающей среды. Без использования термина «местообитание» было бы трудно обсуждать научные проблемы экологии или практическое применение этой науки (табл. 1.1 и 1.2).

Таблица 1.1. Определения

---

**Местообитание.** Определяется диапазоном условий окружающей среды, при которых данный вид способен выживать и размножаться; дополнительные определения см. в табл. 1.2.

**Разрушение местообитания.** Выражается в изменении количества, качества или пространственной конфигурации местообитания одного или более видов. Компонентами разрушения местообитания обычно считают деградацию местообитания (ухудшение качества местообитания для некоторых видов), утрату местообитания и фрагментацию местообитания; см. также таблицу 2.1.

**Утрата местообитания.** Это понятие чаще всего используется для обозначения значительного сокращения общей площади местообитания; однако оно употребляется также в более широком смысле как синоним разрушения местообитания.

---

\* Современное название вида — *Picea ajanensis* (Lindl & Gord.). — Прим. пер.

**Фрагментация местообитаний.** Означает раздробление существующего местообитания на более мелкие и более изолированные участки, но это понятие используется также для обозначения любого разрушения местообитания.

**Биотоп.** Местообитание для сообщества видов. Хотя термин «местообитание» тоже довольно часто применяется к сообществам, а не к отдельным видам.

**Ниша.** Понятие обозначает функциональные взаимосвязи видов с живыми (объекты питания, враги) и неживыми (температура, свойства почвы) компонентами среды обитания. Часто местообитание рассматривают как одну из составляющих ниши вида.

**Сообщество.** Комплекс видов, обитающих в одном и том же биотопе (местообитании), связанных между собой межвидовыми связями и формирующих пищевые цепи (обсуждается в последующих главах).

**Экосистема.** Включает не только сообщество видов, обитающих в каком-либо месте, но также компоненты неживой природы, от которых зависит существование этих сообществ.

**Биом.** Необычайно обширный биотоп (местообитание) планетарного масштаба.

Таблица 1.2. Определения местообитания, взятые из различных публикаций (Dennis et al., 2003; с соответствующими ссылками)\*

---

Место, жизненное пространство, где обитает данный вид.

Тип окружающей среды, в котором обитает вид.

Локалитет, участок, набор специфических локальных условий окружающей среды, в которых существует данный вид.

Место, где обычно обитает вид, часто описывается в терминах физической географии, таких, как ландшафт или влажность почвы, а также связанных с ними доминирующих форм растительности.

Набор природных ресурсов и условий окружающей среды, определяющих возможность существования, выживания и воспроизведения популяции.

Зона (территория), включающая набор ресурсов, обеспечивающих возможность существования вида. Ресурсы встречаются совместно и / или отчасти пересекаются и могут также быть взаимозаменяемыми; связи между разными ресурсами определяются индивидуальной поисковой активностью животного.

Местообитание как ресурсы и условия окружающей среды, характерные для какой-либо территории, на которой возможно обитание данного вида — включая выживание и размножение. Местообитание специфично для вида; это совокупность специфических ресурсов, необходимых для его существования.

---

\* В русскоязычной литературе для обозначения местообитания часто использовался термин «стация». — Прим. пер.

Хотя термин «местообитание» часто используется без каких-либо дальнейших пояснений как в статьях по экологии, так и в отчетах по природопользованию, на самом деле все оказывается несколько сложнее. Вопрос о том, что конкретно мы понимаем под местообитанием, и как экологам следует пользоваться этой концепцией, продолжает вызывать разногласия (Dennis et al., 2003). В таблице 1.2 вкратце перечислено несколько более или менее совпадающих определений местообитаний, встречающихся в литературе. Очевидно, что данные определения делают акцент либо на месте в физическом пространстве, либо на определенном наборе условий окружающей среды. Учитывая эти два аспекта понятия «местообитание», неудивительно, что экологи неоднократно пытались ввести дополнительные термины и предлагали различные, более сложные классификации.

Так, Джорж Э. Хатчинсон (Hutchinson, 1967) писал: «В пределах любого биотопа мы можем также выделить ряд местообитаний, которые могут быть охарактеризованы присутствием в них определенного набора видов. Местообитание вида в пределах географического ареала может быть определено посредством описания тех элементов, которые должны присутствовать в биотопе, чтобы обеспечить существование соответствующего вида. Местообитание рассматривается как некая территория, имеющая пространственную протяженность».

Местообитание, биотоп, экосистема — вот набор понятий, которым Дж. Э. Хатчинсон хотел дать точное определение. Дж. Э. Хатчинсон был ведущим экологом своего времени, поэтому к его высказываниям следует относиться достаточно серьезно, хотя уже прошли те времена, когда можно было развивать экологию, просто корректируя термины. Но как бы то ни было, здесь упоминалось еще одно понятие, которое следует рассмотреть: ниша. Позвольте мне начать с него.

В начале 1970-х гг., когда я был молодым студентом, концепция ниши горячо обсуждалась учеными. Именно в то время эколог Роберт Мак-Артур (ученик Хатчинсона) и другие преобразовали экологию из раздела естественной истории в бурно развивающуюся самостоятельную науку со свежими концепциями и новыми направлениями исследований. Это, конечно, не значит, что прежде экология не являлась наукой или что серьезные экологические исследования не проводились до конца 1960-х гг. Однако именно тогда в экологии был сделан настоящий прорыв — строго сформулированные идеи были, наконец, воплощены в математические модели природных процессов. Эти процессы, возможно, и обуславливали проявление тех закономерностей природы, которые были предметом наблюдения для предыдущих поколений экологов. Тогда же концепция естественного отбора стала неотъемлемой частью экологического мышления. Особое внимание стало уделяться экологии многовидовых сообществ, отчего понятие ниши и приобрело такую значимость.

Я написал статью, озаглавленную «Взаимоотношения ниш у навозных жуков» (Hanski, Koskela, 1977). Далеко не каждый заинтересовался бы жуками, обитающими в коровьем навозе, но я заинтересовался, и они продолжают меня интересовать до сих пор. В выборке из 62 500 жуков, выделенных из сотен коровьих лепешек, которые я собирал на пастбищах и в лесах Финляндии, было найдено 179 видов жесткокрылых. Способ выделения жуков довольно прост: вы помещаете коровью лепешку в емкость с водой и утапливаете ее куском проволочной сетки. Всякий, кому интересно биоразнообразие, может с восхищением наблюдать, как сотни жуков, относящихся к десяткам видов, всплывают на поверхность (жуки не любят оставаться под водой). Трудно найти другое такое местообитание, которое сравнялось бы по биоразнообразию с коровьими лепешками!

Когда все жуки были определены, и когда было посчитано количество особей, относящихся к каждому виду, я приступил к исследованию их ниш. Это исследование состояло в том, что я определял различия в численности жуков в зависимости от сезона сбора, от характера местообитания (на открытых пастбищах или в лесах различного типа) и от возраста коровьих лепешек. Кроме того, я учитывал пищевую специализацию и размеры каждого вида жуков.

Цель моего исследования состояла в том, чтобы, определить механизмы, допускающие сосуществование столь большого числа видов, утилизирующих, казалось бы, однородный ресурс, и понять, почему одни виды не вытесняют другие. В то время господствовала точка зрения, согласно которой в одном и том же сообществе способны устойчиво сосуществовать лишь виды с различающимися потребностями. Дифференциация ниш рассматривалась как фактор, облегчающий существование локального (в пределах одного местообитания) видового разнообразия, которое называлось  $\alpha$ -разнообразием, а разнообразие, растущее с увеличением числа рассматриваемых биотопов, называлось разнообразием местообитаний, или  $\beta$ -разнообразием.

Термин «ниша» был впервые предложен Дж. Гриннеллом (Grinnel, 1914, 1917) в классическом исследовании под названием «Взаимосвязи между нишами калифорнийских мусорщиков» — среднего размера чапаррелевых\* птиц с длинной шеей и искривленным клювом. Подобно многим другим экологам, которые работали в начале XX столетия, Гриннелл определял нишу в терминах, отражающих пищевую специализацию, потребности при выборе местообитаний и способы адаптации вида к окружающей среде. В этой концепции местообитание являлось одним из компонентов ниши.

В статье, озаглавленной «Ниша, местообитание и экотоп», Р. Уиттекер и соавторы (Whittaker et al., 1973) предложили сузить столь широкое определение. Они считали, что термин «местообитание» следует использовать для

---

\* Птицы, обитающие в вечнозеленых кустарниках. — Прим. ред.

описания диапазона условий окружающей среды, в пределах которого встречается данный вид, тогда как «ниша» определяет функциональную роль видов в сообществе. Такое значение термина «ниша» было впервые рассмотрено Чарльзом Элтоном (Elton, 1927) в его классическом труде «Экология животных» — книге, которую он написал за три месяца в возрасте 26 лет (Crowcroft, 1991). Согласно Ч. Элтону, ниша описывает положение вида в сообществе, его место в череде биотопических факторов внешней среды, и в особенностях его взаимоотношений с другими видами — жертвами и врагами. Таким образом, понятия ниши и местообитания дополняют друг друга.

На самом деле и для экологии, и для эволюционной теории весьма важным представляется такое соединение понятий «ниша» и «местообитание», которое Роберт Г. Уиттекер (Whittaker et al., 1973) назвал экотопом. Этот термин так и не получил широкого распространения, но соответствующее понятие многие экологи называют просто нишей, включая в него, следовательно, и местообитание. Провести четкую границу между нишей и местообитанием часто невозможно, — прежде всего потому, что существование видов в конкретном местообитании может зависеть от наличия или отсутствия некоторых других видов.

Если такое разграничение все-таки проводится, то *биотопом* обычно называют условия окружающей среды, в которых находится все многовидовое сообщество. Таким образом, исходный биотоп для сообщества обитающих в навозе жуков на территории современной Европы — это пастбища. В этом контексте понятие «местообитание» обычно используется для обозначения условий обитания одного-единственного вида, характеризуя диапазон внешних условий среды, при которых существует данный вид. Но, как и «экотоп», термин «биотоп» в настоящее время широко не используется, а термин «местообитание» биологи применяют как к единичным видам, так и к многовидовым сообществам.

*Экосистема* состоит из одного или более сообществ — в зависимости от того, как определяется понятие сообщества (см. ниже), — а также из абиотических компонентов условий среды. Экологи, занимающиеся изучением экосистем, обычно не обращали внимания на особенности образа жизни и взаимоотношения отдельных видов. Они в основном исследовали потоки энергии и круговорот таких элементов, как углерод и азот, в пределах экосистемы и между разными экосистемами. Длительное время контакты между специалистами, изучающими экологию видов, и экологами, изучающими экосистемы, были весьма ограничены. К счастью, как отметил Дж. Лоутон (Lawton, 2000), эта ситуация теперь изменилась.

И, наконец, *биом* определяется как сообщество в самом широком смысле слова, причем подчеркивается роль растительности как фактора, формирующего важнейшие особенности среды обитания. Тропические дождевые леса, тундра, мангровые заросли и бентосные сообщества континентального шельфа — примеры важнейших биомов.

**Сообщества, метапопуляции и метасообщества.** В концепциях, рассмотренных ранее, речь шла о местообитании, занимаемом популяциями. Популяции многих видов обычно встречаются вместе, причем популяции одного или нескольких видов на территориях большей протяженности обладают пространственной структурой, которая может быть предметом изучения. Сообщества — совокупность популяций всех видов, обитающих совместно на одной и той же территории, или, можно сказать, в пределах одной и той же экосистемы.

Чарльз Элтон внес значительный вклад в современную экологию сообществ и до конца своих дней стремился дать полное экологическое описание всех видов, обитающих в Витемском лесу, — небольшом лесном массиве, расположенном к северу от Оксфорда в южной Англии. Описание сообщества Витемского леса не было завершено, и записи, которые Ч. Элтон скрупулезно вел, были забыты или потеряны. Хотя ставить перед собой такую задачу естественно для ученого, но исследовать все виды сообщества, обитающие на конкретной территории, практически невозможно. Количество видов очень велико, а многие из них до сих пор не описаны. Изучение хотя бы основных экологических характеристик всех видов потребовало бы невероятного количества исследователей, а динамику сложной системы из тысяч взаимодействующих популяций невозможно изучать без тех или иных упрощений. Чтобы хоть как-то продвинуться вперед, экологи, изучающие экосистемы, обычно используют более прагматичные определения сообщества. Для этого было разработано несколько различных подходов (Morris, 1999):

- Сообщество может быть исследовано таксономически, что позволит изучить сотни населяющих его видов, например, сообщества деревьев в тропических лесах (Hubbell, 2001), птиц (Wiens, Rotenberry, 1981) или навозных жуков (Hanski, Koskela, 1977). Часто такие таксономически выделенные совокупности видов именуют *гильдиями*, которые Р.Б. Рут (Root, 1967) первоначально определил как группы видов, использующих сходные ресурсы сходным образом. Если сообщество включает десятки или даже сотни видов, нереально сколько-нибудь детально исследовать динамику этих видов и влияние на эту динамику прямых или опосредованных межвидовых взаимодействий. Вместо этого можно описывать конкретное сообщество с помощью понятий видовой обилия (Fisher et al., 1943; Mac-Arthur, 1957; Engen, 1978) и трофических межвидовых связей (структура пищевых цепей) (Cohen, 1977, 1978; Pimm, 1982; Lawton, 1989). Есть надежда, что таких описаний будет достаточно для выбора между альтернативными гипотезами динамики численности видов и межвидового взаимодействия, которое формирует и поддерживает саму структуру сообщества. И хотя история экологии сообществ не вселяет в этом смысле большого оптимизма, все же гораздо лучше иметь такие

описания, чем не иметь их вовсе. Два современных прорыва в рамках этих направлений — макроэкология (Brown, 1995; Maurer, 1999; Gaston, Blackburn, 2000) и теория нейтральных сообществ (Bell, 2000; Hubbell, 2001).

- В качестве альтернативы таксономической характеристики сообществ предлагается описание их функциональной организации. Например, функциональное описание сообщества видов, населяющих навозные лепешки, должно включать гораздо большее количество таксонов. Помимо жесткокрылых должны быть изучены двукрылые, перепончатокрылые, клещи, грибы, бактерии и т.д. (Hanski, Cambefort, 1991). Включить все эти виды в единое исследование возможно, если натуралист готов ограничиться взаимодействиями гораздо более крупных таксонов, чем виды. И это значительное упрощение, заключающееся в игнорировании межвидовых отличий, неизбежно приведет к утрате многих характеристик функционирования сообщества. Тем не менее, экологи, изучающие экосистемы, обычно имеют дело именно с такими — таксономически и/или функционально разграниченными — группами видов. То же самое относится ко многим, хотя и не ко всем, исследованиям структуры трофических связей (например, Godfray et al., 1999; Müller et al., 1999).
- Если цель исследования — изучение динамики взаимодействующих популяций различных видов и того, как межвидовые взаимодействия определяют их сосуществование, то приходится выбирать в качестве объекта исследования сравнительно небольшие группы видов. Преимущество этого подхода заключается в том, что исследователь может детально изучить фактические механизмы не только экологической, но и эволюционной динамики. Три замечательных примера подобных долго-временных исследований — это изучение вьюрков Галапагосских островов (Lack, 1947; Bowman, 1961; Grant, 1986), ящериц на островах Карибского бассейна (Roughgarden, 1995; Losos, 1998), мелких млекопитающих и их хищников в Фенноскандии (Norrdahl, 1995; Henttonen, Hanski, 2000; Hanski et al., 2001).

Итак, сообщество — это совокупность популяций многих видов, существующих в одном месте. Совокупность популяций одного и того же вида, обитающих в разных местах, называется *метапопуляцией*. Концепция метапопуляции самым тесным образом связана с тематикой данной книги, посвященной экологическим последствиям утраты местообитаний и их фрагментации. Термин «метапопуляция» впервые появился в работе Р. Левинса (Levins, 1970), хотя в своей более ранней работе, изданной в 1969 г., он уже изучал метапопуляционную динамику, не вводя, однако, этого термина.

Р. Левинс рассматривал ситуацию, когда пригодные для данного вида местообитания распадаются на отдельные участки, подобные островкам леса

среди агроландшафта. Совокупность локальных популяций, населяющих сеть таких лоскутных местообитаний, образует метапопуляцию. Метапопуляционная концепция в настоящее время применима в более широком аспекте к пространственно структурированным популяциям, даже если местообитание не состоит из четко выделенных участков (Hanski, Gilpin, 1997; Hanski, Gaggiotti, 2004b). Различные варианты метапопуляционной модели позволяют сделать ключевой вывод о том, что утрата местообитаний и их фрагментация влияет на динамику и устойчивость видов на ландшафтном уровне. Мы вернемся к метапопуляционной теории в 4 главе.

Недостатком экологии сообществ в 1970-е гг., если оценивать ее с современных позиций, был недоучет пространственной структуры местообитаний. Новые направления исследований призваны исправить этот недостаток. Основываясь на успехах метапопуляционной экологии, исследователи обобщают модели и применяют их при эмпирических исследованиях многовидовых сообществ, поэтому теперь и появляется много новых публикаций, имеющих в заголовках слово «метасообщество» (Leibold, Miller, 2004). Метасообщество — это сообщество, состоящее из взаимодействующих метапопуляций нескольких видов. Примером может служить комплекс видов, связанных с бабочкой шашечницей обыкновенной (*Melitaea cinxia*) на Аландских островах в Финляндии, которую я изучал совместно с моими студентами и коллегами в течение последних десяти лет (подробнее об этом см. в гл. 4). Эта бабочка населяет сильно фрагментированный ландшафт, состоящий из нескольких тысяч небольших лужков с условиями среды, пригодными для обитания данного вида. На лужках произрастает один или два вида растений, которыми могут питаться гусеницы шашечницы. С гусеницами связаны два вида паразитических перепончатокрылых, на которых в свою очередь паразитируют два других вида перепончатокрылых, один из которых специализированный, а другой — нет (van Nouhuys, Hanski, 2004). Итак, перед нами сообщество, состоящее из двух видов растений, одного вида бабочки, двух видов паразитов и двух видов сверхпаразитов — метасообщество из 7 видов. На динамику этих видов влияют как межвидовые трофические связи, так и внутривидовые пространственные взаимодействия между популяциями. Полевые исследования показали, что правильное понимание динамики сообщества (его трофических связей) должно основываться на понимании пространственной динамики составляющих его видов, и наоборот (van Nouhuys, Hanski, 2004).

Аналогичный процесс объединения прежде самостоятельных областей знания, вероятно, скоро произойдет между исследованием филогении групп видов и исследованием экологии образованных ими сообществ. Такое объединение может привести к формированию нового направления в экологии, которое можно назвать *филоценоотической экологией* (*phylocommunity*

*ecology*)\*. Это направление также может быть тесно связано с проблемой местообитания. Изменение характеристик местообитания вследствие природных либо антропогенных воздействий приводит к значительным изменениям географического распространения видов, что сказывается на видовом составе сообществ и приводит к усилению действия естественного отбора, корректирующего взаимоотношения видов на уровне их ниш. Динамические процессы в метасообществах могут в значительной степени влиять на их филоценотическую структуру.

**Структура местообитания.** Ниши и местообитания обычно считаются независимыми от популяций, которые занимают первые и населяют вторые. В своей классической работе Ричард Левонтин (Lewontin, 1983) подвергает резкой критике такой подход, когда ниши тех или иных видов рассматриваются как фиксированные вместилища, которые либо подходят для данного вида, либо нет, — при этом они могут быть заняты или свободны на данной территории в данный момент времени. Взгляды Левонтина отличаются от господствующего донныне представления, согласно которому виды адаптированы к неким постоянным условиям внешней среды. Вместо этого, как утверждал Левонтин, существует динамическое единство между условиями внешней среды и видом. Организмы не только адаптированы к условиям окружающей среды, но также изменяют её и даже создают свою собственную среду обитания с помощью тех материалов, которые оказываются в их распоряжении. Классический пример — бобр, который в буквальном смысле слова конструирует своё местообитание.

Но, конечно, не один только бобр преобразует среду обитания. Не говоря уже о *Homo sapiens* — наиболее серьезном преобразователе, — примеры эти нетрудно продолжить. Грибы, растения, животные оказывают значительное влияние на собственную среду обитания и среду обитания своих потомков. Возникает соблазн отказаться от взгляда на нишу, как на нечто неизменное, к чему вид жестко адаптирован, и принять иную точку зрения, согласно которой вид сам формирует собственную нишу.

Ф. Дж. Одлинг-Сми и др. (Odling-Smee et al., 2003) представили исчерпывающий обзор эмпирических данных, поддерживающих концепцию создания ниши и местообитания. Они также исследовали с помощью математических моделей теоретические последствия этих процессов. Согласно их выводам, важнейшие следствия создания ниши включают:

---

\* В отечественной литературе применяется также термин филоценогенез (В.Н. Сукачев, 1942), используемый для обозначения исторического преобразования сообществ. При этом подчеркивается, что эволюция видов и эволюция образованных ими сообществ принципиально различаются (Ю.И. Чернов, 1984). — Прим. пер.

- Экосистемную инженерию, посредством которой виды изменяют собственную среду обитания (как, например, это делает бобр), а также зачастую — и среду обитания многих других видов, сосуществующих с ними.
- Изменение интенсивности воздействия естественного отбора вследствие изменений в среде обитания, вызванных самими видами.
- Экологические последствия, при которых изменения в среде обитания, вызванные активностью предыдущих поколений, сохраняются достаточно долго для того, чтобы оказывать влияние на последующие поколения.
- Адаптацию, в которую вовлекается либо вид, приспособляющийся к среде обитания (традиционная точка зрения), либо сама окружающая среда, которая изменяется в соответствии с требованиями вида.

Подход, учитывающий конструирование местообитаний, может коренным образом изменить наши представления о взаимоотношениях между видами и средой их обитания. Так, луговые экосистемы широко распространились на Земле в конце кайнозоя, т.е. за последние 20 миллионов лет (разд. 1.6). Это вполне резонно объясняют климатическими изменениями, однако возникает вопрос, в какой степени луговые экосистемы развивались благодаря многосторонним взаимодействиям и эволюции их ключевых компонентов: трав, крупных травоядных животных и навозных жуков (разд. 1.5). Развитие луговых сообществ, без сомнения, включало все четыре перечисленных выше процесса — экосистемную инженерию, изменение интенсивности естественного отбора, экологическое наследие и взаимную адаптацию видов и среды их обитания.

С другой стороны, пока ещё рано судить о том, насколько значительны преимущества подхода, учитывающего конструирование местообитаний, по сравнению с традиционным подходом, когда признается воздействие видов на среду их обитания за длительные промежутки времени. Но последствия этих процессов для эволюции, а также их значение для динамики экосистем систематически не исследуются. Когда речь идет об охране природы, то выводы, сделанные на основе подхода, учитывающего «конструирование местообитаний», в какой-то степени сходны с выводами, основанными на эволюционном подходе, учитывающем изменения видов в ответ на антропогенные изменения окружающей среды (разд. 3.7). Однако изменения в окружающей среде, вызываемые человеком, включая потерю местообитаний и их фрагментацию, настолько серьезны, что их непосредственные экологические последствия превосходят последствия, вызванные изменением видов.

**Изменение приоритетов в исследованиях.** Когда я начинал свою научную деятельность в 1970-е гг., вопросы, связанные с местообитаниями, представлялись менее интересными, чем вопросы, связанные с понятием ниши.

Популяционная экология одиночных видов, казалось, застряла в жарких и нескончаемых дискуссиях о регуляции численности видов (см. обзоры Sinclair, 1989; Hanski, 1990; Turchin, 1995, 2003), тогда как идеи о том, каким образом организованы многовидовые сообщества, волновали своей новизной и настоятельно требовали применения концепции ниши (Mac-Arthur, 1972; May, 1973, 1974). Вообще говоря, экологи больше интересовались временной, нежели пространственной динамикой популяций и сообществ, поэтому вопросы, касающиеся местообитаний, обычно сводились к довольно банальным исследованиям потребностей видов, связанных с теми или иными особенностями местообитаний.

Начиная с 1970-х гг., приоритеты исследователей стали меняться, — как в популяционной экологии, так и в экологии сообществ. На рис. 1.2 показаны частоты цитирования ключевых понятий — «ниша», «местообитание» и «утрата местообитания» в период с 1970 по 1998 г. Как и следовало ожидать, термин «местообитание» всегда цитировался чаще, чем «ниша», поскольку огромное количество исследований, независимо от капризов моды, обращалось, так или иначе, к местообитанию изучаемых видов. Однако отметим, что термин *ниша* уступил свои позиции близкому по значению термину — *местообитание*. Я объясняю это следующими причинами.

(1) Исследования в экологии сообществ значительно замедлились в 1980-х годах, отчасти в связи с тем, что практические проверки теоретических прогнозов были неубедительны и подвергались резкой критике (например, Strong et al., 1984).

(2) Экология поведения оживила интерес к вопросам, связанным с выбором местообитания (Krebs, Davies, 1978, 1981).

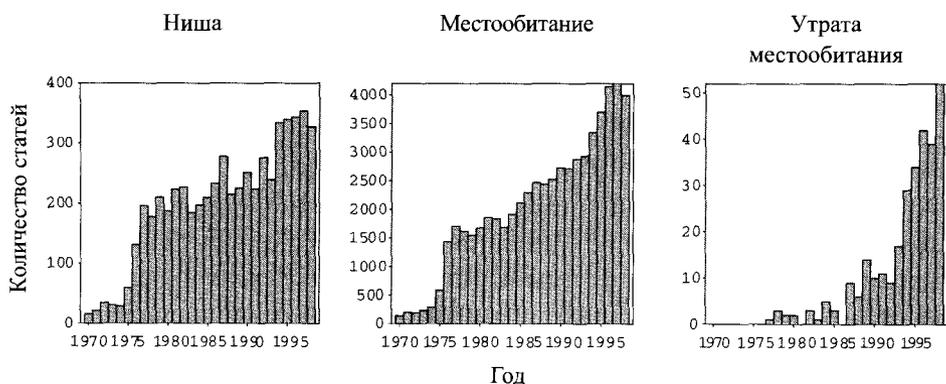


Рис. 1.2. Встречаемость в публикациях ключевых слов *ниша*, *местообитание* и *утрата местообитания* по базе данных BIOSIS в период с 1970 по 1998 г. (Ориг.).

(3) Экологи обнаружили поразительную сложность результатов расчетов популяционных моделей, включавших подробную пространственную структуру популяций (например, Hassell et al., 1991).

(4) Возникло направление природоохранной биологии, прежде всего интересующейся жизнеспособностью популяций (Simberloff, 1988; Hanski, Simberloff, 1997) и пространственной экологией.

Интерес к пространственной экологии значительно усилился в последнее время в связи с осознанием того, что утрата местообитания — основная угроза для биоразнообразия. Особенно быстро росло количество статей, в которых встречается термин «утрата местообитания» (рис. 1.2), что отражает их связь с природоохранной проблематикой.

## 1.2. Классификация местообитаний

Было бы очень удобно, если бы мы могли разделить всю поверхность суши и все моря на участки, представляющие различные местообитания. Следуя этому допущению, мы могли бы объединить территории, представляющие местообитания определенного типа, и узнать общую площадь, которую занимает тот или иной тип местообитаний на нашей планете. В планетарных масштабах такие классификации проводились неоднократно. Как правило, они делались на основе анализа климата и других параметров среды, а также с учетом влияния этих параметров на потенциальный растительный покров. Принималось во внимание и то обстоятельство, что существующие в настоящее время местообитания могли быть в значительной степени изменены человеком. Данные классификации — иерархические, и в них часто используются другие термины в дополнение к тем, что обсуждались в предыдущих разделах.

Так, Роберт Бейли (Bailey, 1989) разделял наземные «экорегiónы» мира общей площадью приблизительно 130 млн. км<sup>2</sup> на четыре «пояса» (полярный, влажный умеренный, засушливый и влажный тропический), которые состояли из множества «природных зон», а те в свою очередь подразделялись на более мелкие «провинции». Бейли рассчитал долю каждого из этих типов «местообитаний» относительно общей поверхности суши на планете. Например, сухие степи с континентальным климатом — это одна из провинций зоны степей с умеренным климатом засушливого пояса, которая покрывает 1,79 млн. км<sup>2</sup>, или 1,22% общей площади суши. Мы вернемся к крупнейшим местообитаниям мира в разделе 1.7.

Классификация местообитаний, предложенная Робертом Бейли, и подобные ей классификации необходимы для рационального использования и охраны окружающей среды. Обычно они основаны на структуре растительно-

сти, обширная информация о которой уже существует или может быть легко собрана, если возникнет необходимость. Я полагаю, что эти классификации базируются в значительной степени на европейской культуре экологии растительных сообществ (Braun-Blanquet, 1932; Becking, 1957). Когда природоохранная функция входит в противоречие с иными формами природопользования, может быть весьма важно, как именно классифицируется данное местообитание. Например, обозначив местообитание как «старый лес», можно совершенно по-разному оценить его природоохранный статус в каждом конкретном регионе, что чревато самыми серьезными последствиями. Мы вернемся к этой проблеме в главе 5. Ниже я представляю краткий обзор классификаций местообитаний, которые являются основой для их охраны в Европейском Союзе.

Выдержка из руководства по местообитаниям Европейского Союза: «Директива по Местообитаниям — это правовой документ Сообщества в сфере охраны природы, устанавливающий общие правила охраны видов диких животных, растений и естественных местообитаний, важных для Сообщества в целом. Он предусматривает создание сети специальных охраняемых территорий, которые называются «Natura 2000», для восстановления и поддержания на желаемом уровне охраны естественных местообитаний и видов дикой фауны и флоры, представляющих интерес для Сообщества» (Anonymous, 1999, стр. XX). В приложении I перечислено 198 европейских типов местообитаний, выделенных в соответствии с Биотопическим проектом в рамках системы CORINE (Anonymous, 1991), дающей их иерархическую классификацию. В таблице 1.3 приводятся высокоуровневые категории местообитаний из этой классификации. Каждый тип местообитаний из таблицы 1.3 подразделен на подтипы. Так, имеется восемь различных подтипов бореальных лесов, и каждый подтип, в свою очередь, может быть подразделен еще более детально. Например, западная тайга — подтип бореальных лесов, подразделяется на четыре варианта старых природных лесов, недавно выгоревшие участки и молодые леса, восстановившиеся после пожара. Классификация включает определение главных подтипов, дает список характерных видов, географическое распространение и набор ссылок на соответствующие публикации. В то же время отсутствует некоторая очевидная информация, — например, общая площадь каждого типа местообитания. Непонятно также, какая часть местообитаний, более или менее измененных, но не полностью разрушенных человеком, может быть включена в данную классификационную схему. Но, несмотря на эти и другие возможные недостатки, ясно, что классификации такого рода необходимы и заслуживают дальнейшего развития.

Таблица 1.3. Основные типы местообитаний согласно Приложению I Директивы Европейского Союза по Местообитаниям (Anonumous, 1999)

---

**Береговые и галофитные местообитания**

Открытое море и приливно-отливная зона

Береговые утесы, галечниковые и каменистые пляжи

Атлантические и континентальные солевые марши и солончаковые луга

Средиземноморские и умеренно-атлантические солевые марши  
и солончаковые луга

**Засоленные и известняковые материковые степи**

Бореальный Балтийский архипелаг, береговые и материковые поднятия

Береговые и материковые песчаные дюны

Морские дюны Атлантики, Северного моря и побережий Балтики

Морские дюны побережий Средиземноморья

Материковые дюны, старые и рекальцинированные

**Пресноводные местообитания**

Стоячие водоёмы

Проточные водоемы

**Вересковые пустоши и кустарниковые заросли умеренного пояса****Склерофильные кустарники (матораль)**

Субсредиземноморские и умеренно-широтные кустарниковые заросли

Средиземноморские ксерофитные кустарниково-древовидные сообщества

Термальные Средиземноморские низкотравные и кустарничковые

местообитания с преобладанием подушечных форм (pre-steppe brush)

Фригана\*

**Естественные и вторичные луговые формации**

Естественные луга

Вторичные сухие луга с кустарниками

Склерофильные леса, используемые как пастбища (дехесас)\*\*

Вторичные высокотравные гумидные луга

Мезофильные луга

**Различные типы болотных местообитаний**

Сфагновые верховые болота

---

\* фригана — местообитание с преобладанием склерофильных вечно- или зимне-зеленых кустарников, кустарничков (часто колючих), характерно для районов со средиземноморским климатом. — Прим. пер.

\*\* дехесас — характерные для запада Пиренейского полуострова семиаридные травянистые сообщества с редколесьем из средиземноморских видов дуба (пробковый дуб и др.); сформированы многовековым пастбищным использованием. — Прим. пер.

Карбонатные низинные болота

Бореальные болота

### Скальные местообитания и пещеры

Каменистые осыпи

Скалистые склоны с хазмофитовой\* растительностью

Другие скальные местообитания

### Леса

Леса северной Европы

Европейские леса умеренных широт

Средиземноморские листопадные леса

Средиземноморские склерофильные леса

Горные хвойные леса умеренных широт

Средиземноморские и Макаронезийские\*\* горные хвойные леса

---

Классификации местообитаний, разработанные для рационального использования и охраны природных объектов, основаны на структуре растительности. Чарльз Элтон (Elton, 1966) пытался установить правила классификации местообитаний в экологии животных. Классификация Элтона включает семь «систем местообитаний»: наземные, водные, переходные [водно-наземные], подземные, высокогорные, антропогенные [территории, измененные человеком] и остальные [второстепенные местообитания]. Системы местообитаний имели горизонтальное деление на «формообразующие типы» и вертикальное деление на «слои», которые сопровождалось, если необходимо, соответствующими «определяющими признаками» (включая краевые участки местообитаний). Примером такого подхода может служить наземная экосистема, которая была разделена на 172 «компонента местообитания». Элтон использовал свою классификацию в обширном обзоре, посвященном сообществам животных Витемского леса, расположенного недалеко от Оксфорда. Но, как я отмечал в предыдущем разделе, этот обзор не был завершен, а в настоящее время он забыт.

**Одно местообитание в другом (эффект матрешки).** В этой книге я придерживаюсь не столько природоохранного, сколько экологического подхода, стремлюсь разобраться в ответных реакциях видов на расположение и изменение потенциальных местообитаний. При таком подходе и с учетом потребностей конкретных видов требуется гораздо более детальная класси-

---

\* хазмофит — растение, растущее в трещинах скал. — Прим. пер.

\*\* Макаронезия — общее название для нескольких архипелагов, расположенных в Атлантическом океане вблизи Европы. По-гречески «макаронезия» означает «блаженные острова» — так древнегреческие географы называли острова к западу от Гибралтарского пролива. — Прим. ред.

фикация местообитаний, нежели приведенная в таблице 1.3. Тем не менее, вполне естественно строить ориентированные на потребности вида описания местообитаний иерархическим образом, как это было сделано Робертом Бейли (Bailey, 1989) в его классификации «экорегiónов» мира, в документе Европейского Союза (табл. 1.3) и в классификации, предложенной Чарльзом Элтоном (Elton, 1966) для «компонентов местообитаний» отдельного лесного массива Англии.

В качестве примера удобно воспользоваться сведениями о местообитании жука-трухляка *Pytho kolwensis*, которые были рассмотрены во вступлении к данной главе. Эти сведения подобны русской матрешке, — чтобы лучше понять те требования, которые данный вид предъявляет к окружающей среде, условия его обитания последовательно уточняются и подразделяются на еще более мелкие подтипы. Вот «матрешка» для выбранного нами вида жуков, личинки которого — вторичные потребители флоэмы:

- Бореальный лес
- Еловый лес
  - Еловый заболоченный лес с упавшими стволами, находящимися на разных стадиях разложения
    - Упавший ствол ели с комлем, лежащий над поверхностью почвы
      - Определенная стадия деструкции флоэмы под отпадающей корой.

Все эти градации необходимы при определении местообитания, но для конкретного вида такое описание может оказаться неполным, если мы не исследуем вопрос подробнее. Различные виды одну и ту же иерархию местообитаний осваивают по-разному. Применительно к вышеупомянутой иерархии рассмотрим, например, мхи. Существуют такие виды мхов, как плеврозиум Шребера (*Pleurozium schreberi*), которые встречаются практически во всех бореальных лесах северной Европы. Другие виды, такие, как гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), произрастают во всех лесах, где преобладает ель. Третьи, как дикранум большой (*Dicranum majus*), можно встретить в любой влажной и болотистой местности, также с преобладанием ели. Некоторые виды, как, например, печёночник — цефалозия двузаостренная (*Cephalozia bicuspидata*) — обитают почти на каждом упавшем еловом стволе в заболоченном ельнике.

Если два вида предпочитают одно и то же местообитание, это еще не означает, что их распространение обусловлено сходными причинами. Например, многие виды насекомых-фитофагов питаются хвоей европейской ели и, следовательно, часто встречаются на всём протяжении елового леса. Лесной лемминг (*Myopus schisticolor*) также обитает в еловых лесах, но его привле-

кает моховой покров, поскольку этот вид — бриофаг (то есть питается разными видами мхов).

Анализируя причины, по которым отдельный вид выбирает то или иное местообитание, начинаешь понимать, что этих причин ровно столько, сколько и самих видов, и что взаимоотношения рассматриваемого вида с другими (то есть ниша данного вида) часто являются решающим фактором. Из проведенного исследования видно, что не существует простого определения утраты местообитания даже в том случае, когда вид встречается в одной локальной точке с единственным типом местообитания. В зависимости от того, что именно утрачено и на каком иерархическом уровне это произошло, в одной и той же местности может наблюдаться существенная утрата местообитания для одного вида и полное отсутствие таковой для другого.

Например, в бореальных лесах тысячи видов насекомых обитают в мёртвой или разлагающейся древесине (Siitonen, 2001). Они прекрасно могли бы жить и за пределами лесных массивов, если бы их микросреда (микроместообитание) — то есть мертвые деревья — имела бы и в других макросредах (макростообитаниях) (Martikainen, 2001). Обычно такого, конечно же, не происходит. Наблюдателю порой очень трудно заметить изменения качества местообитания. Классический случай — исчезновение крупной синей бабочки голубянки-арион (*Maculinea arion*) в Великобритании в 1979 г. (Thomas, 1980). Этот пример наглядно иллюстрирует как проблему точного определения местообитания вида, так и попытки экологов обогнать время, когда они стараются больше узнать о местообитаниях, пока не станет слишком поздно. С начала XIX века локально распространённые популяции *M. arion* исчезали из местностей, казалось бы, пригодных для их обитания. На последней стадии вымирания численность голубянки-арион сократилась с 30 популяций и 100 000 бабочек в середине 1950-х гг. до одной-единственной популяции, состоящей из 250 взрослых особей, к началу 1970-х гг. Несмотря на отчаянные попытки сохранить голубянку-арион на Британских островах, этот вид неуклонно приближался к полному исчезновению, поскольку в течение 50 лет проекты по охране основывались на неверной информации как о его биологии, так и о требованиях, которые он предъявляет к окружающей среде. Джереми Томасу (Thomas, 1980, 1995) все же удалось выяснить причины большинства локальных вымираний вида, но было уже слишком поздно. Четыре года крайне неблагоприятной погоды прикончили последнюю популяцию.

Томас обнаружил, что гусеницы голубянки-арион питаются исключительно личинками муравьев одного определенного вида — мирмики песчаной (*Myrmica sabuleti*), который обитает только на склонах южной экспозиции, с высотой травостоя менее 3 см. Прекращение выпаса на таких участках позволило травам достигать большей высоты, что, в сущности, и сделало эти

местообитания непригодными для голубянки-арион. Кроме того, Томас доказал следующее. Чтобы гусеницы этой бабочки, находящиеся в последней стадии развития, могли проникнуть в гнезда муравьёв, цветущее растение чебрец (*Thymus*), на котором кормятся гусеницы в ранних стадиях развития, должно находиться в пределах 2 м от гнезд *M. sabuleti*.

Изучая другой вид бабочек, шашечницу обыкновенную (*Melitaea cinxia*), Сингер и Ли (Singer, Lee, 2000) обнаружили непонятную вариабельность качества растений-хозяев. Они выяснили, что на некоторых индивидуумах подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata*) ни одна гусеница этого вида не смогла завершить своё развитие, тогда как на других индивидуумах гусеницы развивались вполне успешно.

Данные примеры могут показаться исключительными случаями. Возможно, это и так относительно большинства позвоночных животных, у которых менее жесткие требования к местообитаниям. Однако эти примеры с бабочками имеют прямое отношение ко многим другим беспозвоночным. Главный вывод состоит в том, что трудно определить истинные требования вида к местообитаниям, не проводя тщательных и трудоемких наблюдений в природе.

Важно понимать, что качество местообитания для отдельных особей часто зависит от присутствия других особей на той же территории. Большая плотность популяции может привести к нехватке необходимых ресурсов и, следовательно, к снижению качества местообитания. Модели выбора местообитания, которые будут рассмотрены в разделе 3.1, служат основой для прогнозирования закономерностей использования местообитания в зависимости от внешних условий. Кроме того, крайне важно учитывать мелкомасштабные (происходящие внутри самого местообитания) пространственные изменения качества местообитания. Менеджеры и специалисты по охране природы интуитивно предпочитают однородное местообитание высокого качества, наилучшим образом представляющее определенный тип среды. Однако качество местообитания зависит от постоянно изменяющихся внешних условий, которые влияют на состояние популяций: высококачественное при обычных условиях местообитание может стать при изменившихся условиях почти непригодным.

Тому есть множество примеров среди хорошо изученных популяций бабочек (Hanski, 1999; многие главы из Ehrlich, Hanski, 2004a). Например, в «нормальные» годы на сухих лугах растут растения-хозяева с хорошим кормовым качеством, но в засушливые годы они погибают. Поэтому длительно живущие популяции могут лучше всего выживать в местах с мелкомасштабной пространственной неоднородностью, например, в отношении почвенных условий. На рис. 1.3 показано: а) в более гетерогенных местообитаниях перепады численности кустарникового сверчка (*Metrioptera bicolor*) замет-

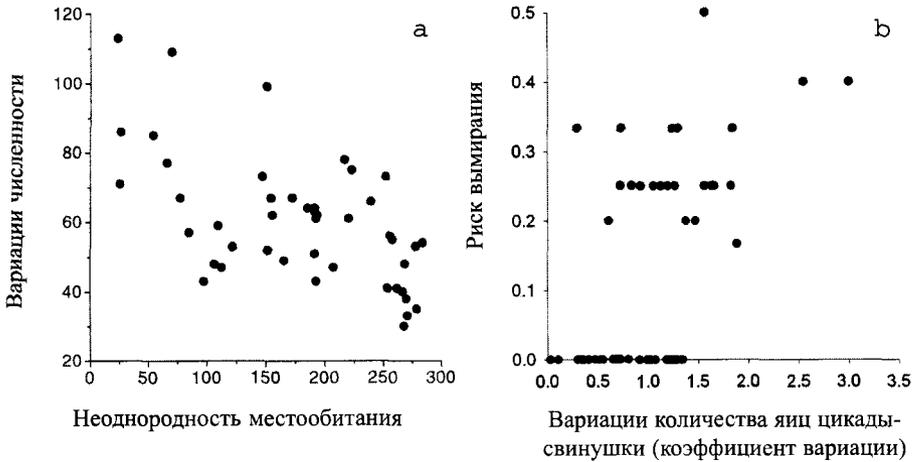


Рис. 1.3. (а) Зависимость между пространственной неоднородностью местообитаний и вариациями численности кустарникового сверчка *Metrioptera bicolor*; каждая точка представляет одну популяцию. (б) Зависимость между вариациями в размере популяции (временная динамика) и риском вымирания цикады-свиноушки *Prokelisia crocea* (из: Cronin, 2004).

но снижаются; б) риск вымирания локальной популяции цикады-свиноушки (*Prokelisia crocea*) положительно коррелирует с величиной амплитуды колебаний численности этой популяции. Эти рисунки указывают на то, что пространственная неоднородность качества местообитания снижает риск вымирания популяции. Феномены, показанные на рис. 1.3, скорее всего, являются типичными, но, к сожалению, для проверки этого предположения не хватает высококачественных эмпирических данных.

**Местообитания-источники и местообитания-стоки, а также другие классификации.** Т. Саутвуд (Southwood, 1977) разработал классификацию местообитаний, взяв за основу их временные и пространственные свойства. На основании временных характеристик можно выделить постоянные, сезонные, непредсказуемые или эфемерные типы местообитаний, по пространственным показателям — непрерывные, фрагментарные или изолированные типы местообитаний. Эта классификация кажется грубой и практически неприменимой к реальным природным ситуациям, но на самом деле она очень полезна, так как обращает внимание на крайнее разнообразие условий, с которыми приходится сталкиваться различным видам, и, следовательно, на различный характер естественного отбора, который формирует жизненные циклы видов.

Например, совершенно ясно, что разные типы жизненных циклов обеспечивают успех борьбы за существование в постоянной во времени среде и

в среде с непредсказуемыми условиями. Однако в пространственно однородных (непрерывных) местообитаниях необходимы иные жизненные циклы, чем во фрагментарных местообитаниях. Особенности жизненного цикла животных — такие, как периоды покоя и характер миграций (расселения) — совершенно справедливо считаются адаптацией к пространственно-временным изменениям встречаемости подходящих местообитаний, хотя в эволюции миграций также играют роль и другие факторы (Hanski, 1999; Clobert et al., 2001). При рассмотрении биологических последствий антропогенных изменений, например уничтожения или фрагментации местообитаний, вопрос можно сформулировать следующим образом: «Как жизненные циклы видов, сформировавшиеся в девственных местообитаниях, будут реализовываться в измененных условиях?»

Местообитания могут быть также классифицированы на основе различий в демографической динамике популяций, которые их населяют (Begon et al., 1990). Самая известная из таких классификаций основывается на различиях между местообитаниями-источниками и местообитаниями-стоками. Популяционная динамика популяций-источников и популяций-стоков будет рассмотрена более подробно в главах 4 и 5. Здесь приведены лишь сведения обзорного характера. В популяциях-источниках эмиграция превышает иммиграцию, это обычно происходит потому, что качество местообитания хорошее, и как следствие этого темпы прироста автохтонной популяции тоже высоки. Напротив, в популяциях-стоках иммиграция превышает эмиграцию.

Относительная численность иммигрантов и эмигрантов важна для определения популяционной, а также эволюционной динамики, так как мигрирующие особи переносят гены из одной популяции в другую. В ландшафтах со значительной вариацией качества местообитания вид может обитать в местах с настолько неподходящими условиями, что никакая локальная популяция не смогла бы там выжить без иммиграции извне. Такие местообитания могут быть названы абсолютными стоками. Отсюда следует, что популяции-источники — такие популяции, которые могут существовать в данном местообитании без иммиграции, хотя такая популяция-источник может одновременно быть и относительным стоком (или псевдостокком), если средняя плотность данной популяции повышена в результате иммиграции из других популяций. Для того, кто занимается охраной окружающей среды, важно знать, что простое присутствие данного вида в определенном местообитании не является достаточным основанием для высокой оценки качества этой среды или жизнеспособности популяции. Верно и обратное утверждение: отсутствие данного вида еще не говорит о низком качестве местообитания, так как вымирание локальной популяции может быть вызвано другими причинами (подробнее об этом см. гл. 4).

Любая классификация основывается на допущении, что классифицируемый объект состоит из каких-то дискретных сущностей, которые могут быть

объективно идентифицированы и которые имеют какое-то значение для целей этой классификации. Ни один эколог не станет утверждать, что природа на самом деле состоит из отдельных неперекрывающихся типов местообитаний; экологи, скорее, склонны подчеркивать изменчивость местообитаний и то, что они образуют континуум. Тем не менее, это дело вкуса — решать, какая степень изменчивости допустима, прежде чем описание, основанное на дискретных типах, превратится в континуальное. Некоторые нестрого определенные типы местообитаний так четко отличаются от других, что мы пользуемся ими даже в обыденной речи: лес, луг, озеро.

Действительно, классификация становится более или менее естественной в зависимости от того, насколько подробным мы хотим сделать наше описание, и от выбранного нами пространственного масштаба. Что лучше — описывать общеизвестные типы среды обитания больших регионов, или давать более детальные определения местообитаний для локальных территорий? Большинство экологов, скорее всего, согласятся с тем, что не существует одной универсальной, пригодной для любых задач классификации местообитаний. Вместо такой классификации исследователи часто выделяют и характеризуют местообитания исходя из конкретных задач, с позиции того вида, изучением которого они занимаются.

Совершенно в другую ситуацию попадают менеджеры и работники службы охраны природы, которые просто не в состоянии заниматься каждым видом в отдельности. Они, как правило, даже не знают численности популяций тех видов, которые им следует охранять. Поэтому они нуждаются в общей классификации местообитаний. Работники природоохранных органов часто говорят, что концентрировать усилия на конкретных видах недостаточно, так как никакой вид не может существовать вне своего местообитания. Они также указывают, что опасно делать конкретный вид индикатором качества среды обитания, так как требования к этой среде у различных видов неодинаковы. Мы можем решить задачу сохранения индикаторного вида, не сохранив при этом все его местообитания.

Один из самых известных индикаторных видов — северная пятнистая сова (*Strix occidentalis*), живущая в старых лесах северо-западной части США. Сова встречается в старых лесах не только из-за обилия там разнообразной добычи, но также по необходимости устраивать гнёзда в определённых местах — главным образом на старых деревьях (Forsman et al., 1984). Однако можно предположить, что этот вид будет благополучно существовать и в нарушенных местообитаниях, поскольку близкие к северной пятнистой сове европейские виды довольно многочисленны в окультуренных лесах южной Финляндии, — в значительной степени благодаря тысячам и тысячам искусственных гнёзд, которые размещают там любители сов (Saugola, 1995). Специализированные мелкие виды могут служить более надёжными индикато-

рами, чем виды крупных размеров, которые часто оказываются генералистами. Виды-генералисты, скорее всего, выживут в ситуации, когда среда обитания нарушена настолько, что многие микроместообитания, необходимые для мелких видов-специалистов, будут утрачены.

**Модели местообитаний.** Практическая задача классификации местообитаний связана с одним из самых элементарных вопросов, который может быть задан любому экологу: «Как много подходящих местообитаний имеется на данной обширной территории для некоего вида или группы видов?». Умение правильно отвечать на этот, казалось бы, простой вопрос, часто необходимо для исследования территории, а еще чаще для рационального ее использования и для природоохранных мероприятий. Не зная, где именно находятся местообитания данного вида, невозможно осуществить эффективные мероприятия по его охране. Знание местообитаний также важно для применения критериев, разработанных Международным союзом охраны природы и естественных ресурсов (МСОП — IUCN) и используемых при оценке степени угрозы для данного вида. Некоторые из этих критериев включают распространенность местообитаний, пригодных для существования охраняемого вида, а также встречаемость близких вариантов, возникших в результате трансформации основного типа местообитания.

На данный вопрос мы, экологи, на практике даем разные ответы — от превосходных до совершенно неудовлетворительных. С одной стороны, это зависит от специфики вида и характера окружающей среды, а с другой — от размеров территории. Прогнозы на глобальном и региональном уровнях часто основаны на менее детальных подходах к выделению местообитаний, чем выделение местообитания для оценки отдельной популяции. Для больших территорий прогнозы в основном связаны с распределением вида по климатическим зонам и важнейшим типам растительности (экосистемам). Такие описания не совсем корректно называют *моделями местообитаний*. Далее я вкратце расскажу о моделях местообитаний, основанных на обзоре Джейн Элит и Марка Бургмана (Elith, Burgman, 2003).

Среди методов, перечисленных в таблице 1.4, экспертам ближе всего концепция использования местообитаний, обсуждаемая в данной книге. Так, Джереми Томас, популяционный биолог, много лет изучавший биологию одного вида, с помощью детальных наблюдений и, возможно, экспериментов научился понимать, как данный вид выбирает местообитания. Действительно, способ, который он выработал для определения требований к местообитаниям голубянки-арион, — хороший пример такого подхода (разд. 1.2). Мнение экспертов, вероятно, особенно ценно при работе на сравнительно небольших территориях, но этот метод используется и при работе с крупными регионами. Служба рыбы и дичи, занимающаяся в США изучением живой природы (USFWS, 1980), разработала полуколичественный подход, ос-

Таблица 1.4. Методы построения моделей местообитаний  
(по: Elith, Burgman, 2003)

Метод	Минимальные данные о виде
Абстрактные (концептуальные) модели, основанные на мнении экспертов	Мнение экспертов
Географические характеристики	Наличие
Климатические характеристики	Наличие
Методы многомерных связей	Наличие
Регрессионный анализ	Наличие-отсутствие
Иерархические методы [Tree-based methods]	Наличие-отсутствие
Методы изучения с помощью новых технологий	Наличие-отсутствие

нованный на показателях пригодности местообитаний. Мнение экспертов применяется для определения критически важных свойств окружающей среды, обычно представляемых в виде индекса пригодности на шкале от 0 до 1. При оценке и анализе местности множество индексов пригодности могут быть скомбинированы различными способами в зависимости от биологии вида и типа переменных, характеризующих качество среды (Elith, Burgman, 2003).

Достойными доверия «экспертами» могут послужить другие виды. Дело в том, что виды со сходными требованиями к среде обитания обычно встречаются на одной и той же территории, тогда как виды с непохожими требованиями сосуществуют значительно реже. Закономерности сосуществования различных видов на одной территории можно использовать вместо сложного набора переменных, которые определяют различные показатели среды обитания, а значит, и пространственное размещение видов. Мюнзбергова и Хербен (Münzbergová, Herben, 2004) рассмотрели пример, относящийся к пространственному распределению растений, и подошли к этой проблеме в соответствии с европейской традицией изучения растительных сообществ. Эти и подобные им методы исследования оказались наиболее эффективными при изучении сообществ с большим числом видов на сравнительно небольших территориях. Авторы обсуждают возможность использования таких методик для выявления пригодных, но незаселенных в настоящее время местообитаний, что является ключевым подходом при создании моделей метапопуляций.

*Географические характеристики* (табл. 1.4) используются для количественной оценки пространственного размещения видов. Такие данные необходимы для определения уровня угрозы исчезновения видов по меркам МСОП. При этом собственно не рассматривается характеристика местооби-

таний, поскольку распространенность видов может зависеть от различных факторов. *Климатические характеристики*, напротив, предполагают нанесение на карту данных о местообитаниях, где был обнаружен конкретный вид: высот, на которых он обитает, и климатических показателей — для построения специфического для этого вида климатического профиля (то есть характеристики распространения вида с учетом многих климатических факторов). Классифицируя каждый тип местности по признаку его климатической пригодности для данного вида, можно получить что-то вроде карты местообитаний. Климатические характеристики в настоящее время часто используются при исследовании ответных реакций популяций на изменения климата. Эти данные можно будет использовать в будущем для прогноза возможности существования популяций в различных климатических условиях. Например, Томас (Thomas et al., 2004a) изучал риск глобального вымирания видов из-за сокращающихся размеров их местообитаний с помощью моделирования климатических характеристик.

*Методы многомерных связей*, как и многомерный анализ, долгое время использовались для характеристики местообитаний посредством информации о наличии-отсутствии видов и данных об окружающей среде. В результате такого анализа выделяется набор координатных осей, представляющих собой различные линейные комбинации переменных, характеризующих окружающую среду и взятых с определенными весовыми коэффициентами. В рамках этой системы координат могут быть расположены данные по каждому виду. К сожалению, такой метод исследования требует кое-каких допущений — например, схожести реакции видов на изменения окружающей среды и одинаковость экологических амплитуд разных видов (Austin, 2002). Но эти допущения, скорее всего, окажутся неверными для большинства сообществ. Другой тип многомерных подходов, использующий только данные о наличии какого-либо фактора, — это факторный анализ экологических ниш, который можно сравнить с анализом климатических характеристик, однако в нем используются другие наборы данных о местообитаниях для описания «средовой ниши» вида.

Более полное описание местообитания вида возможно, если имеется информация как о присутствии, так и об отсутствии данного вида на разных территориях. Среди *методов регрессионного анализа* с использованием данных о «присутствии — отсутствии» часто применяется *метод логистической регрессии*, который пригоден при изучении метапопуляций для определения влияния факторов окружающей среды — таких как размер локальных местообитаний, их качество и влияние на популяционный цикл (разд. 4.4). *Генерализованные линейные модели* (Generalized linear model — GLM) позволяют сходным образом моделировать различные типы данных; при этом имеются широкие возможности задавать подходящие статистические распределения данных и функциональные связи, описывающие соотношения

между ожидаемыми значениями переменных, выражающих ответные реакции популяций, и независимыми переменными, используемыми для прогноза. Кроме того, экологи применяют методы искусственного интеллекта, такие как генетические алгоритмы и нейронные сети, для того чтобы предсказать, как будет распространяться вид, исходя из параметров среды. В качестве примера можно привести исследование Рэкворти (Raxworthy et al., 2003), имевшее целью предсказать распространение разных видов хамелеонов на Мадагаскаре. Генетический алгоритм для установления правил распространения видов (Genetic Algorithm for Rule set prediction — GARP) был применён к 29 наборам данных о растительном покрове и 621 точке, где встречались хамелеоны. Интересным результатом исследования стало то, что эти модели предсказали наличие нескольких видов хамелеонов на трех территориях за пределами своих известных ареалов. При последующих полевых исследованиях эти виды в предсказанных местах найдены не были, зато ис-

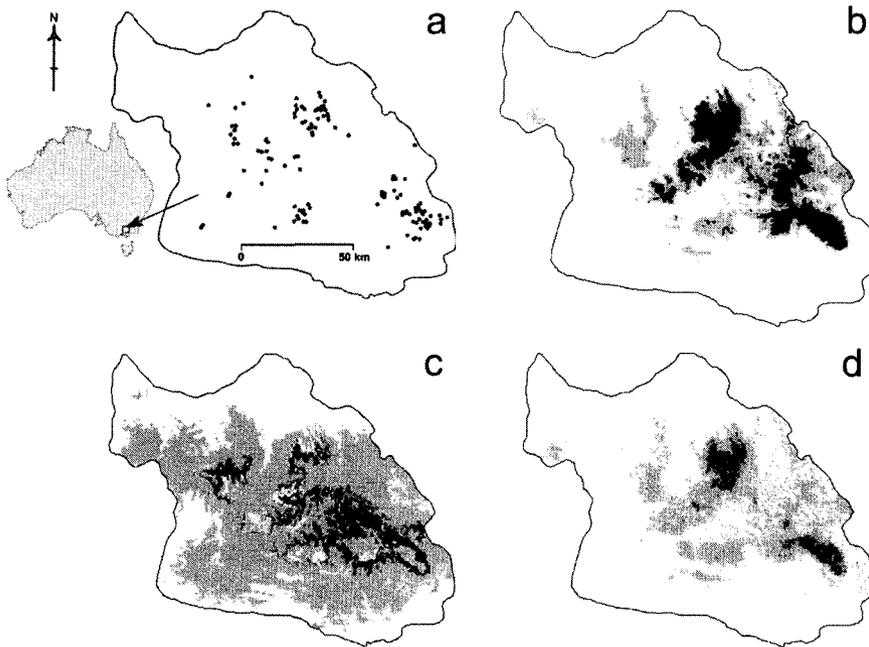


Рис.1.4. Картирование местообитаний кустарника *Leptospermum grandifolium* в штате Виктория, Австралия: (а) карта с данными полевых наблюдений; (б) карта с использованием индекса пригодности местообитания (habitat suitability index — HSI); (с) карта, построенная на основе климатических характеристик (алгоритм ANUCLIM); (д) вероятность присутствия видов на основе генетического алгоритма (Genetic Algorithm for Rule-set Production — GARP) (Elith, Burgman, 2003).

следователи обнаружили семь видов, неизвестных науке. Возможно, эти виды были экологически схожи с теми, для которых составлялась модель, а значит, модели всё-таки правильно определили наличие рассматриваемых видов или эквивалентных им на данной территории. На рис. 1.4 в качестве примера использования этого метода приведено распространение австралийского кустарника *Leptospermum grandifolium*. Карты местообитаний, полученные с помощью GARP, сравниваются с картами, построенными при помощи двух других методов прогнозирования, а также с картой реального распространения этого кустарника в природе. Это исследование, проведенное Дж. Элит и М.А. Бургманом (Elith, Burgman, 2003), позволило авторам дать формальные оценки степени доверия, с которой надо подходить к прогнозам.

Все вышеперечисленные модели предполагают, что распространение видов статично и что рассматриваемые виды действительно встречаются там, где им «следует быть» исходя из их требований к окружающей среде (местообитаниям). Такие допущения более оправданы для больших территорий, а также для широко распространенных видов, чьи требования к окружающей среде можно адекватно описать с помощью многочисленных привычных параметров. Однако предположение о статичности распространения видов противоречит классической концепции метапопуляции. В основе этой концепции лежат два фундаментальных положения: 1) не все подходящие местообитания постоянно заселены; 2) вид не сможет существовать в местообитании, которое слишком мало, или разделено на изолированные фрагменты (разд. 4.4).

Например, небольшие изолированные участки могут долго оставаться незаселенными, несмотря на высокое качество этих местообитаний. Применение статичных моделей к видам, имеющим популяционную динамику типа источники-стоки, приведет к неточным или неправильным выводам. Эти проблемы особенно актуальны при работе на небольших участках, но менее значимы при работе на обширных территориях. Однако при работе на обширных территориях появляются проблемы практического характера, связанные с измерением многих характеристик окружающей среды. В этих случаях приходится использовать только те данные, которые нанесены на карты, а также получены с помощью аэрофотосъемок или космических спутников. Множество данных такого рода было получено, когда пытались определить качество лесов Финляндии; эти данные могут быть использованы для характеристики распространения многих видов, — скажем, для находящегося под угрозой вымирания трёхпалого дятла (*Picoides tridactylus*) (Pakkala et al., 2002). Но примерно четверть всех видов, обитающих в бореальных лесах, зависит от наличия разлагающейся древесины. В основном, это стволы упавших деревьев (разд. 1.3), которые, к сожалению, нельзя нанести на карту при помощи снимков со спутника. Следовательно, описание качества

лесных участков, необходимого этим видам, не может быть адекватным для очень больших территорий.

### 1.3. Фрагментированные ландшафты

Результатом изучения требований видов, проявляющихся при выборе местообитаний, часто бывает их иерархическое описание, как было показано в предыдущем разделе на примере жука-трухляка *Pytho kolwensis*. Но мы перечислили не все трудности, возникающие при изучении отношения видов к существующим местообитаниям. Еще одна проблема заключается в том, что на всех уровнях иерархии пространственное распределение конкретных экологических факторов неравномерно. Иначе говоря, местообитания пространственно структурированы. Это показывает классификация Т.Р. Саутвуда (Southwood, 1977), описанная в предыдущем разделе. Пространственная структурированность существенно влияет на использование местообитаний индивидуумами и популяциями.

Ландшафтная экология представляет собой раздел экологии, посвященный пространственной структуре ландшафтов, — следовательно, и местообитаний. Она обычно рассматривает окружающий мир с позиции человека и крупных животных, а ландшафтная структура описывается в понятиях, относящихся к основным местообитаниям этих видов — леса, озера, сенокосные увлажненные луга, городские районы, реки, дороги и т.д. В разделе 1.5 мы увидим, что у многих других видов отношения с окружающим миром иные, так как их распространение определяется не столько макрорестообитаниями, сколько огромным количеством разнообразных микрорестообитаний, таких как навоз, падаль, гниющие стволы деревьев и т.п.

На микрорестообитаниях, размер которых колеблется от нескольких метров до десятков метров, внимание сосредоточено еще и потому, что техника дистанционного зондирования способна давать полезную информацию именно в этом масштабе. В таком подходе, конечно, нет ничего плохого. Это, в конце концов, именно тот масштаб, который для нас наиболее важен. Только нужно отдавать себе отчет в том, что наше восприятие окружающего мира может отличаться от восприятия многих других живых организмов.

При любом произвольно взятом масштабе можно обнаружить, что все ландшафты фрагментированы благодаря воздействию множества разных факторов. Ландшафтные экологи описывают структуру ландшафтов с помощью огромного количества переменных, которые, как считается, призваны выражать существенные особенности ландшафтной структуры и ее изменчивость в пространстве и времени. В таблице 1.5 приводится обзор исполь-

зуемых переменных, описанных в недавно вышедшем учебнике по ландшафтной экологии (Turner et al., 2001).

Но прежде чем вычислять значение любого из этих показателей, следует определиться с классификацией местообитаний, часто называемых в литературе по ландшафтной экологии типами земного покрова. Пользоваться классификацией, важной для определенного вида, населяющего ландшафт, весьма непросто. Способы, основанные на оценке разных участков и приведенные в табл. 1.5, отличаются тем, что при их использовании сначала следует выделить отдельные местообитания, и это нетрудно сделать для некоторых видов и ландшафтов (см. ниже «Сильно фрагментированные ландшафты»), но в других случаях такой подход приводит к более или менее произвольным выводам. Дело в том, что данная процедура связана с множеством вариантов разумных (и, возможно, неразумных) измерений, используемых в ландшафтной экологии. Неудивительно, что анализ структуры ландшафтов превратился в самостоятельное направление исследований.

Таблица 1.5. Способы количественного анализа ландшафтной структуры (Turner et al., 2001)

---

#### **Показатели структуры ландшафта**

Доля определенных типов местообитаний

Относительное богатство, т.е. отношение наблюдаемого числа типов местообитаний к их максимальному количеству

Разнообразие типов местообитаний

Взаимосвязь различных элементов ландшафта

#### **Показатели пространственной конфигурации: взаимовлияние**

Вероятность соседства местообитаний разного типа

Взаимовлияние (агрегация определённых типов местообитаний)

#### **Показатели пространственной конфигурации: характеристики участков**

Площадь участка и периметр

Взаимосвязи (много разных измерений)

Измерение сходства

Усредненный размер участка

#### **Фракталы\***

---

\* фракталы — геометрическая форма, которая может быть разбита на отдельные части, приближённо представляющие собой уменьшенную копию целого. Этот термин (от латинского fractus) был предложен в 1975 г. математиком Бенуа Мандельбротом (Benoit Mandelbrot). Фракталы описывают такие объекты реального мира как горы, очертания берегов, облака и т.д. — Прим. пер.

Рассматривая ландшафт с позиции какого-либо вида с определенными требованиями к местообитанию, можно разделить все местообитания на 2 группы: а) подходящие для размножения данного вида, б) все прочие, часто называемые ландшафтным матриксом. Утрата местообитания уменьшает площадь подходящей для размножения данного вида территории и увеличивает площадь матрикса. С точки зрения конкретного вида ландшафтный матрикс необходим, поскольку отдельные особи проводят часть своей жизни в матриксе. Это происходит, когда особи по той или иной причине эмигрируют из своего исходного местообитания в поисках другого подходящего местообитания. Как было установлено Т. Рикеттсом в случае с сообществом бабочек Северной Америки (Ricketts, 2001), различные типы ландшафтного матрикса в разной степени затрудняют миграции. Продолжительность миграции увеличивает вероятность того, что особь погибнет прежде, чем доберется до другого подходящего местообитания, а для некоторых типов матрикса смертность вообще может быть повышенной (Clobert et al., 2004).

Ожидая свободного места в подходящем местообитании, не размножающиеся особи могут проводить часть своей жизни в матриксе, который бывает вполне пригодным для выживания, но не для размножения, как было показано на классическом примере большой синицы (Krebs, 1971). Считается, что качество ландшафтного матрикса — решающий фактор для выживания многих видов в ландшафтах, изменённых человеком. Мы вернёмся к этой проблеме в главе 4.

**Сильно фрагментированные ландшафты.** Ландшафт называется сильно фрагментированным, когда лишь небольшая часть его площади принадлежит к типу или типам местообитаний, подходящим для размножения данного вида, причем эти участки сравнительно малы и разрозненны. Ландшафт может быть сильно фрагментированным по естественным причинам, или потому, что из-за деятельности людей непрерывные местообитания превратились во фрагментированные. Большинство микроместообитаний являются сильно фрагментированными (разд. 1.5) — за исключением, может быть, некоторых почвенных. Но многие макроместообитания также оказываются сильно фрагментированными, и степень их фрагментации неизбежно будет возрастать по мере усовершенствования приемов типизации местообитаний. Например, участки лиственного леса нетипичны для многих бореальных лесных ландшафтов и представляют собой более или менее четко выделяемые участки, в зависимости от того, какой рассматривается вид. Человек существенно меняет характер местообитания, — например, при расчистке леса. Характерно, что уменьшение общей площади местообитания сопровождается увеличением степени его фрагментации: сохранившиеся местообитания встречаются в виде все более мелких и изолированных фрагмен-

тов. Следовательно, землепользование обычно ведёт к дальнейшей фрагментации ландшафта. В самом деле, многие местообитания в густонаселённых регионах мира уже могут быть отнесены к категории сильно фрагментированных.

Сильная фрагментация ландшафтов воздействует на пространственную структуру и динамику популяций и, в конечном счёте, на выживание видов. Небольшие фрагменты местообитания могут вмещать только немногочисленные локальные популяции, которые быстро утрачивают генетическое разнообразие и находятся под угрозой вымирания. Поэтому многие виды, обитающие в сильно фрагментированных ландшафтах, могут выживать только как метапопуляции, т.е. в виде локальных популяций, населяющих сети фрагментов местообитаний. В главах 3 и 4 рассматривается влияние последствий утраты и фрагментации местообитаний на динамику численности вида в свете метапопуляционной теории. Кроме факторов, обуславливающих угрозу вымирания локальных популяций во фрагментах местообитания, особое значение приобретает миграция между фрагментами, — она необходима для возникновения новых локальных популяций, заменяющих вымершие.

Является ли данный ландшафт сильно фрагментированным или нет, зависит не только от структуры ландшафта, но также от биологии вида, особенно же от скорости и от расстояний, на которые особи этого вида способны передвигаться. В связи с этим возникло применяемое экологами понятие «зернистости». По Р. Левинсу (Levins, 1968) оно позволяет провести аналогию с размерами участков местообитаний. Если данные участки достаточно велики, чтобы особь провела на одном из них всю свою жизнь, среда называется крупнозернистой. Если же такие участки достаточно малы, и особям приходится мигрировать с одного участка на другой, среда обозначается как мелкозернистая.

Таким образом, фрагментированный лесной ландшафт — крупнозернистый для многих насекомых и мелких млекопитающих, в то же время он может быть мелкозернистым для большинства видов птиц и крупных млекопитающих. Как правило, мелкие виды скорее воспринимают данный ландшафт как крупнозернистый, чем крупные виды. У последних часто наблюдаются непрерывные (хотя и имеющие низкую плотность) популяции, тогда как пространственное распределение многих мелких видов нередко весьма фрагментарно. Одним из осложняющих факторов является то обстоятельство, что зернистость среды может быть разной на различных стадиях развития одного вида. Так, у многих насекомых очень мобильны взрослые особи, но весьма малоподвижны личинки, которые обживают ту же самую среду совершенно по-другому.

Последствия утраты местообитания и его фрагментации будут разными для видов, воспринимающих данный ландшафт как крупнозернистый, и для

видов, воспринимающих его как мелкозернистый. Например, в метасообществе, которое связано с бабочкой шашечницей обыкновенной, обитающей на Аландских островах (см. разд. 1.1), один специализированный паразитоид — мелкое перепончатокрылые из семейства браконид — воспринимает фрагментированный ландшафт как крупнозернистый. Этот вид демонстрирует классическую метапопуляционную структуру, подобную структуре бабочки-хозяина (van Nouhuys, Hanski, 2002, 2004), и отличается развитой пространственной генетической неоднородностью (Kankare et al., 2005). Напротив, другой специализированный паразитоид, крупный наездник-ихневмонида, занимает широкий спектр биотопов (van Nouhuys, Hanski, 2002), обладает относительно непрерывной популяционной структурой и не отличается пространственным генетическим разнообразием в том же самом фрагментированном ландшафте. Неудивительно, что для первого вида последствия фрагментации местообитания гораздо серьезнее, чем для второго (Lei, Hanski, 1998).

Было бы интересно графически изобразить количество пригодных местообитаний для многовидового сообщества в том или ином ландшафте. У нас нет необходимых данных для построения такого графика, но я подозреваю, что зависимость числа видов от количества подходящих местообитаний, для которых вычисляют заданную долю площади ландшафта, часто бимодальна, как показано на рис. 1.5. А если это так, то два максимума кривой соответствовали бы двум группам видов. Для первой группы ландшафт



Рис.1.5. Количество видов, связанных с определенным местообитанием, в зависимости от доли площади ландшафта, занимаемой этим местообитанием. Гипотетическое частотное распределение (Ориг.).

оказывается сильно фрагментированным, и многие виды ограничены определенными микроместообитаниями. Напротив, вторая группа состоит из менее специализированных видов, которые встречаются во всех или в большинстве макроместообитаний, имеющих в пределах данного ландшафта.

Если бы для этого были данные, то можно было бы построить еще одну кривую, показывающую долю подходящих местообитаний, заселенных каждым видом. Важной задачей экологии метапопуляций является прогноз величины этой доли. И не следует особенно удивляться теоретическим умозаключениям (глава 3) о том, что доля заселенных видов местообитаний будет, как правило, тем ниже, чем более они фрагментированы. Причина состоит в трудностях, с которыми сталкиваются разрозненные особи при обнаружении подходящих незанятых местообитаний. Такие местообитания разбросаны в виде небольших участков, и существует повышенная опасность вымирания на них конкретных видов. Это особенно относится к крупным и относительно крупным видам, способным к широкому распространению.

Когда мы обратимся к микроорганизмам, ситуация может оказаться совсем другой. Эти виды обладают огромной численностью и исключительной способностью к пассивному распространению, — следовательно, большинство видов большую часть времени фактически присутствует всюду, где есть подходящие для них местообитания. Например, Финли и Кларк (Finlay, Clarke 1999) обнаружили 80% всех известных видов рода жгутиковых *Paraphysomonas* в маленькой (0,1 см<sup>2</sup>) пробе илистых отложений, взятых из английского пруда. Это итог 700-часовых исследований с использованием электронного микроскопа! Финли и Фенкел (Finlay, Fenchel, 2004) показали, что виды эукариот длиной менее 1 мм склонны к космополитизму и поэтому не обладают биогеографическими характеристиками и особенностями метапопуляционной экологии, какими обладают более крупные организмы (см. рис. 3.3). Это также означает, что данным видам вряд ли угрожает утрата местообитания или его фрагментация.

**Границы местообитаний и экотоны.** Разграничительная линия, разделяющая два разных типа сообществ, представляет собой особого рода «пограничное местообитание», обычно называемое *экотоном*. Экотоны часто оказываются благоприятным местообитанием для многих видов. Наиболее очевидным примером служит граница между водой и сушей, вдоль которой протянулись характерные прибрежные местообитания. Причина, по которой во многих пограничных местообитаниях существуют богатые разнообразными видами сообщества растений и животных, заключается в том, что здесь на относительно небольшой территории постепенно меняются экологические условия. Столь разнообразные пограничные местообитания находятся под угрозой исчезновения так же, как и обычные местообитания. Измененные человеком ландшафты, похоже, имеют гораздо более четкие гра-

ницы местообитаний, чем природные, вплоть до того, что характерные особенности пограничных местообитаний полностью утрачиваются.

Экотоны способствуют перемещению отдельных особей видов-специалистов между пригодными для них местообитаниями. Л. Райс и Д.М. Дебински (Ries, Debinski, 2001), изучавшие чешуекрылых в прериях штата Айова (США), приводят два показательных примера. Бабочка перламутровка королевская (*Speyeria idalia*) — типичный вид-специалист, характерный для прерий. Он отчетливо реагировал на пограничные местообитания. Этот вид очень неохотно пересекал пограничную линию и быстро возвращался назад, если ему случалось ее пересечь. Напротив, бабочка-монарх (*Danaus plexippus*), вид-генералист, четко реагировал только на границы, маркированные лесополосами, и не возвращался обратно, если линия оказывалась пересеченной.

Еще один пример с бабочкой-шашечницей (*Euphydryas editha*), описанный М. Сингером и И. Хански (Singer, Hanski, 2004), показывает, что наблюдается различная реакция особей одного и того же вида на пересечение пограничной линии между местообитаниями, — следовательно, есть материал для естественного отбора, который может привести к эволюционным изменениям. Особи этого вида шашечниц из двух хорошо изученных калифорнийских популяций, — населяющие луга у Джаспер Ридж под Стэнфордом и обитающие в чапарале (кустарниковых зарослях), — по-разному реагировали на преграды. Шашечницы из первой популяции избегали участков с высокой травой, которые были непригодны для развития вида. В то же время бабочки из чапарала не останавливались даже перед трехметровой преградой. Эксперимент по переселению бабочек подтвердил, что особи шашечниц из этих двух популяций действительно по-разному реагировали на границы местообитаний (Gilbert, Singer, 1973).

Границы местообитаний могут направлять перемещения особей. В 1980-е гг. я со своими студентами изучал миграции землероек и других мелких млекопитающих с материка на озерные острова. Мы обнаружили, как и ожидалось, что на островки и острова, расположенные дальше от береговой линии, проникало меньше мигрантов, чем на островки и острова, расположенные ближе к береговой линии. Но мы также обнаружили, что на островки, расположенные рядом с небольшими мысами, проникало значительно больше мигрантов, чем на сходные островки, расположенные напротив прямой береговой линии (Hanski, Peltonen, 1988). Наша интерпретация этих данных заключалась в том, что мигрирующие мелкие млекопитающие, попадающие на береговую линию, часто начинали идти по ней в определенном направлении и не поворачивали назад. А если они оказывались на оконечности даже небольшого полуострова, то, вероятно, входили в воду, а не возвращались туда, откуда пришли. Предположительно, такое поведение способствует перемещению особей по узким коридорам из одного подходящего местообитания в другое (разд. 3.5).

## 1.4. Связность и непрерывность

Я начинаю этот раздел с краткого описания моих собственных научных интересов и того, какое они имеют отношение к концепциям, обсуждающимся в этой и последующих главах. Большинство моих теоретических и практических исследований связаны с биологией видов, населяющих сильно фрагментированные ландшафты. Важная особенность таких видов — это их способность к миграции между различными участками местообитаний, благодаря чему образуются связи между локальными популяциями, обитающими на этих участках. Миграция позволяет возникать новым популяциям, что компенсирует вымирания, неизбежно происходящие на небольших участках, но миграция также имеет много других экологических, генетических, эволюционных последствий.

На уровень миграций в метапопуляциях воздействуют многие факторы (см., напр., обзоры Hanski, 1999; Ronce, Oliveri 2004 и некоторые главы у Clodert et al., 2004). Но пространственная и временная изменчивость окружающей среды, влияющая на приспособленность видов, вероятно, служит решающим фактором. Как и сами метапопуляции, миграции пространственно структурированы в зависимости от различной плотности мигрантов в ландшафтном матриксе поскольку особи, как правило, обладают ограниченными способностями к перемещению. В связи с этим за определенный период времени на некоторые участки местообитания проникает больше мигрантов, чем на другие. Иными словами, существуют различия в пространственной *связности* участков местообитаний с популяциями, которые служат источниками миграции. С течением времени и изменением потоков мигрантов связность участков местообитания меняется. Эти изменения весьма вероятны, поскольку численность популяций непостоянна, и некоторые популяции даже могут совсем исчезнуть, а новые — появиться.

Чтобы описать и предсказать динамику метапопуляций во фрагментированном ландшафте, важно должным образом определить связность участков местообитаний. И, наоборот, если мы хотим эмпирически доказать, что некий вид имеет метапопуляционную структуру и проявляет соответствующую динамику во фрагментированном ландшафте, — мы должны продемонстрировать, что изменения уровня связности между участками местообитания влияют на заселенность участков, плотность популяций, скорость колонизации и т.д. Для этих целей нам необходима практически применимая мера связности. Однако эта мера должна быть биологически обоснована, то есть должна соответствовать ожидаемому потоку иммигрантов на рассматриваемый нами локальный участок местообитания.

Простую меру, удовлетворяющую этим требованиям, можно вывести следующим образом. Рассмотрим один определенный участок местообитания

в системе множества участков, обозначенный буквой  $i$ . Естественно ожидать, что поток иммигрантов на участок  $i$  возрастет с увеличением количества и размеров популяций, из которых происходит миграция, — потому что из крупных популяций мигрирует больше особей, чем из мелких, — а также с уменьшением расстояния этих популяций от участка (поскольку миграция зависит от расстояния). Следующая формула определяет степень связности участка  $i$ , которая удовлетворяет приведенным выше требованиям (Hanski, 1994):

$$S_i = \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) N_j \quad (1.1.)$$

В этой формуле  $d_{ij}$  — расстояние между двумя участками  $j$  и  $i$ ,  $1/\alpha$  — среднее расстояние миграции, если расстояния миграции распределены экспоненциально, а  $N_j$  — численность популяции-источника  $j$ . Практический недостаток этого метода состоит в том, что его применение требует знания численностей всех рассматриваемых местных популяций. При отсутствии такой информации единственный выход — вместо численности популяции использовать площадь участка  $A_j$  местообитания  $j$  умноженную на величину  $p_j$ , которая равна 1, если участок заселен, и 0, если участок  $j$  не заселен:

$$S_i = \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) p_j A_j \quad (1.2.)$$

Это изменение основано на упрощающем допущении, что популяции на заселенных участках имеют постоянную плотность, и их численности пропорциональны площадям участков. Информация о наличии-отсутствии (значения  $p_j$ ) совершенно необходима, потому что с незаселенных участков миграции не происходит, но эту информацию получить легче, чем оценить реальную численность популяций. Чтобы сделать эту формулу несколько более гибкой, мы можем возвести площади участка в степень  $\zeta_{em}$ , чтобы уровень эмиграции зависел от площади участка нелинейно. Это может оказаться полезным, потому что часто ожидаемые численности популяций растут медленнее, чем площади участков (плотность снижается при увеличении площади участка), и вероятность миграции в пересчете на единицу может понизиться при увеличении площади участка. Эти результаты можно приближенно смоделировать возведением в степень  $\zeta_{em}$ . Скорость иммиграции часто имеет тенденцию к увеличению с ростом площади принимающего мигрантов участка  $i$ , — следовательно, мы, возможно, захотим умножить степень связности на  $A_i^{\zeta_{em}}$ , где  $\zeta_{em}$  — масштабный коэффициент для иммиграции (Moilanen, Nieminen, 2002). С этими поправками наша формула изменения связности приобретает следующий вид:

$$S_i = A_i^{\zeta_{em}} \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) p_j A_j^{\zeta_{em}} \quad (1.3)$$

Член  $\exp(-\alpha d_{ij})$ , называемый ядром миграции, может быть заменен каким-то другим, если экспоненциальное распределение не считается удовлетворительным, но вряд ли точная форма миграционного ядра будет решающей для определения относительной связности участков, образующих сеть. Приведенные выше способы определения связности часто называются *моделью функции заселенности* (Incidence Function Model — IFM), поскольку уравнение 1.2 было первым введено в контекст метапопуляционной модели функции заселенности (Hanski, 1994). Примечательно, что при использовании этого метода определения площади участков и их связности (расстояний между ними), последние два параметра являются свойствами ландшафта, в то время как масштабные коэффициенты  $\zeta_{im}$  и  $\zeta_{em}$ , а также  $\alpha$  — зависят от свойств видов. Связность может быть определена, как эвклидово расстояние, отделяющее два участка, или может быть некой мерой удаленности, учитывающей, насколько легко особь может переместиться с участка  $j$  на участок  $i$  через находящиеся между ними матричные элементы ландшафта. Как лучше на практике рассчитать такое скорректированное расстояние, подробно было исследовано А. Моиланеном и И. Хански (Moilanen, Hanski, 1998).

В большинстве опубликованных исследований, в которых рассматривались экологические последствия связности местообитаний для популяций, вышеуказанный метод её определения не применялся, но использовался гораздо более простой способ — определение расстояния до ближайшей популяции или до ближайшего участка местообитания. Этот подход нельзя считать удачным, потому что расстояние до ближайшей популяции или ближайшего участка местообитания вряд ли будет хорошей мерой: дело в том, что в реальных ландшафтах особи, таким образом, не перемещаются, и наличие или отсутствие других популяций-источников чуть дальше, чем ближайшая популяция, может оказаться весьма существенным.

А. Моиланен и М. Нейминен (Moilanen, Nieminen, 2002) исследовали результаты, полученные при помощи различных способов определения связности. Эти результаты были взяты из 74 статей, опубликованных в ведущих журналах в период с 1998 по 2000 г. В 28 исследованиях расстояние до ближайшего соседа использовалось как способ определения влияния связности на численность, на результаты колонизации или на заселенность участка, в 9 исследованиях заметного эффекта обнаружено не было. Напротив, в 30 исследованиях, в которых применялись метод IFM или буферный метод (объясняемый ниже), воздействие связности было значительным в 29 случаях и незначительным только в одном. Различия в выводах исследований, использовавших разные методы, статистически значимы (Moilanen, Nieminen, 2002), — следовательно, на выводы о роли связности в метапопуляционной динамике оказывают влияние методы, применяемые для её определения.

На рис. 1.6 приведены данные из публикации А. Моиланена и М. Нейминена (Moilanen, Nieminen, 2002), полученные при изучении обыкновенной

шашечницы (*Melitaea cinxia*). В этом исследовании применялись три метода определения связности местообитаний. Результативность разных методов сравнивается посредством статистического анализа эффекта связности, который оценивался по величине  $\alpha$ , параметру экспоненциальной функции, определяющему влияние расстояния на миграцию. В случае определения по ближайшему соседу величина  $\alpha$  не важна. Третий способ на рис. 1.6 называется буферным, при его использовании суммируются возможные мигранты из всех потенциальных популяций, находящихся до критического расстояния  $r$ . В примере, рассмотренном на рис. 1.6, масштабные коэффициенты  $\zeta_{em}$  и  $\zeta_{im}$  равнялись нулю, — следовательно, площади участков не принимались во внимание. Величина  $r$  равна  $1/\alpha$ , что соответствует средним расстояниям миграции в экспоненциальном распределении с параметром  $\alpha$ . Результаты показывают, что метод IFM и буферный метод работают лучше всего, когда значение  $\alpha$ , использованное в расчетах, было близко фактическому значению, полученному экспериментально (здесь  $\alpha = 0$ ). Однако метод

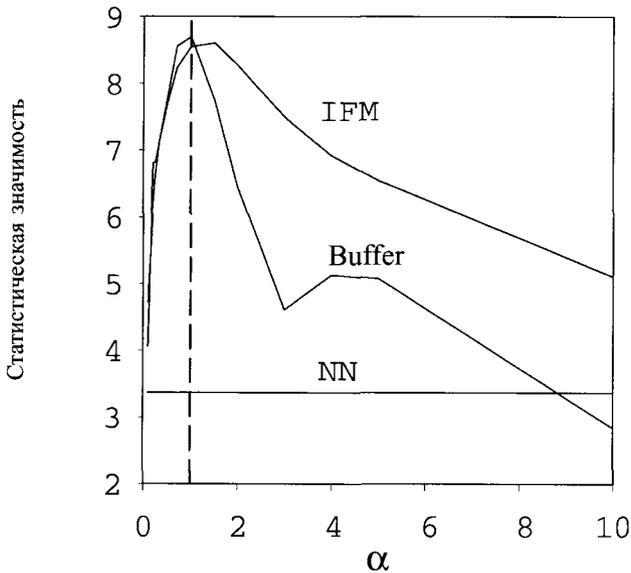


Рис. 1.6. Сравнение статистической значимости трех методов определения связности местообитаний, примененных к одним и тем же данным по распространению бабочки шашечницы обыкновенной (*Melitaea cinxia*), относительно величины параметра  $\alpha$  ( $1/\alpha$  — среднее расстояние миграции). Сравниваются методы (см. объяснение в тексте): метод IFM, буферный метод (Buffer), метод ближайшего соседа (NN). Результативность определялась соотношением коэффициента эффекта связности к его среднеквадратической ошибке (в логистической регрессии) (из: Moilanen, Nieminen, 2002).

IFM значительно менее точен по отношению к величине этого параметра, чем буферный метод. Из последующего анализа (Moilanen, Nieminen, 2002) следует, что метод IFM работает довольно хорошо даже при отсутствии значительного количества информации о популяциях в сети. В итоге мы можем констатировать, что все еще распространенная практика использования метода расстояния до ближайшего соседа при характеристике популяционной связности неоправданна и, похоже, приводит к недооценке ее значения исследователями. Есть и другие соображения, которые удерживают нас от далеко идущих выводов, основанных на практических исследованиях, не обнаруживающих влияния связности (Раздел 4.6).

**Метапопуляционная емкость.** Часто в одни и те же концепции в разных дисциплинах вкладывается различный смысл, что может привести к значительной путанице. Пример тому — связность. В экологии метапопуляций связность употребляется в значении, описанном выше, отражая ожидаемый уровень иммиграции на определенный участок местообитания. Однако связность — это специфическая особенность участка или населяющей его локальной популяции, и разные участки имеют разную степень связности.

Напротив, в ландшафтной экологии связность обычно определяется как свойство всего ландшафта. М. Турнер с соавторами (Turner et al., 2001) определяли связность как «пространственную непрерывность местообитания или растительного покрова в ландшафте». Таким образом, вместо того, чтобы задаваться вопросом о количестве мигрантов, которые смогут попасть на локальный изолированный участок местообитания, в ландшафтной экологии ставится вопрос о способности особей перемещаться по ландшафту. Это можно продемонстрировать при помощи ячеек, расположенных в виде правильной решетки и символизирующих подходящее местообитание для видов в ландшафте. Изначально рассмотрим ситуацию, когда все ячейки в решетке представляют подходящие местообитания, а затем приступим к обозначению произвольно выбранных ячеек, как неприемлемых для обитания, и условимся, что особи не могут перемещаться по таким ячейкам, не являющимися местообитаниями. Особи могут перемещаться по решетке с одного края на другой, если они найдут дорожку среди ячеек, которые являются местообитаниями. Ясно, что чем больше ячеек, которые не оказались местообитаниями, тем труднее становится пересечь такую решетку. В определенном момент при разрушении местообитания связность в том значении, как ее понимает ландшафтная экология, утрачивается. При произвольной утрате ячеек, пригодных для обитания, их критическая пропорция, допускающая передвижения по всей решетке, составляет около 0,6 (Schroeder, 1991). Этот расчет основан на том, что перемещение мигрирующих особей ограничивается только четырьмя ближайшими соседними ячейками. Пороговое значение будет меньше, если особи смогут перемещаться далее четырех

ближайших соседних клеток, и пороговое значение будет другим при неслучайном размещении ячеек, непригодных для обитания.

Несколько лет назад, когда мы обменивались научными статьями с нашими коллегами — ландшафтными экологами, они спрашивали о сравнительных достоинствах двух концепций связности (Tischendorf, Fahrig, 2000; Moilanen, Hanski, 2001). Мы должны были с самого начала ясно показать, что речь идет о двух разных проблемах. В метапопуляционной экологии ключевой вопрос: «Может ли вид продолжать существовать во фрагментированном ландшафте, несмотря на локальное вымирание?»

Для ответа на этот вопрос оценивается уровень связности участков и популяций, необходимый для поддержания уровня колонизации определенных участков или для спасения небольших популяций с помощью иммиграции. В ландшафтной экологии особый интерес вызывает перемещение особей внутри ландшафта, и вопрос заключается в том, как структура ландшафта способствует таким перемещениям, или как затрудняет их.

Однако даже если мы знаем, насколько легко особи могут перемещаться в данном ландшафте, этого еще недостаточно для ответа на вопрос: «Сможет ли данный ландшафт поддерживать жизнестойкую метапопуляцию?» Чтобы ответить на этот вопрос, надо также знать, насколько быстро могут размножаться особи, достаточна ли скорость воспроизводства для того, чтобы плотность популяции возросла, начиная от самых низких её значений, и как перемещение, вымирание и т.д. влияют на общую скорость роста популяции. И, наоборот, констатация факта, что особи не могут перемещаться по ландшафту, еще недостаточна для вывода о нежизнеспособности метапопуляции. Метапопуляция может спокойно и долго существовать, занимая какую-то часть обширного ландшафта, даже если особи не могут перемещаться по всему ландшафту.

Мы вернемся к этим вопросам в главе 3, где я описываю метапопуляционную теорию для фрагментированных ландшафтов. Далее я расскажу о другом способе изучения структуры ландшафта, основанном на специфических для данных участков показателях связности, которые могут удовлетворить интересы экологов, если им необходимо измерить связность на уровне ландшафта. Для простоты исчисления давайте предположим, что коэффициенты  $\zeta_{im}$  и  $\zeta_{em}$  в формуле (1.3) равняются единице, а риск вымирания обратно пропорционален уровню фрагментации этой местности (Hanski, 1994; Hanski, Ovaskainen 2000). Я расцениваю *потенциал расселения* популяции в связи с ожидаемой продолжительностью её существования и связностью. Это определено в формуле (1.2) для ситуации, когда все фрагментированные участки заселены (все  $p_i = 1$ ) (Hanski, 1998a).

Дело в том, что чем дольше существует популяция и чем больше её связность, тем большую роль будет играть данная популяция в суммарной дина-

мике развития метапопуляции. Учитывая наше допущение, что риск вымирания на данной местности напрямую зависит от степени ее фрагментации, ожидаемая продолжительность жизни популяции (обратно пропорциональная риску вымирания) пропорциональна площади участков, и, следовательно, потенциал расселения на участок  $i$  определяется  $S_i A_i$ , который для простоты я обозначил через  $R_i$ . Чисто интуитивно можно определить, что некий средний показатель потенциала расселения для данной территории будет существенным при определении емкости ландшафта и возможности поддерживать жизнеспособность метапопуляции. В этом-то всё и дело. Теория (Ovaskainen, Hanski, 2001) говорит о том, что показатель связности на уровне ландшафта, который мы называли *емкостью метапопуляции* фрагментированного ландшафта, приблизительно определяется взвешенным средним значением специфического для данной местности потенциала расселения:

$$\text{Емкость метапопуляции} = \frac{\sum R_i^2}{\sum R_i} \quad (1.4)$$

Математически емкость метапопуляций расценивается как основная характеристика для соответствующего ландшафтного матрикса (Раздел 4.4), но приведённая выше формула (1.4) даёт хорошее приближенное значение и помогает интуитивно осмыслить факторы, делающие ту или иную среду более благоприятной для данного вида. Таким образом, емкость метапопуляций определённого ландшафта повышается с увеличением подходящих местообитаний и с повышением связности участков. Это особенно четко проявляется, если большие участки рассматриваемой местности имеют между собой устойчивые связи (вспомните, что  $R_i = S_i A_i$ ), что приводит к большим различиям в величинах  $R_i$  (правая сторона формулы 1.4 может быть записана в следующем виде:  $\bar{R} + \text{var}(R)/\bar{R}$ ).

Для групп неоднородных фрагментированных участков местообитания показатель емкости метапопуляции может быть очень близко аппроксимирован средним значением связности участков. На рисунке 1.7 приводится сравнение трех способов измерения связности на уровне ландшафта: а) емкость метапопуляций, б) средняя связность отдельных участков, в) суммарная площадь этих участков. Сравнение проводится на основе эмпирических данных, полученных для многих наполовину автономных скоплений обитаемых участков обыкновенной шашечницы (*Melitaea cinxia*) на Аландских островах (об этом подробнее написано во вступлении к главе 3). Емкость метапопуляции, несомненно, положительно коррелирует как с суммарной территорией местообитания, так и со средней связностью местообитаний, но более всего с последней. Очень важно, что точные значения емкости метапопуляций как характеристики ландшафта могут быть получены теоретически (разд. 4.4). Она зависит от таких реальных факторов, необходимых

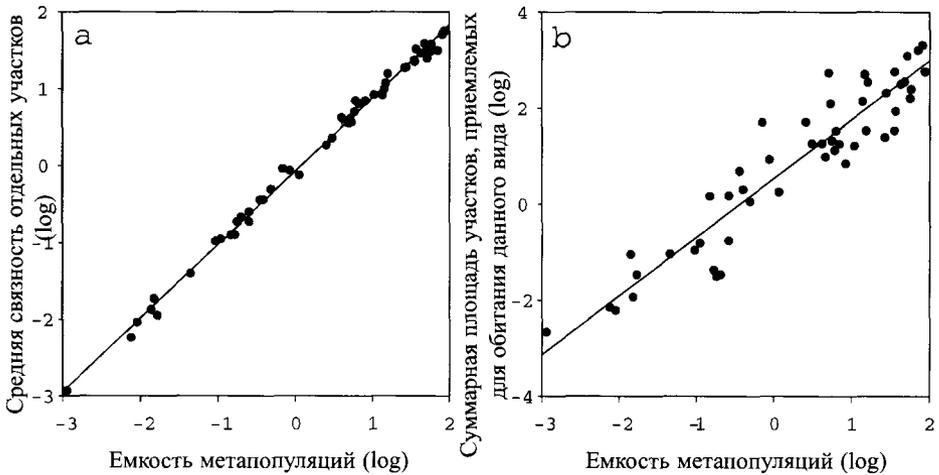


Рис. 1.7. Сравнение различных методов изучения структуры ландшафта для многих относительно независимых участков обитания бабочки шашечницы (*Melitaea cinxia*) на Аландских островах в Финляндии (Hanski, 1999; Nieminen et al., 2004). Расчеты выполнены с учетом данных О. Оваскайнена и И. Хански (Ovaskainen, Hanski, 2003a). (Ориг.).

для долговременного выживания метапопуляции, как суммарная площадь местообитания, пригодного для данного вида, и пространственная конфигурация фрагментированных участков местообитания. Примеры применения на практике данных методов описаны в разделе 4.5.

**Непрерывность (целостность) местообитаний.** Некоторые локальные местообитания — более или менее неизменная часть ландшафта, тогда как другие меняются с течением времени. Изменения качества этих участков, а реально их наличие или отсутствие, может быть следствием: а) последовательных предсказуемых изменений в растительном покрове, б) случайных изменений условий окружающей среды, в) пагубного антропогенного воздействия на окружающую среду. В то время как одни участки деградируют и теряют свойства, благоприятные для существования рассматриваемых видов, возможно появление новых участков, которые могут быть заселены мигрирующими особями этих видов. Большинство микроместообитаний не способны долго существовать из-за колонизировавших их организмов (редуцентов): мертвая древесина, экскременты, разлагающиеся останки. Особей-хозяев можно рассматривать как отдельные участки местообитания паразитов.

В любом случае, не только заселение данного участка местообитания оказывается динамическим процессом, т.е. популяции, живущие на рассматриваемой местности, постепенно вымирают, а новые — появляются, но и мес-

тообитания обладают собственной динамикой. Очевидно, что метапопуляция может существовать в сети участков местообитания, обладающих собственной динамикой, только если степень заселения новых участков довольно высока, так как исчезновение отдельных участков местообитаний в статичном ландшафте ведёт к повышению доли вымирающих популяций. Но это ещё не всё. Очень важно уметь правильно оценить возможное место появления новых фрагментов местообитания. Если они появятся на некотором расстоянии от существующих популяций, уровень колонизации новых участков местообитания снизится. *Оборот местообитаний* — это частота исчезновения старых участков местообитания и появления новых, а под *непрерывностью (целостностью) местообитаний* подразумевается, насколько тесно связаны популяции новых участков с популяциями, обитающими на старых участках. Если целостность высока (новые участки появляются неподалёку от старых), то оборот местообитания не создаёт никаких проблем для существования метапопуляций. Однако если целостность низкая, то особям будет трудно найти новые местообитания, что повлечёт за собой ухудшение условий существования и уменьшение размера метапопуляций.

Целостность местообитания можно представить как «связность» во времени, так как концепция связности, обсуждавшаяся в предыдущем разделе, относилась к пространству. Строго говоря, связность в этом смысле означает изменение доступности местообитания для вида в определённом месте с течением времени. На практике такая концепция не очень полезна, поскольку на самом деле имеет значение непрерывность или целостность участков местообитания на уровне ландшафта, а значит, приходится учитывать одновременно как временную, так и пространственную связность. В блоке 1.1 показаны термины и простые выражения, характеризующие доступность различных компонентов местообитания в пространстве и времени, которые определяют действующую концепцию целостности местообитания. Я различаю количество заселённых в настоящее время и потенциальных — незаселённых участков местообитаний, которые совместно определяют пригодность локального местообитания для длительного существования вида. Подсчитывая количество местообитаний вокруг рассматриваемого участка, необходимо различать число непосредственно соединённых (*linked*) и связанных (*connected*) местообитаний, где количество связанных местообитаний определяет связность как во времени, так и в пространстве... Эти характеристики позволяют определять планетарную целостность местообитаний как соотношение общего доступного количества среды для особей и для их потомства. Если с течением времени не наблюдается изменений в структуре фрагментированных участков, то целостность среды равна единице. Значения меньше единицы говорят либо об утрате и фрагментации местообитаний, либо — если оборот среды обитания происходил без потерь — о появлении новых местообитаний на достаточно большом расстоянии от тех, которые существовали ранее.

### Блок 1. 1. Непрерывность (целостность) местообитания

Данный блок составлен с целью более точного определения целостности местообитания и других его характеристик, связанных с их доступностью для видов, существующих в изменяющейся во времени сети этих местообитаний (Hanski, 1998a). Мы будем рассматривать особь на участке  $i$  за время  $t$ . Для данной особи доступно количество среды  $A_i$ , если предположить, что все участки настолько малы, что среда обитания внутри них является полностью доступной. Рассматривая набор таких участков на разной площади, но при неизменной плотности размещения особей, приходим к формуле, выражающей количество среды обитания, доступное для каждого индивида в отдельности (особь была рождена в рассматриваемом участке):

$$A_n = (\Sigma A_i^2) / (\Sigma A_i) = \bar{A} + \text{Var}(A) / \bar{A} \quad (\text{B1.1})$$

$A_n$  определяет число местообитаний в текущий момент времени в родном для данной особи участке среды (нижний индекс  $n$  — natal — относящийся к рождению).  $A_n$  — площадь усредненного участка и обозначает только то, что на больших по размеру участках больше особей, чем на малых. Количество местообитаний, доступное для данного индивида и его потомства на участке  $i$  за время  $t + \Delta t$  обозначено нами как  $A_i'$  (для краткости  $A_i [t + \Delta t]$ , при небольших значениях  $A_i$  — обозначено, как  $A_i [t]$ ).  $A_i'$  может быть равно нулю, если рассматриваемый участок исчез в промежутке времени между  $t$  и  $t + \Delta t$ . Здесь любой выбранный индивид имеет доступ к следующему количеству местообитаний за время  $t + \Delta t$  (особь была рождена на рассматриваемом участке):

$$A_n' = (\Sigma A_i A_i') / (\Sigma A_i) = \bar{A} + \text{Cov}(A, A') / \bar{A} \quad (\text{B1.2})$$

$A_n'$  обозначает количество потенциально пригодной среды обитания.  $A_n'$  может быть больше  $A_n$ , если по какой-то причине число фрагментированных участков увеличилось между  $t$  и  $t + \Delta t$ . Отношение  $A_n' / A_n$  — величина целостности среды данного местообитания. Если за время между  $t$  и  $t + \Delta t$  не наблюдалось никаких изменений в сети участков среды, то целостность местообитания равна единице. Величины  $< 1$  означают потерю местообитания (что подтверждается многочисленными опытными данными по случайно выбранным особям). Потеря местообитания может произойти не только в результате деградирования среды на промежутке времени от  $t$  до  $t + \Delta t$ , но и по причине небольшой ковариантности между  $A_i$  и  $A_i'$ . Последнее происходит по той причине, что крупные, но сокращающиеся участки местообитания, имеющиеся в наличии на время  $t$ , оказывают большее влияние на индивидов, чем маленькие увеличивающиеся участки. Важно отметить, что целостность местообитания, как оно было определено ранее, может превышать 1, если к существующим участкам местообитания добавляется дополнительная площадь.

Аналогично, как для  $A_n$  и  $A_n'$ , можно определить численные характеристики:

$$B_n = (\Sigma A_i B_i) / (\Sigma A_i) = \bar{A} + \text{Cov}(A, B) / \bar{A} \quad (\text{B1.3})$$

и 
$$B_n' = (\Sigma A_i B_i') / (\Sigma A_i) = \bar{A} + \text{Cov}(A, B') / \bar{A} \quad (\text{B1.4})$$

$$\text{где} \quad B_i = \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) A_j \quad (\text{B1.5})$$

$$\text{и} \quad B_i' = \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}') A_j' \quad (\text{B1.6})$$

$B_i$  и  $B_i'$  определяют количество связанных (*connected*) и соединенных (*linked*) местообитаний соответственно. Таким образом, формула B1.6 помогает измерить количество местообитаний, к которому имеет доступ случайно выбранная особь (или ее потомство) за время от  $t$  до  $t + \Delta t$ , не учитывая родные для них участки местообитаний.

Сходные рассуждения позволяют получить следующие выражения для обозначения общего количества местообитаний, доступных для среднестатистического индивида и его потомства в промежуток времени между  $t$  и  $t + \Delta t$ .

$$H_n = \Sigma \Sigma \exp(-\alpha d_{ij}) A_i A_j / (\Sigma A_i) \quad (\text{B1.7})$$

$$H_n' = \Sigma \Sigma \exp(-\alpha d_{ij}') A_i A_j' / (\Sigma A_i) \quad (\text{B1.8})$$

Данные выражения характеризуют различные компоненты местообитаний, доступных для метапопуляций в настоящем и будущем времени. *Общее значение целостности среды* вычисляется с помощью отношения  $H_n' / H_n$ . Если в сети участков местообитания не наблюдается изменений, то его целостность за время от  $t$  до  $t + \Delta t$  равна единице. Значения меньше единицы говорят либо о потере и фрагментации местообитания, либо, если оборот местообитания происходил без потерь, о появлении новых фрагментированных участков на достаточно большом расстоянии от рассматриваемых особей за время  $t$ . Это соотношение может быть записано в виде следующего уравнения (Hanski, 1998a):

$$H_n' / H_n = [\bar{A}' + \bar{B}' + \text{Cov}(A, A') / \bar{A} + \text{Cov}(A, B') / \bar{A}] / [\bar{A} + \bar{B} + \text{Var}(A) / \bar{A} + \text{Cov}(A, B) / \bar{A}] \quad (\text{B1.9})$$

Используя данные о ландшафте, собранные за определенный отрезок времени, можно произвести необходимые вычисления. Уравнение B1.9 также привлекает внимание к различным компонентам, определяющим целостность местообитания. Крайне важно, что целостность местообитания понижается с уменьшением соотношения  $\text{Cov}(A, B') / \bar{A}$ . Здесь подразумевается, что новый участок местообитания появляется на довольно значительном расстоянии от существующих больших участков, а, следовательно, и от большинства индивидов метапопуляции.

Далее в этой главе я кратко и выборочно расскажу о протяженности наземных местообитаний Земли. Для начала поговорим о различных микроместообитаниях (разд. 1.5). Кроме обычного их описания, я также расскажу об интересных экологических и эволюционных процессах, протекающих в них. Далее переместимся в далекое прошлое, перейдем к обширным территориям рассмотрим, как появилось большинство наземных животных, экосистем и биомов за последние 500 млн. лет (разд. 1.6). В последнем разделе даются обзорные сведения о том, на какие крупнейшие местообитания разделяется в настоящее время пространство планеты Земля.

## 1.5. Характерные микроместообитания

Одно из свойств органического мира заключается в том, что объекты более низкого уровня в иерархии местообитаний могут встречаться среди объектов более высокого уровня. Самый характерный пример — микроместообитания. Существуют малые по размеру объекты, такие как навозные кучи, трупы животных, гниющие остатки растений, маленькие водоемы, обеспечивающие населяющие их организмы как укрытием, так и едой. Разделение на макроместообитания («обычные» местообитания, с которыми мы сталкиваемся в повседневной жизни) и микроместообитания отражает антропоцентрический подход, но в некоторой степени такое разделение присутствует и в реальном мире. В 5-уровневом описании местообитаний жука *Pytho kolwensis* в предыдущем разделе первые три уровня относятся к макроместообитаниям, а оставшиеся два — к микроместообитаниям. Несомненно, классификации, создающиеся для рационального использования и охраны природных ресурсов, как в табл. 1.3, работают с макроместообитаниями. Некоторые виды, обитающие в микроместообитаниях, нечувствительны к прочей окружающей среде, — но отнюдь не все. Это означает, что классификация местообитаний не сводится к обычной иерархии. Местообитания формируют сложную сетчатую структуру, и это ещё одна причина, почему так трудно создать их общую удобную классификацию. Поэтому экологи и склонны подчёркивать важность знаний о каждом отдельном виде.

Микроместообитания — это местообитания видов с мелкими особями. Виды, представленные крупными особями, адаптируются к различным макроместообитаниям и используют их в том смысле, как понимаем местообитания мы, люди, являющиеся крупными млекопитающими, тогда как виды с мелкими особями абсолютно зависимы от своих вполне конкретных микроместообитаний. Обитатели различных микросред имеют большое значение для суммарного видового богатства многих макроместообитаний. Например, в северных лесах Фенноскандии более 50 видов жуков обитают только в муравейниках (Päivinen et al., 2002). Для таких видов ландшафты сильно фрагментированы: рассматриваемые микроместообитания составляют лишь малую часть суммарной площади ландшафта, они обычно резко ограничены и дискретны. Большинство микроместообитаний очень динамичны: в них постоянно отмирают старые участки и появляются новые. Особи, населяющие эти микроместообитания, обычно способствуют их исчезновению, потребляя их ресурсы или как-то иначе ускоряя процесс их разложения. Таким образом, эти виды играют жизненно важную роль в кругообороте питательных веществ в окружающей экосистеме. Некоторые микроместообитания — такие как родники, — наоборот, достаточно стабильны и могут давать приют многим устойчивым популяциям. Можно даже провести параллель между экологией микроместообитаний и концепцией отношений паразита и хозя-

ина. Как навозные кучи, трупы животных и большие гниющие бревна обеспечивают убежищем и пищей обитающих в них особей, так и хозяева являются микроместообитаниями для паразитов. Оседлых фитофагов, многие из которых живут внутри растений-хозяев, также можно считать паразитами. Очень важно, что процессы, определяющие динамику видов, живущих в обычных микроместообитаниях, столь же значимы и для паразитов (Keeling et al., 2004).

В практике рационального использования и охраны природы обычно предполагают, что макроместообитания содержат естественный набор микроместообитаний. Однако это предположение может оказаться неверным, если площадь местообитания мала, — например, когда речь идет о небольших лесных участках, где могут отсутствовать крупные млекопитающие, являющиеся источником навоза и трупов, и где может быть низкая плотность больших погибших деревьев.

При использовании экосистем важно понимать значение микроместообитаний. Во время моего посещения лесного заповедника в северо-восточном Китае ответственный за сохранность леса биолог сказал мне, что со 100 км<sup>2</sup> площади этого заповедника было убрано большинство гниющих стволов деревьев, чтобы защитить заповедник от лесных пожаров и вспышек численности насекомых-вредителей. Профессор теперь понял ошибочность этого решения и переживал, что биологическое разнообразие леса пострадало в результате этого неверного подхода. Потеря элементов микросреды оказывает пагубное воздействие на биоразнообразие во многих городских и пригородных местообитаниях, которые могли бы обладать высоким видовым богатством (разд. 2.5).

Помимо того, что микроместообитания важны для повышения биологического разнообразия, они служат удобной модельной системой для исследования динамики численности видов, населяющих сильно фрагментированные ландшафты. Многие макроместообитания становятся все более фрагментированными, а значит, процессы, протекающие в популяциях и сообществах видов, населяющих микроместообитания, приобретают все большую важность для популяций видов, обитающих во фрагментированном человеком ландшафте. Один из основных вопросов заключается в том, насколько хорошо виды могут выживать во фрагментированных ландшафтах, и как на их выживание влияет количество пригодных для обитания участков (разд. 4.5). Многие микроместообитания характеризуются большой вариабельностью плотности пригодных для жизни участков, что открывает прекрасную возможность изучать эти вопросы. Примерами могут служить популяции видов, являющихся хозяевами и микроместообитаниями для паразитов, и популяции многолетних растений, служащие участками местообитаний для мелких фитофагов.

**Навозные кучи, трупы животных.** Свою академическую карьеру я начал с изучения сообществ падальных мух (Hanski, 1976, 1977) и жуков-навозников (Hanski, 1979; Hanski, Koskela, 1977, 1979). Этим обстоятельством, а также большим разнообразием насекомых в данных сообществах, и объясняется мое особое увлечение такими микроместообитаниями. В районах с умеренным климатом локальные сообщества насекомых в навозных кучах и трупах животных насчитывают по 200 характерных для них видов, а кроме того сотни других видов, встречающихся реже, сопутствующих и не связанных непосредственно с данным субстратом (Hanski, 1987). Таксономическое многообразие велико и включает представителей примерно 30 семейств жесткокрылых и двукрылых. Эти виды относятся к различным трофическим уровням: от копрофагов и некрофагов до микофагов (т.е. питающихся грибами, произрастающими на навозе и трупах животных) и хищников.

Легко недооценить ту роль, которую еще сравнительно недавно выполняли на Земле жуки и мухи, использующие навоз для питания и размножения, а значит, способствующие его разложению. За последние несколько миллионов лет климатические изменения способствовали преобразованию лесов в травянистые равнины, занявшие огромные площади (разд. 1.6). Это привело к сильному росту численности крупных травоядных млекопитающих, а значит, и к увеличению количества навоза, производимого ими. Мы можем проследить динамику экосистем древних травянистых равнин на примере сохранившихся до наших дней африканских саванн, которые отличаются наивысшей плотностью млекопитающих среди всех природных сообществ. Оуэн (Owen, 1983) сообщает, что плотность биомассы травоядных млекопитающих в саваннах Африки составляет 250 кг/га, что намного выше, чем в тропических лесах (от 30 до 50 кг/га; Hanski, 1987), в лесах умеренного пояса и в смешанных лесах центральной Европы (5 кг/га; Turcek, 1969).

Роль жуков-навозников в открытых местообитаниях нетрудно оценить, если представить себе 1000 кг/га навоза травоядных, которые они зарывают в течение года в саваннах западной Африки (Cambefort, 1984). Или просто посчитайте жуков, как это сделали Дж. Андерсон и М. Кой (Anderson, Сое, 1974) в Восточной Африке: 16 000 появившихся жуков-навозников съели, зарыли в землю и укатали прочь 1,5 кг слоновьего навоза за 2 часа! В отличие от видов, питающихся навозом, для насекомых доступность разлагающихся животных остатков (трупов) сильно зависит от присутствия и численности позвоночных падальщиков. Например, в экосистемах умеренного пояса позвоночные поедают 60–100% останков наземных мелких млекопитающих и птиц (Hanski, 1987, см. библиографию там же).

Ключевыми составляющими экосистем травянистых равнин служат растения, крупные травоядные и жуки-навозники. Травоядные млекопитающие нуждаются в травах, но они также способствуют возобновлению раститель-

ности. А без жуков-навозников земля вскоре покрылась бы высохшим на солнце навозом, почва перестала бы быть плодородной, и рост растений замедлился бы из-за замедления кругооборота органического вещества в экосистеме. Возможно, природные экосистемы и не перестали бы совсем функционировать без жуков-навозников, но без них они постепенно превратились бы в нечто совсем другое. Жуки-навозники, населяющие травянистые равнины, являются своеобразными «конструкторами» местообитаний и «инженерами» экосистемы (разд. 1.1). Они изменяют окружающую среду в течение длительного периода времени настолько, что их воздействие имеет значительные экологические и эволюционные последствия.

Австралийцам известно, что это не просто теория. В 1788 г. европейцы вместе со своим домашним скотом прибыли в Австралию. За 200 лет огромные пространства австралийских саванн и бушлендов (кустарниковых равнин) были превращены в пастбища с чуждыми для этих мест животными и растениями, но с исконно обитавшими там жуками-копрофагами. Навозные жуки, эволюционировавшие вместе с маленькими сумчатыми животными, не смогли справиться с новой задачей. Это вызвало затруднения в кругообороте органического вещества в экосистеме, в деле рационального и стабильного использования пастбищ. Наиболее очевидной проблемой стали тучи мух, не преминувшие воспользоваться навозом, остававшимся на земле. Австралийская исследовательская организация CSIRO открыла Проект «Навозные Жуки» для того, чтобы ввезти жуков из разных частей света и таким образом дополнить созданную людьми экосистему (Doube et al., 1991, Hanski, Cambefort, 1991, см. там же библиографию). Навоз и останки травоядных животных богаты питательными веществами, и неудивительно, что они колонизируются сообществами насекомых, одними из наиболее конкурентоспособных сообществ живого мира. Количество жуков, собирающихся на одной куче слоновьего навоза, говорит само за себя (см. выше).

Различные физиологические, поведенческие и экологические особенности были выработаны в ходе эволюции для того, чтобы повысить конкурентную устойчивость организмов (Hanski, 1987). К таким особенностям можно отнести: а) территориальные отношения (мухи и жуки); б) перемещение корма в безопасное место (большой навозный жук и жук-падальщик); в) ускоренное использование ресурсов, — как, например, у одного из видов падальных мух, который откладывает яйца прямо на живую овцу (миаз), тогда как другие виды откладывают не яйца, а сразу личинок (*Sarcophagidae*); г) быстрый рост, которому способствует стадное поведение на стадии личинки (падальные мухи из рода *Lucilia*); д) способность убивать конкурентов и переключаться с питания падалью на питание конкурентами (некоторые высшие двукрылые, развивающиеся в трупах) и т.д.

Если учесть, что в сообществах насекомых — падальщиков и навозников — существует жёсткая конкуренция, на первый взгляд кажется странным, что

множество видов отлично уживается друг с другом в одном и том же микроместообитании при отсутствии очевидных различий в способах эксплуатации ресурсов. В некоторых случаях этот недостаток специализации видов скорее кажущийся, чем реальный. Например, в тропических лесах, в сообществах с интенсивно конкурирующими видами навозных жуков, где, как правило, от 50 до 70 видов встречаются на одном и том же участке. На самом деле существуют значительные экологические различия между видами в продолжительности их суточной активности, в размерах тела, в типах используемых ресурсов и т.д. (Hanski, 1987) — различия, которые, вероятно, способствуют сосуществованию этих видов.

Тем не менее, иногда все же встречаются группы видов со сходными требованиями к среде, — это обычно для многих сообществ насекомых, связанных с навозом и падалью. Как же этим видам удается сосуществовать, несмотря на сходные потребности в ресурсах? Пожалуй, наибольший вклад, который внесло в экологическую науку изучение сообществ насекомых, связанных с этими субстратами, — развитие *агрегационной модели конкурентного сосуществования* (Atkinson, Shorrocks, 1981; Hanski, 1981; Ives, 1988). Вкратце основная мысль состоит в следующем: если пространственное распространение видов агрегировано, то уровень внутривидовой конкуренции выше, чем межвидовой, что облегчает сосуществование видов. Такие внутривидовые агрегации обычны для видов, питающихся навозом или падалью, а также для видов, живущих в похожих микроместообитаниях. Но это происходит вовсе не из-за того, что особи видов, колонизирующие это местообитание, получают от агрегации какую-либо выгоду. Скорее это связано с ограничением возможностей для оптимального поведения видов (Hanski, 1990). Механизм агрегации наиболее отчётливо виден при работе с дискретными и с небольшими по размеру микроместообитаниями, однако сходные механизмы управляют любыми контактами между особями. Где бы ни происходили конкурентные взаимодействия, и какая бы причина ни вызывала более жесткую внутривидовую конкуренцию по сравнению с межвидовой, это способствует сосуществованию конкурирующих видов.

**Плодовые тела грибов.** Плодовые тела грибов представляют собой ещё один тип микроместообитаний, в которых существуют разнообразные сообщества насекомых. Например, около 1 000 видов насекомых встречается в Европе в плодовых телах макроскопических грибов (Hanski, 1988). Две основные группы грибов, которые имеют наибольшее значение для насекомых, — это пластинчатые грибы (Agaricales) и трубчатые грибы (Polyporaceae). Видовой состав насекомых, населяющих плодовые тела этих грибов, различен. Пластинчатые грибы (Agaricales) заселяются быстро развивающимися высшими двукрылыми, тогда как трубчатые грибы (Polypora-

сеае), имеющие более длительный жизненный цикл, заселяются медленно развивающимися жуками. Те же различия наблюдаются и в других микроместообитаниях: в трупах, навозе, гниющих древесных остатках. Субстраты, существующие непродолжительный период, обычно заселяются мухами, а существующие более длительное время — жуками.

В отличие от навоза и разлагающихся останков, грибы предоставляют значительное разнообразие качественно отличных типов микроместообитаний, поскольку биохимические различия грибов, очевидные для нас, важны также для насекомых. С другой стороны, плодовые тела большинства видов макромицетов обладают небольшой биомассой на единицу площади, а их временное и пространственное расположение может быть хаотичным, что ухудшает возможности выживания специализированных видов, так как любому виду трудно выжить в небольших и сильно фрагментированных местообитаниях (подробнее об этом см. раздел 4.3 о порогах вымирания). Трудностями, с которыми сталкивается вид, специализированный на редком типе местообитания, можно объяснить тот факт, что большинство насекомых, питающихся грибами, — скорее полифаги, чем фитофаги (Hanski, 1988).

Продолжительность существования отдельного плодового тела обуславливает то, какие именно виды могут его использовать, так как при прочих равных условиях кратковременно существующие плодовые тела обладают еще меньшей пространственной плотностью биомассы, чем долгоживущие. Это предположение подкрепляется данными Лейси (Lacy, 1984), который показал, что степень полифагии питающихся грибами плодовых мух (*Drosophilidae*) заметно снижается с увеличением длительности существования плодового тела гриба. Короткое (эфемерное) существование микроместообитания может вызывать у питающихся грибами насекомых не только увеличение количества используемых видов грибов, но также и другие экологические адаптации.

Например, в группе мух *Pegomya*, которые специализируются исключительно на нескольких видах грибов, относящихся к родам белых грибов (*Boletus*), а также подберезовиков и подосиновиков (*Leccinum*), диапауза часто очень длительна, — отдельные особи находятся в состоянии диапаузы более одного года. С позиции самки-производительницы длительная диапауза у некоторых особей в ее потомстве может рассматриваться как распределение рисков во времени, тогда как миграции можно представить как распределение рисков в пространстве. Результаты исследования семи видов *Pegomya* в северной Финляндии (Stehls, 1987) показали, что длительная диапауза имеет серьезные последствия для популяционной динамики, и она действительно оказывает влияние на видовое обилие (Hanski, 1988). Продукция плодовых тел макромицетов значительно меняется год от года. Так, исследования, проводившиеся в Северной Финляндии (Ohenoja, Koistinen,

1984), показали, что урожай грибов может варьировать от высоких показателей в 360 кг/га до низких — 0,3 кг/га на протяжении 7 лет.

**Упавшие стволы и другие гниющие древесные остатки.** Грубые древесные остатки, состоящие из сучьев, гниющих бревен и др., встречаются в изобилии в природных лесах. Их объём в бореальных лесах составляет 100 м<sup>3</sup>/га (Siitonen, 2001), а в тропических лесах Амазонки — от 100 до 200 м<sup>3</sup>/га (Keller et al., 2004). В древесных остатках обитает огромное количество мелких организмов. К примеру, в таблице 1.6 приводится количество видов-сапроксилобионтов, встречающихся в лесах Финляндии (сапроксилобионты — виды, проводящие в погибших или погибающих деревьях хотя бы часть своего жизненного цикла). Это очень важная экологическая группа, так как, например, в Финляндии из 20 000 видов, населяющих леса (Siitonen, Hanski, 2004), четверть встречается в мертвой древесине. Основная масса этих видов — грибы и насекомые. Среди насекомых наиболее распространены перепончатокрылые, двукрылые и жесткокрылые.

То, что мертвая древесина столь важна для поддержания высокого уровня биологического разнообразия, неудивительно, если учесть доступность

Таблица 1.6. Число видов-сапроксилобионтов в Финляндии (Siitonen, 2001)

Группа	Число видов
Макроскопические грибы	
Сумчатые грибы	600
Базидиальные грибы	1400
Насекомые	
Жесткокрылые (жуки)	800
Двукрылые (комары, мухи)	500–1000
Перепончатокрылые	500–1000
Другие насекомые	80
Другие организмы	
Клещи	300
Пауки	5
Псевдоскорпионы	5
Многоножки (диплоподы, губоногие)	5
Нематоды	>100
Слизевики	150
Лишайники	50
Мхи	20
Позвоночные	35
Всего	4000–5000

данного ресурса и тот факт, что эти микроместообитания в огромных количествах существуют уже более 350 миллионов лет со времён раннего каменноугольного периода (разд. 1.6). Уильям Гамильтон (Hamilton, 1978), великий биолог-эволюционист, предположил, что микроместообитания в мертвой древесине сыграли особую роль в эволюции насекомых. Среди насекомых-сапроксилобионтов не раз возникали эволюционные новшества, включая полиморфизм крыла, половой диморфизм, гаплоидию самцов, а также общественную жизнь (термиты и муравьи). Можно предположить, что само изобилие отмершей древесины в течение сотен миллионов лет повлекло за собой эволюцию насекомых в этом местообитании.

Но У. Гамильтон (Hamilton, 1978) был ещё более поражен тем обстоятельством, что факторы территориального и временного размещения микроместообитаний в отмершей древесине существенно влияют на размножение насекомых. В отличие от разлагающихся тел животных, навоза и грибов, которые быстро поглощаются, а значит, доступны только для одного поколения насекомых, — большие бревна могут поддерживать популяции мелких организмов в течение десятков и даже сотен поколений. Однако в конечном счете полностью сгнивают даже большие бревна, и видам, целые поколения которых успешно завершили своё развитие, приходится искать другое место для жизни и размножения. Именно такое чередование периодов локального размножения и периодов миграций, а также происходящее при этом смешение особей разных популяций, и создают благоприятные условия для возникновения эволюционных новшеств.

**Родники.** Мелкие водоёмы представляют собой пример микроместообитаний другого типа, хотя и здесь существует переход от микроместообитаний (скажем, родников) к обычным местообитаниям (вроде озёр). Рассматривая другой ряд континуума, — от совсем эфемерных микроместообитаний, таких как навоз, падаль, временно появляющиеся лужи, до относительно стабильных, вроде больших разлагающихся бревен и родников, — мы видим, что родники представляют собой наиболее стабильные микроместообитания. В северных широтах, в местах, которые находились под слоем льда во время последнего ледникового периода, существуют родники с реликтовыми популяциями водных беспозвоночных (Thienemann, 1949; Votosaneanu, 1998). Один из таких примеров — веснянка *Apatania muliebris*, имеющая арктический тип жизненного цикла, но живущая в родниках Дании (Nielsen, 1951). Холодные ключи Европы и Северной Америки, которые были мало задеты последним оледенением, имеют богатые видами сообщества, в которых по показателям обилия доминируют брюхоногие и двухстворчатые моллюски, планарии, бокоплавцы, малощетинковые кольчатые черви, личинки ручейников и хирономид (Williams, Williams, 1998). Напротив, родники, похожие на рассмотренные выше, но находящиеся на территориях, подверг-

шихся оледенению 15 000 лет назад, менее богаты видами и колонизируются в основном насекомыми, что неудивительно, если учесть их большие способности к расселению по сравнению с другими группами беспозвоночных.

Среди видов, обитающих в родниках, есть даже эндемики, ареал которых ограничен одним или несколькими родниками на территориях, не подвергавшихся никаким изменениям очень долгое время. Примерами могут служить карпозубые рыбы, живущие в пустынных ключах, и веснянки, обитающие в холодных родниках Северной Америки (Williams, Williams, 1998). Родословная клеща-орибатиды (*Mucronothrus nasalis*), имеющего планетарное распространение, уходит в глубокую древность, и считается, что он обитал в родниках ещё до раскола Пангеи, то есть 200 млн. лет назад (Norton et al., 1988). Эндемичные виды, ограниченные в своем распространении всего одним типом родников, сравнимы с видами-эндемиками маленьких островов в океане. Здесь мы видим яркий пример того, как малые (или даже очень малые) популяции способны длительное время выживать при очень специфических условиях, когда окружающая среда на удивление неизменна — как, например, на дне большого долго существующего родника, — и когда биологические взаимодействия между видами исключительно благоприятны для выживания.

Совершенно другая ситуация наблюдается, когда популяции видов, когда-то широко распространенных и часто встречавшихся в более или менее однородной среде обитания, со временем попадают в разряд редких. Их распространение крайне ограничено из-за антропогенных воздействий на ландшафт, который вряд ли можно назвать стабильным и благоприятным для выживания. О том, что случается с популяциями видов, которым приходится выживать в таких условиях, будет рассказано в главах 2–5.

## 1.6. Основные местообитания прошлого

Наверно, многим читателям, как и мне, приходили в голову вопросы, как выглядела Земля 100 000 лет назад, еще до появления человека, или в те времена, когда миром владели динозавры, или гораздо раньше, когда первое крупное существо выбралось на сушу. Точных ответов на эти вопросы нет и быть не может, но благодаря методичной работе исследователей, изучающих ископаемые останки и использующие всё новые и новые достижения биологии, геологии, климатологии и других естественных наук, были получены на удивление подробные описания местообитаний и экосистем далекого прошлого.

Я не являюсь экспертом в данной области, а значит, могу в данном разделе полагаться только на информацию, полученную из завораживающего труда

*Наземные экосистемы через призму времени* (Terrestrial ecosystems through time — Behrensmeyer et al., 1992), который явился плодом конференции по эволюции наземных экосистем (1987). Изучение тех фундаментальных изменений, которые произошли в течение длительной исторической эволюции, может привести к умалению роли текущих глобальных перемен. Однако это возможно только из-за нашего неадекватного восприятия времени. Мы способны проводить параллели с изменениями, произошедшими за последнее время, но большинству из нас крайне трудно представить себе разницу между сотнями и миллионами лет. Конечно, знания о местообитаниях прошлого крайне фрагментарны, и их не совсем корректно сравнивать с той информацией, которая собрана о современных местообитаниях. Но, согласитесь, всегда интересно поразмышлять о ландшафтах, которых не видел ни один человек.

**Палеозойская эра (570–245 млн. лет назад).** История наземных экосистем в сущности начинается в ордовикском периоде, около 450 млн. лет назад, вместе с первой значительной адаптивной радиацией растений на сушу. В те времена мир выглядел не так, как сегодня. То, что позднее станет Европой и Северной Америкой, было раньше отделено от южного суперконтинента, известного как Гондвана (рис. 1.8). Экосистемы также сильно отличались от сегодняшних. Относительно хорошо сохранившиеся ископаемые останки наземных растений и животных появляются в позднем силурийском периоде (420–410 млн. лет назад) и в последующее время. К этому моменту радиация растений создала большие популяции и целые сообщества, хотя тогдашние растения показались бы нам очень странными. Флора Евроамериканской суши в основном состояла из риниофитов\*, которые были очень примитивными и напоминали по форме палочки, не имеющие ни корней, ни листьев, и, вероятно, были лишены сосудистой системы. Растительность южного континента — Гондваны — уже включала более сложные сосудистые растения, с настоящими корнями и листьями (DiMichele, Hook, 1992). Примитивные растения, возможно, образовывали незначительный растительный покров и росли в основном в поймах рек (Edward, Fanning, 1985). Тем не менее, уже существовали наземные простейшие экосистемы с продуцентами, редуцентами (наземными грибами), вторичными консументами (микроартроподами) и хищниками (DiMichele, Hook, 1992, см. также библиографию в этой статье).

---

\* риниофиты (или риниевые) первоначально назывались псилофитами. — Прим. пер.

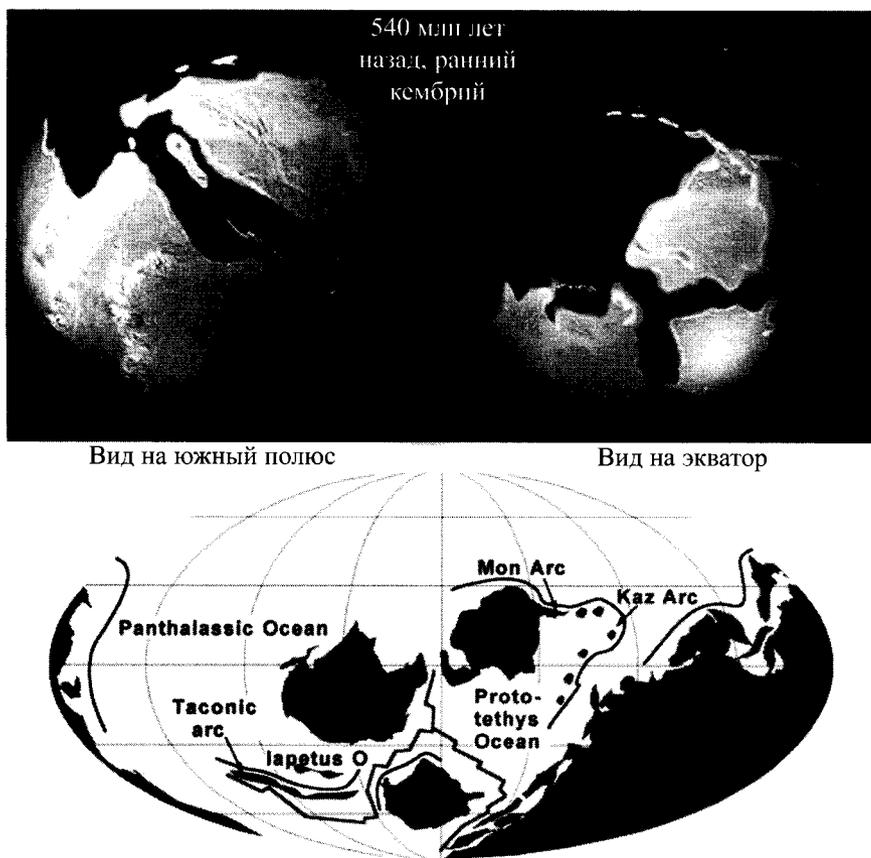


Рис. 1.8. Размещение материков в кембрийский период. Крупнейшие массивы суши: GON (Гондвана – все современные южные континенты), NAM (Лаурентия – Северная Америка), SIB (Сибирь), BAL (Балтика – Скандинавия, Восточная Европа и Европейская часть России) (R.C. Blakey, личное сообщение).

Сосудистые растения стали более разнообразными в ранний девонский период, около 400 млн. лет назад, и хотя они были в основном небольшими и, видимо, образовывали моновидовые клоновые участки, некоторые из них достигали 2 м в высоту. В общем, количество жизненных форм было все еще небольшим: 10–15 родов с малым количеством видов, которые и составляли основу биоразнообразия в большинстве местообитаний (Niklas et al., 1985). К началу позднего девонского периода появились настоящие леса, представленные древовидными папоротниками *Rhacophyton* на торфяных болотах и *Archaeopteris* (предшественниками голосеменных) на более сухих почвах. Некоторые из этих растений были очень крупными, до 1 м в диаметре (DiMichele, Hook, 1992). Интенсивная эволюция растений привела к появле-

нию в раннем каменноугольном периоде (350 млн. лет назад) совершенно новых и разнообразных сообществ, например, лесов, не очень отличающихся по своей структуре от современных.

В целом, растительные сообщества приобрели современный вид гораздо раньше, чем животные; структура и динамика наземных экосистем определялась эволюцией растений. В ранний каменноугольный период уже существовали растительноядные насекомые, но детритоядные членистоногие по-прежнему оставались основным связующим звеном между растениями и животными. В это время в сообществах позвоночных доминировали амфибии, которые, вероятно, очень мало взаимодействовали с видами собственно наземных экосистем. В поздний каменноугольный период, когда континенты сблизились, образовав Пангею, на Земле произошло дальнейшее увеличение разнообразия растительных сообществ. Появились сложные и обширные пространственно гетерогенные ландшафты, включавшие целый ряд экосистем. Это был пик формирования торфяников Евроамериканской части материка. Детрит оставался основным источником питания животных. Позвоночные были представлены насекомоядными и хищниками. Эта ситуация начала меняться только в пермский период (300–250 млн. лет назад) с появлением настоящих четвероногих растительноядных, хотя возможности добывания пищи из разных ярусов растительности у них еще были ограничены. В пермский период растения заселили сухие и сезонно сухие местообитания. Здесь, вдали от болот, они образовали новые растительные сообщества. В мировом масштабе дифференциация растений на разных континентах и частях континентов достигла более высокого уровня, чем когда-либо. Важными причинами такой «провинциализации» были расширение диапазона доступных для освоения условий окружающей среды и развившаяся способность растений использовать эти условия.

**Мезозойская и ранняя кайнозойская эры (245–34 млн. лет назад).** Граница между палеозойской эрой, которую мы рассматривали выше, и мезозойской эрой (245 млн. лет назад) определяется самым большим вымиранием морских организмов, составившим 95% потерь видов морской фауны, обитавших на мелководье (Raup, 1986). Потери наземных экосистем оказались не столь существенными, и вымирание видов, произошедшее за столь долгий период времени, по видимому, отражает широкомасштабные климатические и палеогеографические изменения (Wing, Sues, 1992, см. также библиографию в этой статье). Для сравнения, следующая волна глобального вымирания видов в конце триасового периода могла быть вызвана столкновением с огромным метеоритом, образовавшим Маникоуаганский кратер (>70 км в диаметре) в Квебеке (Olsen et al., 1987). Это событие погубило многих крупных наземных позвоночных, хотя и не уничтожило всех крупных растительноядных.

Во время триасового периода сильно увеличилось видовое разнообразие и усилилось преобладание крупных растительноядных, — появились динозавры прозауроподы. Эти существа могли иногда подниматься на задние конечности и дотягиваться до пищи на высоте до 4 м, что имело важные экологические и эволюционные последствия, так как позвоночные растительноядные могли теперь питаться растениями большую часть жизненного цикла последних (Wing, Sues, 1992). Растительноядные позвоночные в этот период начали более комплексно использовать свои пищевые ресурсы, что усилило нагрузку на растительные сообщества. Лесная растительность включала примитивные хвойные и гинкговые (*Ginkgo biloba*, сохранившиеся в горах на западе Китае до наших дней). Словом, растительные сообщества достигли такой сложности и такого разнообразия в разных частях еще не расколовшейся Пангеи, что их невозможно описать в одном вводном параграфе.

В юрский период (200–150 млн. лет назад) появились самые крупные наземные растительноядные всех времён — зауроподы, способные объедать побеги на 10-метровой высоте и весившие более 50 т. В научном сообществе часто возникают споры о том, как растительность юрского периода могла обеспечить пищей предположительно высокую плотность растительноядных животных, среди которых преобладали динозавры. М. Коу и другими (Coe et al., 1987) было подсчитано, что биомасса крупных фитофагов в хорошо изученном месте, таком как Монтана, была в 20 раз выше, чем современная, очень высокая биомасса травоядных Амбоселийского парка в Кении. Эти расчеты, однако, содержат много неточностей (Wing, Sues, 1992). Факты говорят о том, что первичная продукция растительных сообществ юрского периода была, скорее всего, низкой. Растительность состояла из разнообразных групп древесных голосеменных растений, включавших сохранившиеся до наших дней семейства хвойных: араукарии (Araucariaceae), сосновые (Pinaceae), тиссовые (Taxaceae) и подокарповые (Podocarpaceae).

Пангея начала раскалываться на части, которые составили ныне существующие континенты, и этот процесс продолжался в течение юрского периода. Тем не менее, барьеры для распространения видов только начали формироваться, и многие таксоны имели распространение по всему свету. Климат на Земле был теплым, так как описываемые события происходили в разгар мезозойской эры. Субтропический климат распространился на север до 60° широты — есть над чем подумать тем, кто живёт на этой широте сейчас! Уинг и Сьюс (Wing, Sues, 1992) пришли к выводу, что взаимодействие осадков, температур и света в юрском периоде и на протяжении всей мезозойской эры способствовало созданию наибольшей биомассы растений и, возможно, наибольшего видового богатства в средних широтах, тогда как в экваториальных районах относительно сухой климат ограничивал продуктивность растений.

Меловой период (150–65 млн лет назад) — это период появления цветковых растений (покрытосеменных), которые затем сравнительно быстро распространились по всей планете. Это и позволило покрытосеменным стать доминирующими элементами растительности лесов ещё до окончания мелового периода. Однако считается (Wing, Sues, 1992), что долгое время покрытосеменные и голосеменные сосуществовали, и последние могли составлять большую часть лесного покрова мелового периода. Покрытосеменные растения скорее всего доминировали на нарушенных участках и могли способствовать эволюционной радиации двух групп растительноядных динозавров — гадрозавров и цератопсов. Уничтожение молодой поросли голосеменных этими фитофагами, возможно, способствовало быстрому росту покрытосеменных. Таким образом, динозавры и «сорные» покрытосеменные, вероятно, эволюционировали совместно (Bakker, 1978).

Меловой период завершился драматическим событием, которое имело катастрофические последствия для биоты большей части американского континента, но оказало не столь разрушительное воздействие на другие территории. В палеонтологической летописи данное событие представлено так называемой «К/Т-границей». Сейчас существует согласованное мнение относительно того, что когда-то считалось «невероятным заблуждением» Уолтера Альвареса и его коллег (Alvarez, 1980), а именно: К/Т-граница — это результат столкновения с огромным метеоритом (возможно, в северной части полуострова Юкатан). В Северной Америке в отложениях на несколько сантиметров выше К/Т-границы находятся споры всего нескольких видов папоротников, тогда как пыльца цветковых растений полностью отсутствует (Wing, Sues, 1992, здесь же см. библиографию).

Покрытосеменные возродились, и их роль в растительных сообществах в конце мелового периода значительно возросла, но, как известно, с динозаврами этого не случилось. Период, следующий непосредственно за К/Т-границей, свидетельствует о широкой радиации млекопитающих. Крупные и очень крупные растительноядные, тем не менее, полностью исчезают на К/Т-границе, и потребовалось 30 млн. лет, чтобы эволюция млекопитающих произвела что-либо сравнимое с динозавром средних размеров. В любом случае ясно, что внезапный скачок эволюции млекопитающих выше К/Т-границы, после 150 млн. лет, в течение которых млекопитающие играли незначительную роль в сообществах и экосистемах, причинно связан с исчезновением доминирующих растительноядных позвоночных (динозавров) и возникновением, в результате этого феномена, новых экологических возможностей. Возрастание роли цветковых растений во время мелового периода, напротив, не было связано с какими-либо катастрофическими событиями в других таксонах, и цветковые растения постепенно заняли доминирующую позицию в результате успешной конкуренции с более древними формами растений.

**Поздний кайнозой (34 млн. лет назад – до наших дней).** Данные о видах и сообществах растений, а также возможности сделать выводы об их местообитаниях становятся значительно доступнее по мере приближения к настоящему времени. Поздний период кайнозойской эры (34 млн. лет назад) представлен богатыми ископаемыми материалами с высоким пространственным и временным разрешением. Почти все виды имеют современные эквиваленты, что побуждает к сравнениям и облегчает интерпретацию находок. Все семейства растений, представленные в материалах пыльцевого анализа, существовавшие 20 млн. лет назад, существуют и в наши дни. То же самое относится к родам растений, найденных в ископаемых остатках, возраст которых 10 млн. лет (Traverse, 1988). География того времени была такой же, как и сейчас, хотя крупномасштабные изменения уровня моря, связанные с ледниковыми периодами плиоцена и плейстоцена (несколько миллионов лет назад), приводившие к созданию и разрушению связей между крупными массивами суши, оказали сильное влияние на миграцию наземных растений и животных.

В течение большей части позднего кайнозоя леса продолжали доминировать в экосистемах Земли, но во второй половине этого периода сформировалась другая тенденция в развитии сообществ растений. Это была экспансия трав и образование огромных участков безлесной растительности, включающих саванны, степи, тундру и пустыни. Небольшие лесные массивы, чередующиеся с открытыми местообитаниями, а также саванны и луга, стали обычными сначала на одних континентах (например, в некоторых районах Африки, 15 млн. лет назад), а затем на других, например, в Северной Америке (Potts, Behrensmeyer, 1992). В Северной Америке успех экспансии азиатских видов, похоже, возрастал по мере широкого распространения пастбищ (Potts, Behrensmeyer, 1992). Распространение растительных сообществ открытого типа произошло благодаря снижению среднегодовых температур в высоких широтах, повышению средних температур в низких широтах и снижению (летом) обилия осадков в средних широтах (Wolfe, 1985), и это происходило из-за формирования массивных горных цепей (см. ниже).

Распространение пастбищ и других открытых формаций в Евразии в последние 20 млн. лет документально зафиксировано с помощью исследования окаменевших зубов наземных травоядных млекопитающих (Fortelius et al., 2002, см. также библиографию к этой статье). Увеличение длины зубов (гипсодонтия) является адаптивной реакцией на необходимость повышения прочности зубов, которым приходилось пережевывать волокнистые растения открытых и аридных сообществ. В поддержку этой гипотезы было показано, на примере данных по 254 современным сообществам млекопитающих (Damuth, Fortelius, 2001), что существует высокая степень корреляции между гипсодонтией и среднегодовым количеством осадков. Карты на рис. 1.9

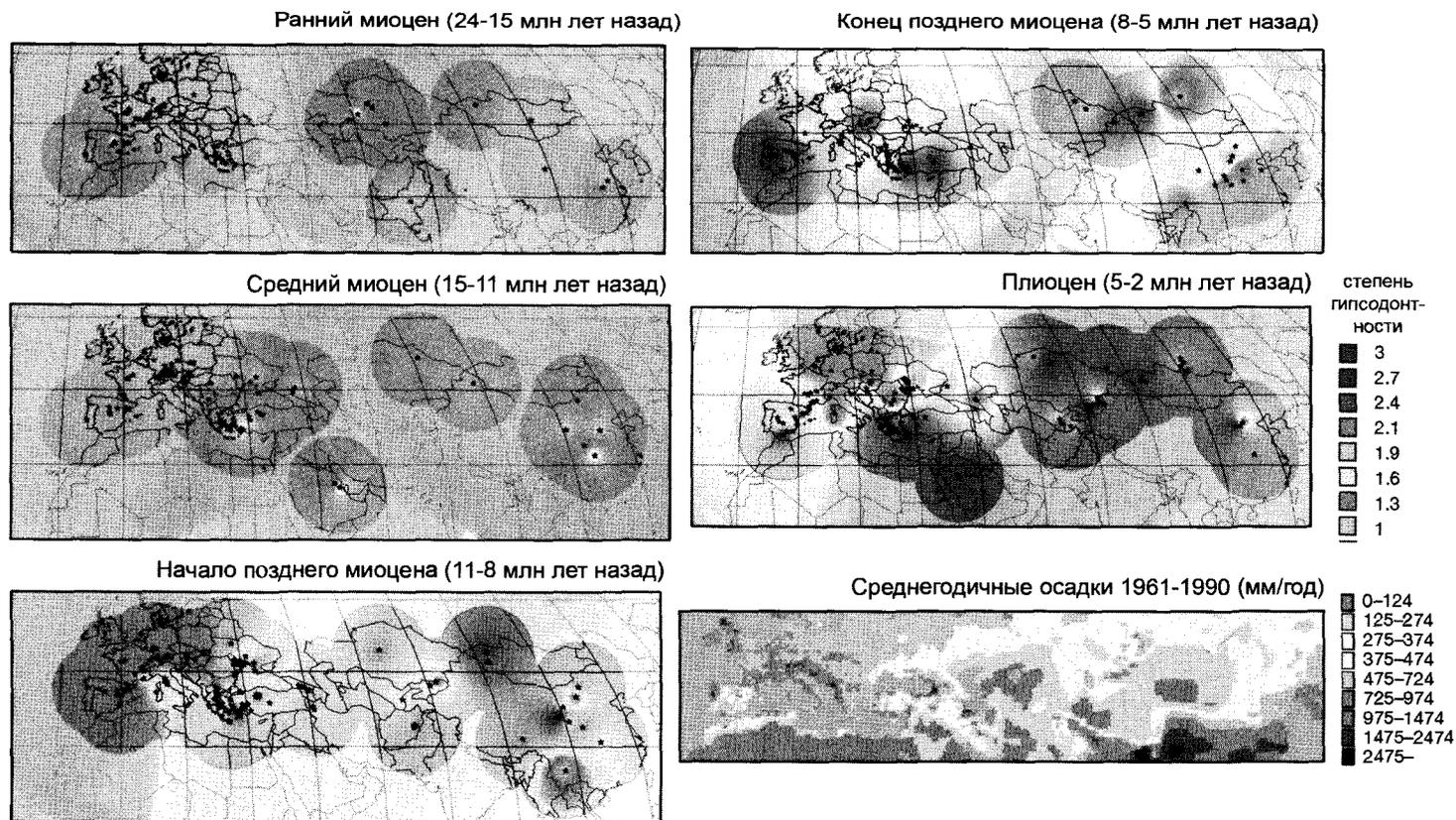


Рис. 1.9. Карты распределения средних значений гипсонтности у евроазиатских крупных травоядных млекопитающих в течение пяти периодов неогена, а также современное среднегодовое количество осадков в Евразии (по: Fortelius et al., 2002).

показывают географическое распределение средних значений гипсодонтии в течение 5 периодов, от раннего миоцена (24–15 млн. лет назад) до плиоцена (5–2 млн. лет назад), и современное распределение осадков за период 1961–1990 гг. Карта раннего миоцена показывает низкий общий уровень гипсодонтии, что подразумевает преобладание гумидных экосистем, с незначительными исключениями (Центральная Азия и Иберийский полуостров). Гипсодонтная фауна стала интенсивно развиваться на территории Китая в среднем миоцене, а к началу позднего миоцена (11–8 млн. лет назад) произошло существенное увеличение географического пространства, занятого ею, в районе современного Средиземного моря и на востоке Центральной Азии.

Эта ситуация не очень отличается от таковой, существующей в наши дни, за исключением того, что центр ареала гипсодонтовой фауны располагался гораздо западнее, чем главный центр аридных экосистем сегодня. Хорошо заметные изменения в период от среднего до позднего миоцена совпадают с основной фазой поднятия вершин Гималаев, Тибетской платформы, а на западе — горных районов Северной Америки, что, вероятно, привело к длительному похолоданию и аридизации на континенте в последние 10 млн. лет (Ruddiman, Kutzbach, 1989). Географическое распределение гипсодонтии в плиоцене в значительной степени соответствует распределению осадков в настоящее время. В Западной Европе численность гипсодонтной фауны вновь понизилась (климат стал более влажным) по сравнению с поздним миоценом, а в Восточной Азии, в связи с аридизацией климата, образовался новый мощный центр гипсодонтии. Было продемонстрировано (Jernvall, Fortelius, 2002), что колебания уровня гипсодонтии в основном определялись изменением структуры ареалов у географически широко распространенных и имеющих высокую локальную численность видов, что еще раз подтверждает интерпретацию данных, приведенных на рис. 1.9, относительно изменений в доминантных экосистемах того времени.

Последний 1 млн. лет в истории Земли характеризовался значительными климатическими изменениями (см. рис. 5.5 в гл. 5) и, как следствие этого, широкомасштабными изменениями в распространении видов. Растительные сообщества позднего четвертичного периода постоянно трансформировались, возникали оригинальные сочетания сосуществующих видов, формируя новые, но геологически недолговечные сообщества (Huntley, Webb, 1989). Это выглядело так, как будто биотическую динамику постоянно поддерживали бы в переходном состоянии, которое было вызвано запаздыванием происходящих процессов — приостановкой миграций видов, вызванных климатическими изменениями, инерционностью сукцессионных процессов и процессов, сопутствующих формированию почв, а также задержками, связанными с эволюционным ответом популяций на изменение условий окружающей среды.

За последние 10 000 лет на Земле возрастало влияние, которое оказывал на все экосистемы один всеядный вид — *Homo sapiens*. Агроеценозы, в основном монокультуры трав, покрывают огромное пространство — 28% поверхности суши (без Антарктиды и Гренландии, WRI, 2000). Они заместили многие растительные сообщества в наиболее продуктивных регионах планеты. Мы привыкли видеть вокруг себя обширные пространства безлесных равнин (поля зерновых культур) без каких-либо крупных травоядных животных. Только этим и объясняется, почему нас не удивляет резкая трансформация природных экосистем — превращение лесов в степи, а степей со множеством разнообразных травоядных млекопитающих в сплошные посевы злаков, где крупных животных нет вообще.

Скорее всего, именно человек стал причиной широкомасштабного вымирания крупных позвоночных (весом >50 кг) в позднем плейстоцене (Martin, 1967, 1984). Конечно, люди вряд ли могли убить каждую отдельную особь; вымирание, скорее всего, явилось следствием не только охоты, но и антропогенного воздействия, вызвавшего изменения экосистем. Возможно, также сыграли свою роль болезни, переносимые людьми. Р. Поттс и А.К. Беренмайр (Potts, Behrensmeyer, 1992) сравнили изменения, вызванные воздействием человека на экосистемы Земли, с массовым вымиранием в пермском периоде, когда широкая адаптивная радиация растительоядных, освоивших высокопродуктивные фитоценозы, сформировала сообщества, основанные на взаимодействии растений и растительоядных животных, которые вытеснили древние сообщества и экосистемы, определявшиеся связью растении – детритофаг.

## 1.7. Основные местообитания Земли в наши дни

Описание существующих в настоящее время на Земле местообитаний ставит перед нами проблему, противоположную той, с которой мы сталкивались в предыдущем разделе, — избыток данных. Были составлены очень сложные классификации местообитаний, даже еще более сложные, чем обсуждавшиеся в разд. 1.2, и все они имеют свои достоинства. Здесь я буду придерживаться наиболее всеохватного подхода к важнейшим местообитаниям, сопоставимого с обзором местообитаний прошлого, приведенным в предыдущем разделе. Цифры, которые будут далее представлены, взяты из сводки «Мировые ресурсы 2000–2001» (WRI, 2000). Ценная информация о мировых экосистемах и природоохранных службах, используемая при работе над данным разделом, была любезно предоставлена UNDP (Программа развития Организации Объединенных Наций), UNEP (Программа Организации Объединенных Наций по окружающей среде), WB (Мировой Банк), а

также WRI (Институт мировых ресурсов). Классификация содержит только пять типов местообитаний/экосистем: лес, луг, сельскохозяйственные угодья, береговые и пресноводные экосистемы. Экосистемы лугов рассматриваются в очень широком смысле и включают открытые и закрытые ландшафты, например, заросли кустарников, лесистую саванну, саванну, луга и тундру. Сельскохозяйственные экосистемы включают пашни, а также мозаику из культурной и природной растительности. В глобальном масштабе наземные экосистемы лесов, лугов и агро-экосистемы составляют 86% всей площади суши. Оставшуюся часть земной поверхности составляют в основном снега и льды, а также площади, заселённые людьми — урбанизированные территории (4%) и неплодородные земли (WRI, 2000).

Давайте начнём со сравнения основных местообитаний Земли, какой она была примерно 8 000 лет назад, когда влияние человека было минимальным, и современной ситуации (рис. 1.10). Естественно, что относительно любых цифр, характеризующих состояние суши 8 000 лет назад, существуют сомнения, это относится и к изменениям климата со времени последнего оледенения. Современная ситуация осложнена помимо всего прочего ещё и тем, что существуют весьма обширные территории, на которых мы видим смешение сельскохозяйственных земель, лесов и лугов (7% площади суши; WRI, 2000). Эти земли я включил в сельскохозяйственные местообитания.

Лесной покров 8 000 лет назад составлял почти половину (48%) суммарной площади суши — около 130 млн. км<sup>2</sup>, эти вычисления сделаны на основании современных климатических данных (WRI, 2000). Развитию лесного покрытия суши способствуют 3 основных фактора: температура, осадки и эвапотранспирация\* (Holdridge, 1967). Леса встречаются там, где среднегодовое выпадение осадков составляет 250 мм в год, потенциальная эвапотранспирация менее чем 4, а среднегодовая температура превышает отрицательное значение. Восемь тысяч лет назад луга, то есть открытые ландшафты, занимали немногим меньшую площадь (42%), чем леса, тогда как остальная часть суши в основном была покрыта льдом. В общих чертах такое разделение суши на лесные и нелесные местообитания относится ещё к позднему миоцену, когда формирование основных горных цепей и возвышенностей Азии и Северной Америки привело к похолоданию и более сухому климату, а также к великой экспансии открытых типов растительности и сокращению площади лесов, как было описано выше.

Процент покрытия суши основными типами местообитаний-экосистем сегодня разительно отличается от того, каким он был 8 000 лет назад (рис. 1.10). Площадь лесов сократилась, приблизительно, в половину. Что касает-

---

\* эвапотранспирация — суммарное испарение влаги, переходящее в атмосферу в результате транспирации растений и испарений почвы. — Прим. пер.

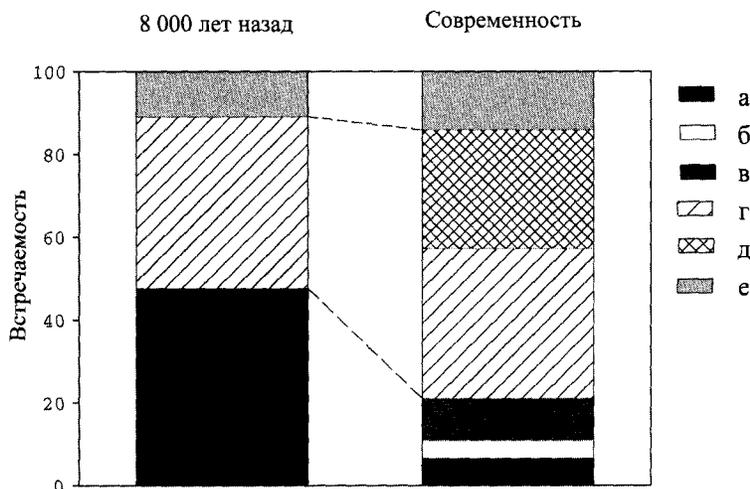


Рис. 1.10. Встречаемость основных местообитаний Земли около 8 000 лет назад и в наши дни. Рассматриваются три основных естественных типа местообитаний — леса, луга и прочие. В наши дни леса подразделяются на девственные, неподверженные антропогенным воздействиям; девственные, подверженные антропогенным воздействиям, и трансформированные. Луга подразделяются на луга и сельскохозяйственные угодья. Цифры взяты из WRI (2000). (Ориг.). [Обозначения справа от рисунка, сверху вниз: а) неподверженные антропогенным воздействиям девственные леса, б) подверженные антропогенным воздействиям девственные леса, в) трансформированные леса, г) луга, д) сельскохозяйственные угодья, е) другие ландшафты].

ся оставшихся лесов, то только половину их можно рассматривать как «относительно нетронутые, крупные природные неповрежденные лесные экосистемы» [в классификации WRI (2000) они называются «пограничными» (frontier) лесами], и только 60% из них не находятся под угрозой исчезновения. Таким образом, площадь естественных лесных экосистем, не находящихся под угрозой исчезновения, снизилась с 62 млн. км<sup>2</sup> до всего лишь 8,4 млн. км<sup>2</sup> в наши дни. Значительная часть оставшихся лесов — это бореальные (северные) леса России и Северной Америки, а также тропические леса Южной Америки. Немного тропических лесов осталось в Южной Азии (в основном в Индонезии) и Африке (в основном в Демократической Республике Конго). Эти леса соответствуют критерию «относительно нетронутые, крупные природные неповрежденные лесные экосистемы» (WRI, 2000). Около половины современных лесов составляют тропические леса, из которых 12% защищены, в то время как только 6% нетропических лесов оказываются защищенными (WRI, 2000). Уровень защищенности рассматриваемых лесов и их типы также отличаются в разных странах.

Большое сокращение лесных массивов за последние 8 000 лет произошло из-за резкого увеличения площадей агро-экосистем, которые сейчас занимают 28% всей площади суши (21%, если не учитывать площади, на которых представлены агроценозы, формирующие мозаику с лесами и лугопастбищными угодьями). Однако не доказано, что только леса переходят в агро-экосистемы. Территории, занятые лугами, остались приблизительно такими же, как 8 000 лет назад, но и здесь произошли значительные изменения. Существовавшие ранее луга превращались в агроценозы, в то время как территории, на которых когда-то были леса, в настоящее время относятся к пастбищам, то есть к лугам. Современное сочетание лесов, лугов и сельскохозяйственных угодий отображает различие в природе континентов. Доля лесов намного выше (33–44%) в Европе, России и Америке, чем на Среднем Востоке, в Африке и Океании, где леса покрывают всего лишь от 2 до 14%, и где преобладают луга (74–84%; WRI, 2000). Не совсем обычный в этом отношении континент — Азия, на котором относительно мало как лесов (18%), так и лугов (41%), а сельскохозяйственных земель больше, чем на любом другом континенте — 41%. Сравниться в этом с Азией может только Европа, не включая Россию. Пресноводные экосистемы — реки, озёра и заболоченные местообитания — занимают 1% поверхности Земли. Влияние человека на них очень велико: 60% крупных рек сильно или умеренно разделены различными дамбами и каналами (WRI, 2000), половина заболоченных земель была утрачена в XX веке (Myers, 1997). Береговые зоны определены (WRI, 2000) как территории, простирающиеся от приливных и субприливных зон, находящихся выше континентального шельфа, до прилегающих земель вплоть до 100 км от побережья. Таким образом, прибрежные зоны — это сочетание различных местообитаний, которые подверглись сильному влиянию человека, так как около 40% населения Земли живёт в пределах 100 км от береговой линии (WRI, 2000). Два специфических местообитания характерны для береговых территорий — это мангровые леса и коралловые рифы. Мангровые деревья в тропических регионах занимают около четверти площади береговой линии. Потери мангровых лесов огромны, по оценкам специалистов более половины их на нашей планете уже уничтожено (Kelleher et al., 1995). Деградация (обесцвечивание) коралловых рифов с недавнего времени стала серьёзной проблемой, которая, возможно, возникла благодаря повышению температуры моря из-за глобального потепления.

## **1.8. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить**

**Местообитание.** Местообитание вида составляет ту часть окружающей среды, которая может обеспечить вид ресурсами, необходимыми для существования популяций. В действительности, популяция может погибнуть даже

в подходящей среде обитания из-за неблагоприятных погодных условий или контактов с другими видами; таким образом, не все благоприятные местообитания постоянно заселены. Требования к окружающей среде видов с мелкими размерами особей очень специфичны, а значит, во многих ландшафтах для них пригодны только маленькие участки. Многие крупноразмерные виды, напротив, менее требовательны по отношению к среде обитания.

**Микроместообитания.** Значительная часть биоразнообразия на Земле связана с микроместообитаниями: упавшими деревьями и другими древесными остатками, телами погибших животных, навозными кучами, многочисленными и обширными полостями в почве под пологом леса, маленькими лужами, а также многими другими участками окружающей среды, дающими приют и пищу мелким организмам. Отдельные особи животных, растений и грибов могут даже при жизни быть микроместообитанием для паразитов, травоядных видов или для мицетофагов. Многие микроместообитания существуют недолго, а значит, виды, населяющие их, легко перемещаются в пространстве в поисках новых микроместообитаний.

**Связность.** Связность участков местообитания или соответствующих им местных популяций отражает ожидаемый поток мигрирующих особей из других популяций на рассматриваемый участок среды обитания. Изоляция — противоположность связности. Связность зависит как от структуры ландшафта (насколько удалены участки среды обитания друг от друга), так и от характеристик вида (скорость и дальность миграции). Связность часто измеряется с помощью расстояния до соседней популяции, но это не совсем верно; вместо этого лучше использовать критерии, описанные в разделе 1.4. Экологи, занимающиеся изучением ландшафтов, склонны описывать связность ландшафта в целом, хотя связность лучше сначала определить для каждого отдельного участка местообитания, а затем на основании этих данных можно получить приблизительные средние значения для ландшафта в целом. Емкость метапопуляций фрагментированных ландшафтов описывает способность данного ландшафта поддерживать жизнеспособность метапопуляции.

**Доисторические местообитания.** Наземные экосистемы появились около 500 млн. лет назад. В течение первой половины этого периода экосистемы состояли в основном из растений и редуцентов. Травоядные динозавры доминировали в юрском периоде, 200–150 млн. лет назад, что, возможно, привело к эволюции современных быстрорастущих цветковых растений, бурно развивавшихся в период их господства. В наземных экосистемах Земли 10–20 млн. лет назад преобладали леса, но когда климат на больших территориях стал суше, началась экспансия открытых растительных сообществ.

**Основные местообитания в наши дни.** Площадь суши на Земле составляет 130 млн. км<sup>2</sup>, при этом лесами покрыто менее четверти этой территории. Однако девственные, неподверженные антропогенным воздействиям

лесные экосистемы присутствуют только на 6% суши, т.е. всего лишь на 15% той площади, которую они занимали 8 000 лет назад. Предельно упрощенные агроценозы покрывают 28% суши.

## ГЛАВА 2. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЙ

### Вступление

Финский язык послужил источником всего лишь нескольких слов, которые широко используются другими народами. Одно из них, конечно, «сауна», второе — «аапа». Хотя нужно быть экологом, чтобы знать: аапа — это определенный тип низинного болота, открытая заболоченная местность. Вы сможете почувствовать, что такое болота аапа, если окажетесь в бореальных районах Финляндии севернее широты 63°. Вокруг вас будет простираться обширная заболоченная территория, лишенная деревьев, со множеством небольших открытых водоемов, а в довольно разнообразном растительном покрове преобладают осоки. Торфообразующий мох сфагнум, характерный для северных болот, покрывает лишь узкие, но часто очень длинные гребни, которые возвышаются до 1 метра над основным уровнем болота и создают удобные для человека проходы. Но никогда не знаешь, тянется такой проход до самого конца болота, или же, что бывает гораздо чаще, эти гребни неожиданно обрываются на самой его середине. На низинных болотах аапа всегда очень влажно, поскольку они могут образоваться только там, где обильные осадки выпадают в основном зимой в виде снега, а так как ландшафт равнинный, то территория, занятая болотами аапа, весной обычно залита водой. Самый простой способ попасть на болота аапа — это приплыть туда на лодке, поэтому первоначально вы окажетесь на берегу небольшой реки.

Болота аапа с их несметными тучами комаров непривлекательны для большинства людей, но они представляют собой специфическое местообитание для многих видов, которые предпочитают жить именно здесь, а в других местах встречаются крайне редко. Это мхи, сосудистые растения, и конечно, многочисленные виды болотных птиц. Болота аапа не только особое местообитание для болотных растений и животных, но они также образуют специфические экосистемы, отличные как от озерных, так и от наземных сообществ. В настоящее время экологи обсуждают роль болот аапа и других северных болот в связи с глобальным изменением климата. Повышение температуры и понижение уровня грунтовых вод увеличат выделение углекислого газа из торфа, но это будет — по крайней мере, частично — компенсировано ростом первичной продуктивности (Silvola et al., 1996). Кроме углекислого газа, на болотах аапа обильно выделяется метан, а при потеплении этот процесс пойдет еще интенсивнее (Nykänen et al., 1998). Сухое и теплое лето усилит выделение окиси азота — еще одного парникового газа, который образуется в болотах аапа и других заболоченных северных местностях (Martikainen et al., 1993). Из-за своей огромной протяженности северные

болота играют значительную роль в глобальной системе обратных связей, регулирующих динамику парникового эффекта и способствующих потеплению климата. Моя интерпретация результатов современных исследований состоит в том, что, вероятно, будет наблюдаться положительная обратная связь, поскольку повышение температуры усилит выделение парниковых газов из болот вообще и из низинных болот в частности. Однако возможно, что повышение температуры может сделать болота суше, и, таким образом, выделение метана уменьшится.

В Европе болота аапа стали такими, как они выглядят сегодня, примерно 10 000 лет тому назад, после завершения последнего ледникового периода. Следует отметить, что они никогда не были покрыты лесами. Крупнейший комплекс болот аапа в северной Европе вперемежку с другими типами болот, пересекаемых извилистыми реками с песчаными берегами, находился в районе Локка, на востоке Финской Лапландии. Его площадь составляла более 40 000 га нетронутых природных местообитаний. Здесь гнездились около ста тысяч птиц, а небольшие изолированные поселения людей выживали за счет рыболовства, охоты, выращивания картофеля, а на заливных пойменных лугах местные жители заготавливали сено, необходимое для разведения крупного рогатого скота. Одно из крупнейших болот аапа этого района, называемое Посоаапа, простиралось на 16 км. Никто не видел его после 1967 г., но мой учитель, профессор Хельсинкского университета Рауно Руухиярви, в 1958 г. прокладывал на этом болоте экологические профили и изучал растительность. Он и теперь хорошо помнит то, что видел 46 лет тому назад:

«Переход через Посоаапа с юга на север занял целый долгий день, а поскольку гребни пролегли в основном с запада на восток, то было трудно преодолевать большие мочажины (фларки), а также многочисленные мелкие лужи. Передо мной, до самого горизонта простирался великолепный ландшафт. Фларки, занимающие сотни гектаров, блестели разными цветами от белого до зеленого и ржаво-красного, в зависимости от растительности. Лес далеко на горизонте, изрезанный цепочкой голубых прогалин, был едва виден. Единственными звуками были голоса птиц и жужжание надоедливых слепней. В небе парили два сапсана, гоготанье линяющих гусей-гуменников и свист золотистых ржанок сопровождали одинокого ботаника в течение всего пути».

Интенсивное изучение птиц в районе Локка проводилось с 1959 по 1962 г. (Pessa et al., 1994). Здесь размножалось 111 видов при общей численности около 40 000 пар. Этот список включает 11 видов, которые в настоящее время в Финляндии находятся под угрозой исчезновения. Считалось, что в Локка гнездится почти одна треть от всей финской популяции краснозобого конька. Список одних только видов куликов был длинным и впечатляющим (примерное количество гнездящихся пар указано в скобках): черныш (3 830), турухтан (3 820), грязовик (750), бекас (590), щёголь (530), гаршнеп (295),

перевозчик (163), большой улит (130), средний кроншнеп (97), круглоносый плавунчик (94), золотистая ржанка (80), белохвостый песочник (55), галстучник (8), чибис (8), фифи (5), чернозобик (2), травник (2). Всего 17 видов и около 10 000 пар. А еще здесь гнездились 99 пар серого журавля.

Этот настоящий рай для болотных птиц в районе Локка исчез летом 1968 г., после создания водохранилища площадью 420 км<sup>2</sup>. Второе водохранилище — Порттипахта (220 км<sup>2</sup>), расположенное к западу от Локка, — было заполнено водой спустя несколько лет. Если ехать на автомобиле из Рованиеми до Ивало по шоссе E-75 (главная дорога, пересекающая с юга на север Восточную Лапландию), то вы проедете между двумя огромными водохранилищами. Порттипахта можно видеть с дороги, но для того, чтобы увидеть водохранилище Локка, надо свернуть на дорогу, идущую из Соданкюля, и доехать до деревни Локка. А как выглядит Локка сегодня? Это большое озеро, хотя, когда уровень воды низкий, его площадь уменьшается почти на половину, частично обнажая утраченные местообитания, теперь, конечно, совершенно измененные. Сообщество птиц значительно преобразилось (Pessa et al., 1994). Неудивительно, что численность куликов сократилась примерно до 10% от той, какой она была до создания водохранилища; значительно увеличилось количество чаек и крачек; численность уток и других водоплавающих птиц уменьшилась примерно на 2/3. Успешность размножения уток значительно снизилась. Рыболовство стало наиболее важным видом хозяйственной деятельности для местного населения, особенно с тех пор, как в это водохранилище были выпущены сига. С 1975 по 1995 г. уловы рыбы в среднем составляли около 5 кг на 1 гектар (Sutela, Mutenia, 2001).

\*\*\*

В 1958 г., когда стало известно, что компания Кемийоки Ltd. планирует строительство водохранилищ в Локка и других местах Лапландии, Финская Ассоциация Охраны Природы, неправительственная организация, основала комитет для проведения экологических исследований природы тех районов, которые предполагалось хозяйственно осваивать. Секретарем этого комитета стал профессор Руухиярви. В своей статье, опубликованной в 1970 г., он описал трудности, с которыми столкнулся этот комитет. В настоящее время в Финляндии, как и в других странах Европейского Союза, всесторонняя оценка воздействия крупных проектов на окружающую среду является обязательной. В 1958 г. правительство Финляндии не требовало проведения такой оценки, однако компания Кемийоки Ltd. в ответ на вежливую просьбу о финансировании внесла-таки символическую сумму. Тогда еще не было защитников окружающей среды, которые могли бы громко заявить о себе, и ученые только попросили разрешения документировать то, что вскоре должно быть утрачено.

Хотя местообитания продолжают исчезать, сегодня вопросы защиты окружающей среды широко обсуждаются в Европе. Для большинства людей становится очевидным тот факт, что в результате антропогенного воздействия от многих естественных местообитаний практически ничего не осталось. Эти проблемы не просто обсуждаются — уже устанавливаются допустимые пределы того вреда, который люди могут наносить окружающей среде. Компания Кемийоки Ltd., которая занимается эксплуатацией водохранилищ Локка и Порттипахта, наконец, поняла, что нынешняя ситуация с охраной окружающей среды отличается от той, какая была в 1960-е гг. Они планировали построить еще одно водохранилище — Вуотос. Это строительство было задумано ещё в те самые годы, одновременно с проектами водохранилищ Локка и Порттипахта. Компания Кемийоки Ltd. приобрела земли в районе, который должен был стать третьим гигантским водохранилищем, и вырубил там большую часть лесов. После этого в тех местах уже не осталось старых лесных массивов. Однако тогда им пришлось приостановить все работы. В 1982 г. правительство приняло решение о нецелесообразности создания водохранилища Вуотос. Но компания вместе с местной администрацией не отказались от своих планов. И действительно, — другое правительство в период экономического спада 1992 г. дало добро на строительство водохранилища. Это решение вызвало длительный судебный процесс по поводу лицензирования такой деятельности. По ходу рассмотрения дела случился небольшой скандал, когда выяснилось, что компания Кемийоки Ltd. устраивала приемы для гражданских чиновников и прочих представителей власти.

Изучение территории, на которой планировалось создать новое водохранилище (250 км<sup>2</sup>), и оценка возможного ущерба окружающей среды были проведены в 1994 г. (Itämies et al., 1994). Это исследование включало анализ растительности и почвы, малых водоемов с населяющими их растениями и животными, редких и исчезающих видов сосудистых растений, лишайников, грибов, дневных и ночных бабочек, почвенных беспозвоночных, а также птиц. Кроме того, были подсчитаны урожаи лесных ягод и грибов. Специально изучались местообитания, которые должны были больше всего пострадать. В их число вошла единственная крупная река, сохранившаяся в Лапландии, — Кемийоки (на протяжении 53 км), специфические местообитания, создававшиеся человеком в течение сотен лет вокруг деревень, и болота — от открытых болот аапа до заболоченных ельников. В этом регионе уже не осталось природных лесов. Но Итямиес и его коллеги (Itämies et al., 1994) пришли к выводу, что постепенно леса могут восстановиться до первоначального состояния, тогда как утрата местообитаний, затопленных водохранилищем, будет невозможной. Неудивительно, что в таком большом и разнообразном регионе как Вуотос группа компетентных полевых биологов открыла десятки редких и исчезающих видов (Itämies et al., 1994).

Тяжба, начавшаяся в 1992 г., переходила из одного суда в другой, и казалось, что она будет тянуться вечно. Но судебный процесс был, в конце концов, завершен, и, к удивлению многих, Финский высший административный суд 18 декабря 2002 г. отказал в выдаче лицензии (Водного Акта) на работы в районе Вуотос по строительству дамбы согласно представленному проекту. Такое решение было основано на оценке долговременного и невосполнимого ущерба, который водохранилище нанесло бы местообитаниям и природе вообще. И решение было окончательным. «Это одна из крупнейших побед в истории нашей организации», — сказал господин Эро Ирйо-Коскинен, директор Финской ассоциации охраны природы. «Мы посвятили почти 10 лет только последней стадии этой долгой борьбы», — отметил Тапани Веистола, специалист по программе «Natura-2000» (Общеввропейская сеть охраняемых территорий для защиты биоразнообразия), представляющий Финскую Ассоциацию охраны природы. А затем он добавил: «Регион Вуотос был исключен из программы «Natura-2000» в 1998 г., и его экологическая ценность оказалась проигнорирована. Высший Административный Суд возвратил это дело в Правительство в 2000 г. С тех пор Правительство, вопреки нашим ожиданиям, не сделало ничего, чтобы сохранить эту местность, относящуюся к программе «Natura-2000». Но теперь ситуация изменится». В самом деле, — болота Вуотос были признаны Европейским Союзом «Ключевой орнитологической территорией (ИВА)», т.е. территорией, имеющей большое значение для гнездования и, значит, для охраны птиц, а в январе 2004 г. эти болота были включены в сеть «Natura-2000». Как и следовало ожидать, компания Кемийоки Ltd. подала апелляцию на это решение — надеясь, что в будущем они смогут построить малые гидроэлектростанции на реке Кемийоки.

## 2.1. От потребностей видов к глобальным изменениям

Казалось бы, описание видовых местообитаний — простейшая задача для компетентного эколога, но, как было показано в предыдущей главе, это не так. Если трудно определить, что именно составляет местообитание вида, то количественная оценка утраты местообитаний тоже не проста. Утрата местообитания сама по себе — не простое явление, что понятно уже из выражения: «утрата и фрагментация местообитания». Одна из трудностей — пространственные масштабы: утрата местообитания может и должна быть оценена с использованием различных пространственных масштабов. Экологи обычно оценивают потребности какого-либо вида «X» в ресурсах окружающей среды по потребностям конкретных популяций, что подразумевает изучение небольших территорий — обычно не свыше 1 км. Напротив, если ут-

рата местообитаний рассматривается в средствах массовой информации, то обычно речь идёт о гораздо более масштабных потерях с утратой целых экосистем — таких, например, как вырубка лесов под сельскохозяйственные угодья или осушение болот.

Насколько быстро исчезают тропические леса? По оценкам Института мировых ресурсов (WRI, 2000) они относятся к категории девственных лесов, определяемых как «относительно ненарушенные, крупные, естественные лесные экосистемы» (см. рис 1.10). Подобные леса имеют очень большую пространственную протяженность, но на практике основная проблема связана вовсе не с охраной обширных нетронутых местообитаний. Так, для сохранения европейских бореальных лесов начали создавать «ключевые лесные участки», площадь которых в Финляндии в среднем составляет только 0,5 га (разд. 5.3). В итоге, если использовать критерий Института мировых ресурсов (2000), то в южной Финляндии вообще не осталось девственных лесов, но, принимая во внимание все леса, даже небольшие, которые могут считаться естественными или частично естественными, их общая площадь составляет не менее 100 000 га.

Безусловно, нет единого масштаба, который следовало бы принимать при решении вопросов, связанных с утратой местообитаний. В какой-то степени различие между очень большими и очень малыми масштабами аналогично различию между попытками сохранения видов, с одной стороны, и популяций — с другой. Виды, которым грозит исчезновение в глобальном масштабе, находятся на верхней позиции списка глобальных задач охраны природы, тогда как усилия на национальном и региональном уровне сосредоточены на охране популяций, которые могут исчезнуть. В силу этих причин популяционный уровень оказывается фундаментальным (разд. 5.1):

(1) Шансы на выживание вида уменьшаются по мере сокращения количества популяций, и вид вымирает, когда исчезает последняя популяция.

(2) С точки зрения значимости популяций для экосистем и той роли, которую экосистемы играют в жизни человеческого общества, важно существование популяции в локальном сообществе и в экосистеме, а не то, выживет ли какой-либо конкретный вид где-нибудь еще или нет.

(3) Для того, чтобы люди могли наслаждаться природой, не затрачивая значительных средств на преодоление больших расстояний, важно, чтобы густая сеть местообитаний сохранялась по всей территории Земли.

(4) Доскональное осмысление процессов вымирания видов требует понимания того, что происходит внутри популяций.

Для меня как популяционного эколога профессиональный интерес к утрате местообитаний и их фрагментации связан с рассмотрением данной проблемы на уровне популяций и метапопуляций. Поэтому меня особенно интересуют механизмы, поддерживающие их жизнеспособность. Ответ на воп-

рос о пространственных масштабах утраты местообитаний связан с изучением их фрагментации. Фрагментация местообитаний оказывается одним из ключевых процессов, приводящих к их потере, и его необходимо исследовать, используя несколько различных масштабов. К чему приведет утрата какого-либо местообитания, или, наоборот, его сохранение в небольших или крупных фрагментах — один из классических вопросов в природоохранной биологии. Ответы на эти вопросы я рассмотрю в главах 3 и 4.

Цель настоящей главы — двоякая. В следующем разделе я проанализирую существующие представления о популяции и метапопуляции, и рассмотрю разные типы утраты местообитаний, а также основные экологические последствия этой утраты. Данный раздел служит преамбулой к главе 3, которая более детально рассматривает мнения экологов по поводу реакции популяций на утрату местообитаний, а также к главе 4, где я попытаюсь подвести итог тому, как популяции реагируют на утрату местообитаний и их фрагментацию. Далее в этой главе я перейду к рассмотрению процессов утраты местообитаний в совершенно ином пространственном масштабе — в масштабе всей нашей планеты. Я вкратце представлю результаты анализа отобранных мною фактов и цифр, что вполне достаточно для целей этой книги. Сделать всеобъемлющий обзор эмпирических данных о глобальной утрате местообитаний — титанический труд, который может быть предпринят крупными исследовательскими коллективами и организациями.

## 2.2. Четыре варианта утраты местообитания

Если вырубает какой-либо участок леса, и эта земля становится, например, частью города, то площадь вырубленного лесного массива оказывается потерянной для населяющих его видов. В данном случае процесс утраты местообитания совершенно очевиден. Но, как правило, для рассмотрения всех вариантов такой утраты, которые отличаются друг от друга степенью радикальности, необходим более сложный подход. Во-первых, мы можем провести различие между утратой качества и утратой количества. Последняя представляет собой такую тотальную утрату качества местообитаний, что утраченным оказывается всё — по крайней мере, когда речь идет об уничтожении местообитаний узкоспециализированных видов. Вырубка — не самое подходящее местообитание для большинства видов обитателей лесных массивов, однако ухоженные и расчищенные леса все же сохраняют некоторые характеристики природного леса. У тысяч видов, населяющих леса, существует широкий диапазон ответных реакций на изменения местообитаний, возникающие в процессе эксплуатации лесов, — начиная с того, что популяции широко распространенных видов вообще никак не реагируют

на некоторые внешние воздействия, и заканчивая полным исчезновением популяций более чувствительных видов.

Утрата качества местообитания и его количества (территории) могут относиться к одному конкретному участку. Две другие формы утраты местообитаний относятся к нарушению пространственных взаимосвязей между многочисленными фрагментами и к временным изменениям в качестве (табл. 2.1). Общим знаменателем оказывается отсутствие доступа видов к местообитанию, что может происходить либо в пространстве из-за уменьшенной связности, либо во времени из-за уменьшения непрерывности (см. разд. 1.4). Отсутствие доступа возникает из-за специфических свойств жизненного цикла организмов, — например, ограниченной способности пересекать пространство чуждой для них среды или из-за невозможности выжить в каком-либо месте и дожидаться возврата благоприятных условий. На практике утрата доступа к местообитанию зачастую включает в себя как пространственные, так и временные компоненты, поскольку динамика ландшафта создает непостоянную мозаику местообитаний, затрудняющую выживание видов.

Таблица 2.1. Четыре типа утраты местообитаний и их первичные последствия для динамики популяции

---

**Утрата качества.** Уменьшение скорости роста популяции, возможно также увеличение колебаний скорости роста, уменьшение емкости среды и увеличение темпа эмиграции; увеличение флуктуаций численности популяции и уменьшение размера популяции, увеличение риска вымирания популяции.

**Утрата количества (территории).** Сокращение размера популяции, усиление краевых эффектов, увеличение темпа эмиграции, повышение риска вымирания популяции.

**Утрата связности.** Сокращение темпа иммиграции и колонизации, увеличение вероятности того, что фрагменты местообитания останутся незаселёнными, уменьшение скорости роста метапопуляции; увеличение риска вымирания метапопуляции.

**Утрата целостности.** Дальнейшее сокращение темпа иммиграции и заселения местообитаний, так как новые местообитания появляются далеко от существующих популяций; увеличивающийся риск вымирания метапопуляции.

---

**Утрата качества местообитания.** Четыре процесса популяционной динамики обуславливают изменения размера популяции: рождаемость, смертность, эмиграция и иммиграция. Качество местообитания может влиять на каждый из этих процессов, причём высокое качество обычно увеличивает коэффициент рождаемости и иммиграцию, и снижает смертность и эмигра-

ресурсе возрастают. Эти предположения в отношении динамики популяции приводят к простой модели, которая рассматривается в блоке 2.1. Эта модель называется *Моделью предельной численности (Ceiling Model)*, поскольку считается, что отрицательное воздействие размера популяции на скорость роста проявляется только тогда, когда численность популяции превышает некий критический предел (другие формы зависимости от плотности также могут рассматриваться, но это не оказывает существенного влияния на предсказания модели).

### Блок 2.1. Модель предельной численности популяции

Модель предельной численности (Milne, 1957, 1962) — это альтернатива для логистической модели, простое математическое описание процессов регулирования популяции. В логистической модели (см. уравнение 3.1 в главе 3) скорость прироста популяции (в расчете на одну особь) снижается линейно при увеличении размера популяции. В модели предельной численности зависимость скорости роста популяции от плотности вступает в силу только тогда, когда размер популяции превышает предельную емкость среды, и в этот момент рост популяции резко прерывается, а её размер будет соответствовать предельной численности, т.е. максимальному количеству особей, способных обитать на данной площади. Самая типичная экологическая ситуация, для которой может быть применена данная модель, — это популяция с территориальным поведением особей, когда неизменно количество участков, пригодных для обитания, и особи способны размножаться лишь до тех пор, пока не будет занята последняя территория. В действительности у видов, имеющих индивидуальные участки обитания, зависимое от плотности снижение роста численности начинает происходить даже при более низких значениях плотности. С другой стороны, эта модель может быть применена в качестве простого описания динамики популяции даже для видов, не обладающих территориальным поведением.

Модель предельной численности может выражаться следующими уравнениями:

$$n_{t+1} = \min(n_t + r_t, k); \text{ если } 0 \leq n_{t+1} \leq k; \text{ вымирание при } n_{t+1} < 0$$

где  $n_t$  — натуральный логарифм размера популяции ( $N_t$ ) в момент времени  $t$ ,  $k$  — логарифм предельной численности популяции ( $K$ ), а  $r_t$  — случайная величина, с нормальным распределением, средним значением  $r$  и дисперсией  $\sigma^2$ . Модель допускает, что численность популяции колеблется между поглощающей нижней границей, при достижении которой популяция вымирает, и верхней границей (предельной численностью). Колебания популяции вызываются стохастичностью окружающей среды. При использовании диффузного подхода (метод случайного поиска) для анализа этой модели (Lande, 1993; Foley, 1994; Middleton et al., 1995) ожидаемое время вымирания популяции при значении  $r > 0$  и при начальном мак-

симальном значении численности  $k$ , определяется как:

$$T(K) = K^s / sr [1 - (1 + sk) / \exp(sk)] \quad (B\ 2.1),$$

где  $s$  для краткости обозначает  $2r/\sigma_e^2$ . Для достаточно больших значений  $sk$  выражение в квадратных скобках близко к 1, и, следовательно, это уравнение упрощается:

$$T(K) \sim K^s / sr \quad (B\ 2.2)$$

Данная модель показывает, что риск вымирания популяции увеличивается при уменьшении  $K$ , при уменьшении  $r$ , и при увеличении дисперсии  $r$ . Зависимость времени вымирания популяции от предельных значений её численности (насколько быстро уменьшается риск вымирания с увеличением размера популяции) — определяется отношением скорости роста популяции к дисперсии этой скорости. Этот результат был получен для модели, в которой игнорируется стохастичность демографических показателей. И. Хански (Hanski, 1998a) сравнил зависимость времени вымирания популяции от её предельной численности, предсказанной в уравнении (B 2.1) и выведенной из сопоставимой модели (Foley, 1997) с учетом как демографической стохастичности ( $\sigma_d^2$ ), так и стохастичности среды ( $\sigma_e^2$ ). Для значений  $\sigma_d^2/\sigma_e^2 < 1$ , что, вероятно, справедливо для большинства природных популяций, зависимость (B 2.1) слабо меняется при добавлении в модель демографической стохастичности (рис. 2 из Hanski, 1998a).

Модель предельной численности популяции может быть использована для оценки риска исчезновения популяции или, наоборот, для прогнозирования срока её существования. Удобнее изучать изменения логарифма размера популяции, чем сам размер популяции, потому что размер популяции изменяется экспоненциально (2.1). Умножение на арифметической шкале соответствует сложению в логарифмической шкале, и величина, которую мы добавляем к логарифму размера популяции для получения следующей величины, имеет нормальное распределение со средним  $r$  и дисперсией  $s_e^2$ . Таким образом, величина  $r$  показывает ожидаемую тенденцию изменения (численность популяции растёт, если  $r > 0$ ), тогда как наблюдаемые год от года колебания численности, оцениваемые посредством  $s_e^2$ , представляют собой «шум», отражающий фактические отклонения размера популяции от ожидаемой тенденции. Интуитивно ясно, что чем больше в популяции тенденция к росту по сравнению с этим «шумом», тем вероятнее, что популяция будет действительно расти. В модели предельной численности соотношение  $2r/s_e^2$ , обозначаемое как  $s$ , играет решающую роль, поскольку время, необходимое для вымирания популяции, первоначально имеющей предельную численность, получается возведением  $K$  в степень  $s$  (блок 2.1):

$$T(K) \sim K^s / sr \quad (2.1)$$

На рисунке 2.1 показана зависимость времени существования популяции от её предельной численности при малых и больших значениях  $s$ . После этого подробного обсуждения теоретических основ динамики популяции вер-

немся к вопросу о качестве местообитания и к тому, как это качество могло бы повлиять на динамику популяции. Если ухудшение качества местообитания уменьшит рождаемость или увеличит смертность, или произойдет то и другое, тогда реакция популяции проявится в уменьшении  $r$ , и при прочих равных условиях приведет к сокращению времени существования популяции (рис. 2.1). В зависимости от биологии вида ухудшение качества местообитания может значительно влиять, а может и не оказывать воздействия на предельную численность  $K$  и дисперсию скорости роста  $\sigma_e^2$ . Если воздействие имеет место, то, вероятнее всего,  $K$  — уменьшится, а  $\sigma_e^2$  увеличится, что, в свою очередь, сократит продолжительность существования популяции в соответствии с уравнением (2.1).

Изучая динамику численности популяции обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus*), К. Клок и А. Де Рус (Klok, De Roos, 1998) сравнили влияние сокращения площади местообитания (считая, что это уменьшит количество занятых видом участков, и, следовательно,  $K$ ) и ухудшения качества местообитания (считая, что это снизит скорость роста популяции, т.е.  $r$ ) на размер популяции и на время, необходимое для её вымирания. Их модель включала демографическую стохастичность и была более сложной, чем простая модель предельной численности. Эти исследователи пришли к выводу, что, хотя ожидаемый размер популяции, очевидно, определяется площадью местообитания, однако на время вымирания сильнее влияет качество местообитания, поскольку последнее сказывается на скорости роста популяции, которая в

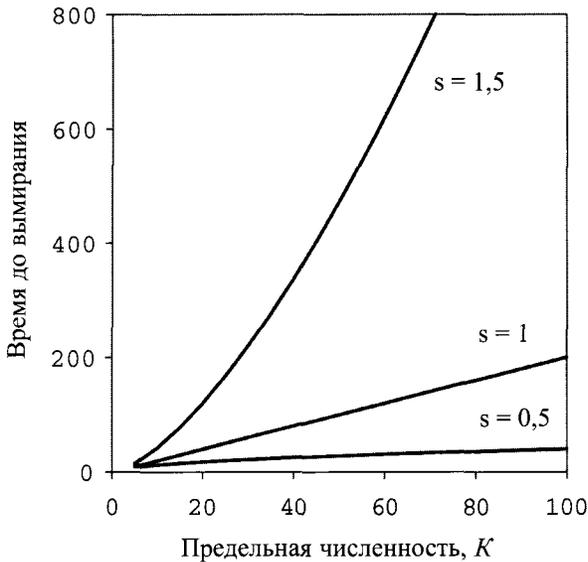


Рис. 2.1. Время вымирания популяции, как функция её предельной численности ( $K$ ) и параметра  $s$  ( $=2r/\sigma_e^2$ ) в модели предельной численности (уравнение 2.1, см. также блок 2.1). (Ориг.).

свою очередь влияет на время вымирания, как и в простой модели предельной численности. Вопрос о том, что сильнее влияет на выживание популяции — качество местообитания или его площадь, — в последнее время обсуждается в контексте рационального использования местообитаний и их охраны. Мы обсудим этот спорный вопрос в разделе 4.6, а здесь лишь отметим, что хотя для уменьшения скорости вымирания популяции эффективнее удвоить значения  $r$ , чем  $K$ , но на практике может оказаться, что проще удвоить величину  $K$  (увеличением площади местообитания), нежели  $r$  (улучшением качества местообитания).

Уравнение (2.1) применимо к ситуациям, где ожидается рост популяции ( $r > 0$ ). Качество местообитания может ухудшиться до такой степени, что ожидаемый рост становится отрицательным — и популяция, несомненно, вымрет, если она не будет спасена посредством иммиграции из других популяций. В этом случае потеря качества местообитания превращает популяцию-источник в популяцию-сток; это будет рассмотрено далее в разделе 3.3. В нашей простой модели игнорируется «шум», — таким образом, значение  $r$  разграничивает две ситуации: когда качество местообитания ухудшено, но не полностью утрачено ( $r$  остается положительным), и когда местообитание потеряно полностью ( $r$  становится отрицательным). В реальном мире с произвольно меняющимися условиями окружающей среды положение дел сложнее, потому что реальное значение имеет только знак величины  $(r - \sigma_e^2/2)$  (которая называется стохастической скоростью роста), а не знак  $r$  как таковой. Я вернусь к этому обстоятельству в разделе 4.3.

Потеря качества местообитания в более крупных пространственных масштабах часто происходит из-за потери микроместообитаний в рамках соответствующего макроместообитания. Например, интенсивно эксплуатируемые бореальные леса северной Европы могут сохраняться как бореальные леса, в которых доминирует ель. Однако для них характерно незначительное количество мертвой древесины по сравнению с крупными лесными природными массивами, и поэтому они утратили качество среды для тысяч видов, которые так или иначе зависят от микроместообитаний в мертвой древесине (разд. 2.5). Безусловно, надо признать, что в настоящее время важным фактором трансформации качества местообитаний на Земле становится изменение климата. Именно оно вызвало изменение численности видов и сдвиги в характере их распространения (Parmesan et al., 1999; Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003). Предполагается, что именно климатические изменения станут главной причиной исчезновения видов в ближайшем будущем (Thomas et al., 2004a; более подробно об этом в разд. 4.8 и 5.1).

**Утрата площади.** Утрата количества местообитания означает потерю площади. На уровне особи утрата площади не обязательно влияет на рождаемость или смертность индивидуумов, находящихся на сохранившейся час-

ти местообитания. Эта территория может оказаться почти незатронутой при сокращении площади других участков в пределах обширного первоначального местообитания. На уровне популяции потеря площади имеет несколько последствий, из которых наиболее очевидное — это уменьшение емкости среды: при прочих равных условиях меньшая площадь будет поддерживать меньшую популяцию. В модели предельной численности уменьшение  $K$  сократит ожидаемую продолжительность жизни популяции, независимо от величин скорости роста и ее дисперсии (рис. 2.1). Другое, менее очевидное последствие сокращения территории — это уменьшение пространственной неоднородности качества оставшейся части местообитания.

Может показаться, что последствия утраты местообитания не столь пагубны, если в первую очередь утрачиваются малопригодные (менее качественные) местообитания, а сохраняются более пригодные (высококачественные) участки. Это в какой-то степени верно. Но на практике есть две причины, по которым уменьшение пространственной неоднородности качества местообитаний из-за утраты площади заслуживает особого внимания. (1) Часто бывает, что как раз высококачественные местообитания утрачиваются в первую очередь, особенно если качество коррелирует с продуктивностью. (2) Реальное качество среды в каком-то определенном месте в каком-то конкретном году зависит как от пространственных особенностей местообитания, более или менее постоянных, так и от меняющихся со временем условий окружающей среды. Это означает, что участок местообитания, представляющий наибольшую ценность для данного вида в конкретном году, в другой год будет для него второстепенным, и наоборот.

Мой излюбленный пример — это качество луговых местообитаний обыкновенной шашечницы (Hanski, 1999). Результаты этого исследования были впоследствии широко применены для ряда других видов, в том числе для других видов шашечниц (Ehrlich, Hanski, 2004a). Обыкновенная шашечница встречается на сухих лугах, где растения, на которых кормятся гусеницы (*Plantago lanceolata* и *Veronica spicata*), имеют наибольшие шансы успешно конкурировать с доминирующими травами. Но в засушливые годы сухие луга на скальных выходах с тонким слоем почвы оказываются слишком сухими: растения вянут, и гусеницы погибают от голода. В эти годы самки бабочек, которые отложили яйца на лугах с более мощным почвенным слоем, имели наибольший успех в размножении. Отсюда следует вывод, что не существует какого-то одного, наилучшего для данного вида местообитания, и долгосрочные локальные популяции наиболее успешны в местообитаниях, неоднородных по условиям окружающей среды, а, соответственно, метапопуляции успешны там, где сеть участков местообитаний включает разнородные фрагменты. Сокращение площади местообитаний неизбежно отсекает какую-то часть неоднородности, которая прежде смягчала колебания численности популяции в ответ на изменения условий окружающей среды, и,

следовательно, уменьшение площади местообитания вероятнее всего увеличит дисперсию скорости роста популяции.

Возвращаясь снова к модели предельной численности, мы видим, что увеличение дисперсии скорости роста повышает риск вымирания популяции (рис. 2.1). Рис. 1.3 дает убедительный практический пример того, как уменьшение неоднородности среды обитания усиливает амплитуду колебаний численности популяции, что в конечном итоге увеличивает риск её вымирания. Взаимосвязь между площадью местообитания, пространственной неоднородностью и риском вымирания — одна из причин того, что на более мелких участках обитает меньше видов, чем на крупных. Эта зависимость «виды – площадь», чрезвычайно важная проблема популяционной и природоохранной биологии, будет обсуждаться в разд. 4.7.

Что касается малых и относительно малых участков местообитаний, то сокращение их площадей может оказывать влияние даже на особей, а не только на популяции. Сокращение площади, вероятно, увеличит краевые эффекты (разд. 4.3), которые отражают изменение (обычно ухудшение) среднего качества местообитаний на протяжении всей оставшейся территории. На небольших по размерам участках процессы эмиграции и иммиграции могут оказаться чувствительными к изменению фактической площади. Как правило, вероятность эмиграции особей с небольшого участка местообитания должна увеличиваться при уменьшении его площади, поскольку вероятность случайного пересечения особью границы небольшого участка выше, чем границы крупного, и чем чаще особь пересекает границу участка, тем вероятнее, что она эмигрирует. С другой стороны, более крупные участки оказываются более крупными мишенями для мигрирующих особей, и поэтому интенсивность иммиграции должна возрастать с увеличением площади участка. Как именно интенсивность эмиграции и иммиграции изменяются в зависимости от площади участка, зависит от биологии конкретного вида. На рис. 2.2 приведены результаты исследования бабочки-перламутровки (*Procllossiana eunomia*) (Petit et al., 2001). Этот анализ — первый опыт применения статистической модели (Hanski et al., 2000) для обработки обширного материала (мечение особей с последующей их повторной поимкой), собранного в течение нескольких лет на сети участков местообитаний, значительно отличающихся по площади. Полученные параметры позволяют смоделировать ситуацию и получить взаимосвязи, показанные на рис. 2.2.

Допуская, что скорость потери особей из-за эмиграции возрастает вместе с увеличением отношения протяженности границы участка к его площади, то есть вместе с уменьшением площади, и, предвидя, что рост популяции примерно пропорционален площади, можно предположить наличие некоего критического размера участка, ниже которого локальная популяция вымирает. При таком размере участка рост популяции достаточен лишь для компенсации потерь, вызванных эмиграцией, однако на участках, размер которых

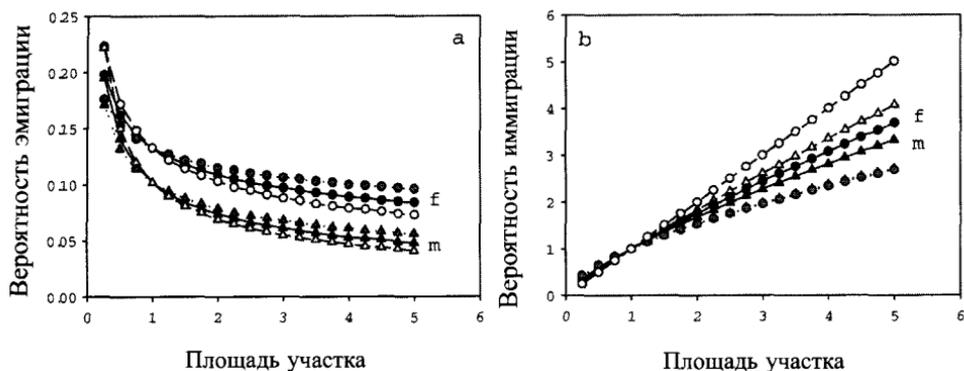


Рис. 2.2. Зависимость (а) вероятности ежедневной эмиграции и (б) интенсивности иммиграции бабочки-перламутровки (*Proclossiana eunomia*) от площади участка обитания. Используемые параметры получены в результате анализа обширного материала, собранного при проведении многолетнего эксперимента (мечение особей с последующей их повторной поимкой) на метапопуляции, населяющей сеть местообитаний. Линии с черными символами показывают средние величины для самок и самцов, линии с белыми и серыми символами обозначают 95%-ные доверительные интервалы. На рис. (б) интенсивность иммиграции фактически зависит от того, насколько близко источники иммиграции расположены к участку, на который происходит вселение особей. Поэтому в данном случае интенсивность иммиграции зависит практически только от площади участка (значения параметров из Petit et al., 2001) (Ориг.).

ниже критического, этот рост недостаточен (Skellam, 1951; Okubo, 1980). Вот еще один пример порогового феномена в популяционной динамике, который мы будем обсуждать в разд. 4.3. Недавняя теория Р. Кантрелля и К. Коснера (Cantrell, Cosner, 2001) принимает во внимание геометрическую форму участка. При этом получается, что скорость эмиграции выше для участков, обладающих более протяженными границами. В условиях фрагментированного ландшафта высокая интенсивность миграции, вероятно, усилит общую смертность, так как мигрирующие особи погибают чаще; к тому же высокая интенсивность миграции может понизить общую рождаемость, поскольку мигранты теряют время и, вследствие этого, потенциальную возможность размножения. Выраженность таких эффектов зависит от того, сколько времени мигрирующие особи тратят на перемещения вдали от мест размножения, а это в свою очередь зависит от степени фрагментации местообитания и послужит темой для следующего раздела.

**Утрата связности.** Для любого ландшафта трудно представить фрагментацию местообитания без утраты его площади. Однако нетрудно найти примеры отдельных ландшафтов с приблизительно равной общей площадью местообитаний, но с разной степенью их фрагментации. Большинство эко-

логов согласны с тем, что фрагментация местообитания происходит, когда местообитания утрачиваются таким образом, что средняя связность (разд. 1.4) остающегося ландшафта меньше, чем исходного (нетронутого) ландшафта. Хотя утрата местообитаний и их фрагментация — взаимосвязанные процессы, полезно разложить этот единый феномен на составляющие, среди которых выделяется утрата связности.

Влияние утраты связности местообитаний на важнейшие параметры динамики популяции более всего заметно на уровне метапопуляции, где ключевые переменные представляют собой относительное время, проведенное вне местообитания, в матриксе, и отношение всех случаев иммиграции в данной метапопуляции ко всем случаям эмиграции. Как правило, эмиграция особей из участков местообитания не уменьшается в результате фрагментации и потери связности, потому что особи в каком-то конкретном фрагменте, вообще говоря, не ощущают, насколько раздробленным является окружающий ландшафт. Одно из исключений — это некоторые птицы и млекопитающие, которые могут исследовать окружающий ландшафт вокруг места рождения прежде, чем примут решение о передвижении (см. рис. 3.4). Напротив, согласно определению (разд. 1.4), потеря связности уменьшает шансы мигрирующей особи добраться до нового участка местообитания и приводит к ее более длительному нахождению в окружающем ландшафте (матриксе), — в итоге значительно уменьшается время на реализацию многих важных функций, связанных с размножением.

Ясно, что если эмиграция осталась прежней, а иммиграция в другие участки местообитания сократилась, — так как больше особей погибает во время миграции или, по крайней мере, мигранты проводят больше времени за пределами подходящего участка, — то равновесие между рождаемостью и смертностью в метапопуляции смещается в сторону смертности. Если это смещение достаточно велико, то метапопуляция, очевидно, потеряет жизнеспособность. В классической модели метапопуляции, где предполагается равновесие между локальными вымираниями и повторной колонизацией в данный момент пустующих, но подходящих местообитаний, потеря связности аналогично уменьшит скорость колонизации, и равновесие между вымираниями и колонизациями сместится к более низкому значению численности и, в конечном счете, к вымиранию метапопуляции. Эти процессы будут рассмотрены в главе 3.

Давайте вернемся к метапопуляциям бабочек в сильно фрагментированных ландшафтах. В предыдущем разделе мы использовали результаты экспериментов по отлову предварительно помеченных особей для моделирования их перемещения между фрагментами местообитания. Эту модель можно использовать для того, чтобы оценить насколько быстро сокращается интенсивность иммиграции на конкретном участке местообитания при уменьшении его связности с возможными популяциями-донорами в пределах ме-

лизируется в разделе 3.7, но мы не можем надеяться, что эволюция устранил существующую угрозу массового исчезновения видов, которая вызвана антропогенными изменениями — потерей и фрагментацией местообитаний.

**Утрата непрерывности.** Связность описывает пространственные связи между участками местообитания и локальными популяциями, населяющими эти фрагменты. С течением времени качество местообитания не обязательно остается неизменным в каждой конкретной точке ландшафта, — это особенно важно понимать при работе с достаточно длительными периодами времени. Качество местообитания изменяется как под влиянием природных процессов, на чем я вкратце остановлюсь ниже, так и в результате хозяйственной деятельности человека. Утрата непрерывности возникает из-за возрастания временной изменчивости качества местообитаний, после чего особи и их потомство не могут найти приемлемых условий существования на участках, ранее населенных этим видом (разд. 1.4). Утрата непрерывности представляет собой утрату доступа к местообитаниям во времени, а не в пространстве. На практике доступ к местообитанию в пространстве (т.е. связность) и доступ к местообитанию во времени (непрерывность) часто оказываются взаимосвязаны.

Внутри таких крупных местообитаний, как лес, небольшие специфические микроместообитания, например, лесной детрит, плодовые тела грибов, трупы животных и им подобные утрачиваются из-за природных процессов распада, однако они постоянно образуются вновь. Количество микроместообитаний, таким образом, всегда отражает скорость их исчезновения и появления. Некоторые виды, например, жук-трухляк *Pytho kolwensis*, о котором шла речь во вступлении к главе 1, весьма придирчив в выборе микроместообитаний и обитает только в упавших стволах больших хвойных деревьев определенного вида. Тем не менее, этот жук довольно обычен в природных лесных сообществах, потому что деревья, подходящие для его существования, появляются регулярно, заменяя те из них, которые в результате разложения становятся непригодными. В девственном лесу эти два процесса уравновешивают друг друга, хотя территория, на которой достигается такое равновесие, будет довольно велика, а временные колебания доступности местообитаний на малых участках могут оказаться огромными. Но наиболее часто жук-трухляк *P. kolwensis* встречается во влажных хвойных лесах, где пожары редки, и древостой обновляется в основном за счет зарастания окон, образующихся в насаждениях при выпадении отдельных деревьев. В таких лесах упавшие стволы крупных хвойных деревьев встречаются довольно часто в пределах относительно малых площадей — т.е. степень непрерывности этого местообитания довольно высока.

Количественные данные, характеризующие непрерывность местообитаний появились благодаря работе моего бывшего студента Никласа Вальбер-

тапопуляции. На рис. 2.3 приведены данные, полученные при изучении бабочки шашечницы сетчатой (*Melitaea diamina*) (Ovaskainen, 2003). Как и ожидалось, более изолированные участки местообитания принимают меньше особей-иммигрантов, чем менее изолированные участки. Результаты, продемонстрированные на рис. 2.3, относятся к участкам местообитания и к популяциям в пределах одной сети, а не к различным сетям, которые могут отличаться меньшей или большей связностью. Новая популяция может возникнуть даже на сильно изолированном небольшом участке вследствие редких миграций особей на большие расстояния, если данный вид присутствует в окружающей сети локальных местообитаний. Но на уровне сети местообитаний существует пороговое значение связности, ниже которого вид исчезнет во всей сети, даже если местообитания частично сохранятся (разд. 4.3 и 4.4).

Существует одно предостережение, которое желательно учитывать при изучении метапопуляции, населяющей сеть участков. Это возможные эволюционные изменения интенсивности миграции и прочих особенностей биологии вида в ответ на изменение связности, которые могут даже повлиять на упомянутую выше пороговую величину: какой-то вид может эволюционировать таким образом, чтобы выживаемость в более фрагментированном ландшафте стала более вероятной. Такая интересная возможность ана-

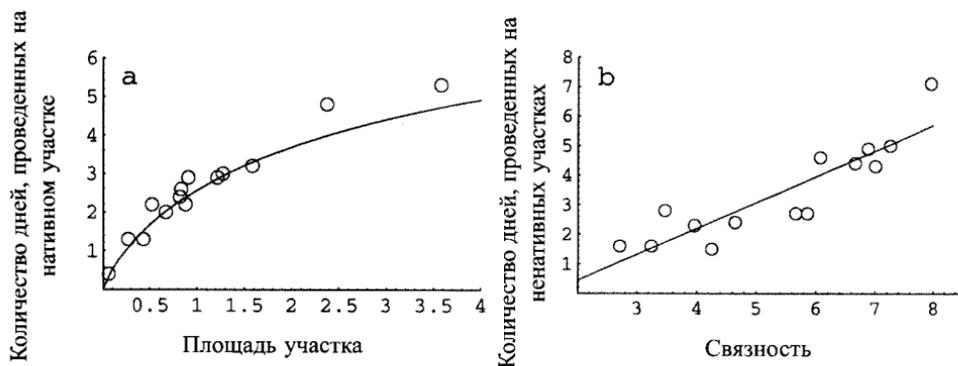


Рис. 2.3. (а) Взаимосвязь между временем, проведенным на нативном участке, и площадью этого участка и (б) взаимосвязь между временем, проведенным на участках местообитания, не являющихся местом рождения, и связностью этого участка с нативным. Эти результаты основаны на адаптации математической модели к данным эксперимента (мечение особей и их повторная поимка), проведенного на фрагментированных участках местообитания бабочки шашечницы сетчатой (*Melitaea diamina*). Кривая на рис. а обозначает теоретически возможный (модельный) вариант взаимосвязи, прямая линия на рис. (б) — аппроксимация предсказанных данных. Оригинал, графики основаны на данных О. Оваскайнена (Ovaskainen, 2004).

га, который изучал рыжую шашечницу (*Euphydryas aurinia*) в ландшафте, где непрерывность местообитаний оказалась нарушенной. Численность этого вида значительно сократилась повсюду в Европе, а в Финляндии рыжая шашечница сохранилась лишь на юго-востоке страны (Wahlberg et al., 2002). Популяции этой бабочки встречаются в двух вариантах местообитаний одного и того же ландшафта: на лугах и на небольших вырубках. В обоих местообитаниях произрастает сивец луговой (*Succisa pratensis*) — кормовое растение для гусениц этого вида. Проблема рыжей шашечницы состоит в том, что ни одно из этих местообитаний не является постоянным. На многих лугах прежде пасли коров, но теперь эта практика прекратилась, луга зарастают высокой травой, и условия обитания шашечницы становятся неблагоприятными. Вырубки пригодны для существования этой бабочки в течение примерно 10 лет после появления на них первого кормового растения, а затем по мере роста древесных побегов сивец исчезает. Н. Вальберг (Wahlberg et al., 2002) предложил метапопуляционную модель, которая включает описание динамических процессов в этих местообитаниях. На рис. 2.4 показаны некоторые прогнозы данной модели для сценариев, в которых большинство лугов постепенно зарастают сорняками, и происходит смена сукцессионных стадий на вырубках, в результате чего старые вырубки становятся непригодными для обитания, но при этом создаются новые. Три группы графиков на рис. 2.4 демонстрируют различные ситуации, при которых новые вырубки, пригодные для заселения видом, появляются: (1) где попало, (2) в пределах 3 км, (3) в пределах 1 км от существующих популяций бабочек. Наиболее успешно заселение новой вырубки происходит в третьем случае,

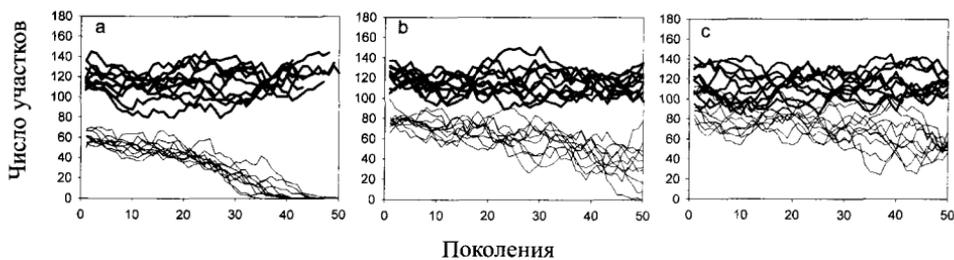


Рис. 2.4. Динамика метапопуляции рыжей шашечницы (*Euphydryas aurinia*) в изменяющемся ландшафте (описание см. в тексте). Жирные и тонкие линии показывают повторяющиеся результаты моделирования для числа местообитаний и для числа заселенных участков соответственно. На всех трех графиках луга постепенно зарастают. Небольшие участки полей появляются в (а) случайных местах ландшафта, (б) на расстоянии 3 км от ближайшей существующей популяции и (с) на расстоянии 1 км от ближайшей существующей популяции (по: Wahlberg et al., 2002).

так как при этом сценарии соблюдается принцип непрерывности местообитания. Новый участок возникает близко к существующим популяциям, и для череды поколений бабочек вновь возникшее местообитание оказывается более доступным, чем в том случае, если бы оно появлялось в случайных локалитетах ландшафта, то есть зачастую далеко от существующей популяции.

Многие виды существуют при низком уровне непрерывности даже в своей естественной среде обитания. Примером могут служить виды, населяющие местообитания, которые создаются при необычных нарушениях природной среды. Фактически некоторые такие нарушения настолько редки и встречаются так беспорядочно в пространстве и во времени, что это должно ограничить возможности видов адаптироваться к условиям, вызванным такими нарушениями. В антропогенных ландшафтах утрата непрерывности становится главным фактором исчезновения видов, поскольку методы землепользования все время меняются, и ожидать возникновения какого-либо равновесия при появлении новых типов местообитания и утрате старых просто бессмысленно. Например, в северной и западной Европе агроценозы 100 лет назад были источником гораздо более богатого разнообразия местообитаний, чем в настоящее время. В Финляндии исчезновение «окультуренных местообитаний», т.е. местообитаний, созданных и поддерживаемых традиционным сельским хозяйством и включающих различные типы лугов и пастбищ, — это вторая после сведения лесов наиболее важная угроза для биологического разнообразия (Rassi et al., 2001).

**Динамические ландшафты.** Мы начали наше исследование с анализа ситуаций, в результате которых могут быть утрачены местообитания. Изучая локальные процессы утраты качества и количества (площади) местообитаний, мы оценили с этой точки зрения фрагментированные ландшафты, где уменьшение связности и непрерывности может стать угрозой для существования местообитания. Стоит напомнить, что местообитания и ландшафты постоянно меняются даже без какого-либо антропогенного влияния, а недостаток связности и непрерывности местообитаний могут препятствовать обитанию многих видов и в естественных фрагментированных ландшафтах. В качестве примера можно рассмотреть взаимоотношения хищника и жертвы для тех видов, чья добыча появляется непредсказуемо в пространстве и скоротечно во времени. К ним можно отнести травоядных насекомых, питающихся редкими растениями, а также паразитов и паразитоидов (т.е. насекомых-паразитов, нападающих на других паразитирующих насекомых), специализирующихся на редких видах. Взаимозависимость между жертвой и хищником может быть столь сильной, что хищничество или паразитизм влияют на динамику численности жертв, в крайних случаях создавая риск полного вымирания локальной популяции жертвы (в разд. 4.2 перечисляются

онов лет палеозойской эры растения освоили сушу и постепенно сформировали сложно организованные растительные сообщества, структурно похожие на современные леса, — но в них отсутствовали цветковые растения и травоядные животные, а первичная продукция становилась пищей для животных через посредничество детритофагов. В течение 180 млн. лет мезозойской эры цветковые растения получили широкое распространение и стали преобладающим компонентом растительности, а эволюция травоядных позвоночных достигла пика, породив крупных зауроподов, которые могли питаться листьями деревьев на высоте до 10 м. Лесной покров был, вероятно, мозаичным и включал большие поляны, служившие пастбищами для крупных травоядных животных. Катастрофические последствия от удара массивного метеорита, которым завершилась мезозойская эра, привели к вымиранию динозавров и положили начало другому длительному периоду, когда в экосистемах Земли крупные травоядные позвоночные уже отсутствовали. В кайнозойское время млекопитающие освоили практически всю сушу и распространились до современных границ своих ареалов. В течение последних нескольких миллионов лет площадь открытых ландшафтов (саванн, степей, тундр и пустынь) значительно увеличилась, и на них сформировались сообщества самых разнообразных по величине видов травоядных животных с высоким уровнем общей биомассы. Совсем недавно в наиболее продуктивных регионах Земли аграрные экосистемы пришли на смену природным экосистемам, особенно лугам и пастбищам, а человек практически заменил крупных диких млекопитающих несколькими видами домашних животных. За последние сто лет в развитых странах скотоводство стало промышленным, при этом снизилась роль крупных травоядных животных (особенно крупного рогатого скота), как экологического фактора в функционировании агроценозов. Это привело к серьёзным экологическим проблемам, а также обострило этические вопросы. Сегодня миром безраздельно правят потребности в пище и жизненном пространстве одного доминирующего всеядного вида.

Потери лесов, которые произошли за историческое время, оцениваются на основе знания их экологии, а именно того, как свойства почвы, высота над уровнем моря и климат влияют на растительный покров. Оценки потерь площадей первичного леса варьируются от 20% (Matthews, 1983) до 50% (Bryant et al., 1997). Из оставшихся лесов менее 40% относительно не затронуты деятельностью человека (Matthews et al., 2000). Деградация лесов часто вызвана «эффектом опушки», которым сопровождается их фрагментация. Этот эффект состоит из различных физических, биологических и антропогенных процессов, которые распространяются от опушки леса до его внутренних участков. Анализ современных данных (Bryant et al., 1997) показывает, что около 50% от первоначальной площади лесов безвозвратно утрачено. Четверть первоначальной площади занимают леса, близкие к природно-

му состоянию, но только половину из них можно отнести к девственным первозданным лесам, которым не грозит исчезновение. К ним относятся сравнительно ненарушенные крупные, незатронутые деятельностью человека лесные природные экосистемы — см. рис. 1.10. Площадь природных лесов значительно варьируется от континента к континенту, и значительная их часть расположена в непродуктивных бореальных районах Евразии и Северной Америки (рис. 2.5). Эта ситуация к тому же быстро меняется.

Глобальная картина меняющегося лесного покрова в период с 1980 по 1995 г. (Matthews et al., 2000) двойственна. В Европе, а также в умеренных и бореальных районах Северной Америки лесной покров увеличился от 2 до 4%, тогда как в Африке, Латинской Америке, на Карибских островах, в развивающихся странах Азии и Океании он на 6–10% сократился. В прошлые столетия в развитых странах много лесов сводилось, чтобы освободить территорию для нужд сельского хозяйства, а ныне некоторые из этих площадей вновь заросли лесами, поскольку структура сельского хозяйства значительно изменилась. Напротив, для многих развивающихся стран экспорт древесины составляет значительную статью их доходов, а, кроме того, достаточно велико искушение преобразовать леса в агроэкосистемы. Примерно подсчитано, что само существование каждого четвертого бедняка в мире прямо или косвенно зависит от даров леса, а третья часть населения планеты использует биомассу леса (в основном в виде дров) для приготовления пищи и обогрева жилищ (Saastamoinen, 2004). Оценки современной скорости вы-

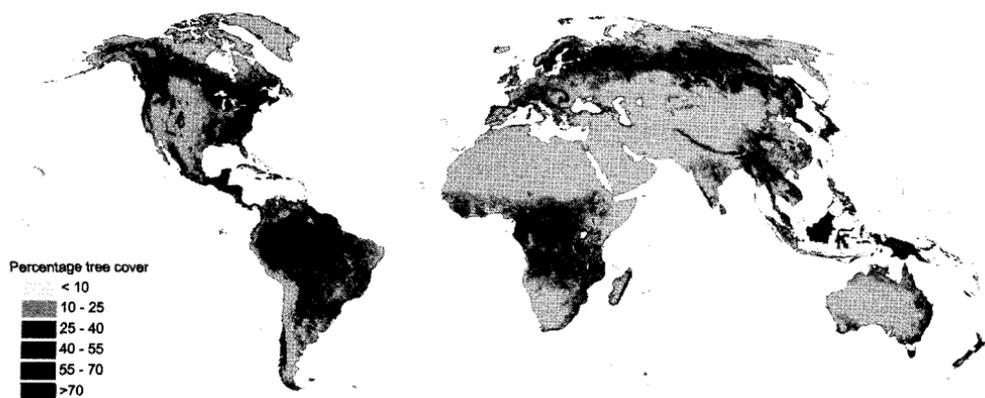


Рис. 2.5. Лесной покров Земли. По Е. Маттьюзу и др. (Matthews et al., 2000) из публикации Института Мировых Ресурсов (WRI — World Resources Institute) (2000). Карта выполнена на основе данных Р. Де Фриза и др. (De Fries et al., 2000) и взята из публикации Организации по сельскому хозяйству и продовольствию ООН (FAO — Food and Agriculture Organization of the United Nations) (1997).

рубки лесов варьируются в широких пределах от 50 000 до 170 000 км<sup>2</sup> в год (Tucker, Townshend, 2000; Pimm, 2001). Развивающиеся страны теряют около 1% лесов в год.

**Бореальные леса России.** Пояс бореальных лесов, простирающихся через всю Россию от северной Европы до Тихоокеанского побережья (рис. 2.5), занимает 9 млн. км<sup>2</sup> (Аксенов и др., 2002), что составляет более четверти всех лесов на Земле. В истории эксплуатации лесов этого обширного региона и районов, занятых бореальными лесами в Северной Америке, за минувшие столетия не происходило таких вырубок больших лесных массивов, какие проводились в зонах умеренного климата Европы и Северной Америки. К тому же в этих районах нет нужды преобразовывать леса в агроценозы, как это происходит в развивающихся тропических странах. Нагрузка на северные леса во многом связана с промышленной заготовкой древесины и значительными вторичными воздействиями при строительстве инфраструктуры для лесоразработок, добыче полезных ископаемых и других формах экономического развития. Д. Аксенов и др. (2002) подсчитали площадь оставшихся нетронутыми лесных ландшафтов в России, описываемых как ландшафты с минимальной площадью в 50 000 га и минимальной шириной в 10 км. Такие площади оценивались как достаточные для поддержания жизнеспособных популяций крупных хищников и для существования там естественного режима пожаров. Оценка базировалась на тщательном анализе спутниковых снимков и результатов наземных наблюдений, которые проводились во множестве разных мест. Как показывают эти данные, нетронутые леса составляют 26% лесной зоны России. Региональные различия довольно велики, и доля нетронутых лесов варьируется от 9% в европейской части России до 39% в Восточной Сибири. Практически все нетронутые лесные ландшафты России расположены в зоне бореальных лесов, тогда как очень мало неповрежденных лесных ландшафтов сохранилось среди 1,7 млн. км<sup>2</sup> широколиственных и смешанных лесов в зоне умеренного климата.

Из северных лесов в европейской части России 90% не отвечают критериям неповрежденных лесных ландшафтов, и большая их доля контролируется промышленным лесоводством. Но еще интенсивней леса эксплуатируются в северной Европе за пределами России. Согласно сводке, составленной Грумбриджем (Groombridge, 1992: таблица 18.2), Финляндия остается лесной страной, так как 72% её площади занимает лесной покров. Однако примерно из 10 млн. гектаров леса в южной Финляндии лишь около 1% можно считать лесами природными или почти природными. При этом учитываются участки всех размеров, — некоторые из них настолько малы, что занимают несколько гектаров. Экологические различия между природными и интенсивно используемыми северными лесами огромны, так как современное лесное хозяйство создает леса, состоящие из одновозрастного древостоя од-

ного вида деревьев. Последствия всего этого для биоразнообразия очевидны: примерно 20% из 20 000 видов организмов, обитающих в лесах, находятся под угрозой вымирания, либо близки к такому состоянию, а около 1% уже вымерли (Rassi et al., 2001).

**Трансформация лесных массивов вдоль градиента, соответствующего переходу от сельской местности к городу, в северной Европе.** Утрата местообитаний и антропогенные изменения можно считать наиболее серьезными там, где высока плотность населения и поэтому велика потребность в земле. Катастрофические утраты природных местообитаний достаточно очевидны для любого человека знакомого с ситуацией в большинстве регионов Западной Европы и во многих регионах Азии.

Как я только что описал, в настоящее время на северные леса оказывают воздействие не сельское хозяйство и развитие городов, а лесоводство, которое очень сильно трансформирует природные леса. В прошлом использование этих лесов было другим, — даже в северной Европе миллионы гектаров вовлекались в подсечно-огневое земледелие. Наследием этой эпохи является обилие мест со смешанным древостоем в бореальных лесных ландшафтах, где этот тип земледелия практиковался наиболее интенсивно. В 2003 г. я посетил лесной регион на востоке Мадагаскара и был поражен удивительным сходством образа жизни и способов добычи пропитания тамошних обнищавших фермеров, практикующих подсечно-огневое земледелие в тропических лесах в наши дни, и тем, что известно о земледельцах, населявших северные леса несколько столетий тому назад. Различались лишь виды зерновых культур.

В прошлом плотность населения в зоне бореальных лесов северной Европы была низкой и концентрировалась в деревнях и городках, расположенных в наиболее доступных и благоприятных для сельского хозяйства местах. Около деревень лесопользование было настолько интенсивным, что во многих районах даже не хватало древесины (Kuuluvainen et al., 2004) для поддержания жизни людей. Но поскольку транспортировка древесины по суше на большие расстояния была невозможна, лесные массивы, располагавшиеся вдали от деревень и используемых водных путей, оставались практически нетронутыми. Хотя никакого детального анализа этой проблемы я не встречал, но, безусловно, существовали значительные отличия между интенсивно эксплуатируемыми лесами вблизи деревень, городков — и лесными массивами, которые использовались мало или не использовались вообще, так как находились вдали от населенных пунктов. Похожий градиент, должно быть, существовал и в количестве дичи. Охотники могли перемещаться вглубь неосвоенных районов, однако давление охотников на териофауну в больших массивах леса, лишенных дорог, вероятно, оставалось ограниченным.

Ныне в северной Европе ситуация не просто другая, — складывается градиент противоположной направленности. Так, в Финляндии с общей протяженностью лесных дорог (рис. 2.6) 140 000 км вся покрытая лесом территория доступна для промышленных заготовок древесины и транспортировки леса, и 95% лесов, занимающих площадь 20 млн. га, интенсивно эксплуатируются. Фактически эксплуатация лесов становится все более интенсивной, и последствия её наиболее разрушительны в малонаселенных районах, где единственную пользу от этих лесов видят лишь в добыче древесины. Вокруг больших и малых городов, а также сел интенсивность лесозаготовок ограничивается рекреационным использованием лесов и тем обстоятельством, что немногие люди хотят жить в доме, который стоит посреди вырубке или среди сосновых побегов. Вблизи малых городов ещё можно обнаружить участки довольно старых лесов, и некоторые из них могли бы сохраняться, чтобы в будущем стать вторичными старыми лесами.

Аналогичные изменения могут произойти и с фауной леса. Густой сетью лесных дорог (рис. 2.6) могут воспользоваться не только охотники-любители, но и браконьеры, которые охотятся на крупных млекопитающих в пределах всего лесного массива. Это затрудняет сохранение крупных хищников, преимущественно медведей и волков. В прошлом их постоянно тревожили близ населенных пунктов, однако они были в безопасности на обширных участках леса, не освоенных человеком. Сегодня такого убежища больше нет. Медведи и волки с большей вероятностью будут случайно вступать в



Рис. 2.6. Сеть лесных дорог по разные стороны границы между Финляндией и Россией (по: Siitonen et al., 1995).

близкий контакт с человеком, что создаст проблемы, когда эти животные привыкнут к людям и станут менее пугливы. Охота на крупных хищников, потенциально опасных для людей, должна быть запрещена в тех местах, где людей мало или их нет вообще, зато она должна использоваться в качестве меры регуляции численности этих зверей вблизи населенных пунктов. В разделе 5.6 мы вернёмся к угрозе, которую подвижность людей представляет сегодня для биоразнообразия на всех уровнях, вплоть до глобального.

**Тропические леса в бассейне Амазонки.** На карте лесного покрова Земли хорошо заметны зона бореальных лесов, протянувшаяся через континенты Евразии и Северной Америки, и три крупных массива тропического леса в Южной Америке, Африке и Юго-Восточной Азии (рис. 2.5). В бассейне реки Амазонки в Южной Америке находится более 50% оставшихся в мире тропических дождевых лесов. В бразильской части бассейна Амазонки, который охватывает 2/3 бассейна реки, площадь лесов составляет более 5 млн. км<sup>2</sup>. Данные Института Мировых Ресурсов (WRI, 2000) показывают, что в настоящее время эти леса занимают 66% от их прежней площади; в то же время первозданные леса занимают 42% изначальной площади, но 48% от них в настоящее время находится под угрозой уничтожения. Вот почему только 22% первичных лесов может быть в настоящее время отнесено к ненарушенным и первозданным. Скорость исчезновения лесов в период с 1990 по 1997 г. была около 1,5 млн. га (15 000 км<sup>2</sup>) в год (Laurance, 1998) и составляла примерно 0,3% от их изначальной площади. По более точной оценке WRI (2000) 0,46% лесов ежегодно исчезало в период с 1990 по 1995 г.

Однако существует значительная неопределенность в оценке скорости исчезновения лесов не только в бассейне Амазонки, но и вообще повсюду. Эта неопределенность вызвана разногласиями по поводу того, что является и что не является лесом, а также различными оценками фрагментации лесных сообществ. Д. Скоул и К. Такер (Skole, Tucker, 1993) сообщали, что площадь фрагментированных лесов в бразильской части Амазонки более чем в полтора раза превышала площадь исчезнувшего леса. Фрагментированными считались участки леса площадью менее 100 км<sup>2</sup> или расположенные на расстоянии менее чем 1 км от опушки основного лесного массива, то есть подверженные эффекту опушки. Эти критерии не очень строгие, но их стоит учитывать, так как косвенные эффекты сведения и фрагментации лесов играют существенную роль из-за облегчения доступа человека к лесным экосистемам (см. ниже). К тому же сведение и фрагментация лесов, вероятно, будут происходить быстрее после того, как первые этапы фрагментации уже начались. Поэтому те леса, в которых данный процесс идет, скорее всего, будут потеряны в ближайшем будущем. Ежегодные потери тропических лесов на планете оцениваются в настоящее время примерно в 0,16 млн. км<sup>2</sup>, что приблизительно равно 1% от общей площади сохранившихся тропичес-

ких лесов, составляющих, согласно данным глобальной лесной статистики (FAO, 1990 г.) 17 млн. км<sup>2</sup>. В лесных массивах Амазонки точная величина потерь — предмет споров, и она может оказаться чуть менее 1%, — скажем, между 0,6 и 0,8% (Pimm, 2001; FAO, 2001; Achard et al., 2003). Но суть дела при этом не меняется: ныне тропические леса исчезают слишком быстро, — наши внуки смогут увидеть только малую часть из того, что мы видим сейчас.

У. Лауренс (Laurance, 1998) представляет обзор факторов, угрожающих природе Бразильской Амазонии. Обзор содержит все конкретные опасности, которые в разных комбинациях встречаются во всех лесных тропических регионах. Обширные площади лесов вырубаются для нужд сельского хозяйства, включая фермы по выращиванию соевых бобов и ранчо для разведения крупного рогатого скота. Быстро развиваются лесоразработки. Но в отличие от бореальных лесов лесозаготовка не обязательно приводит к сплошным вырубкам, она может быть основана на выборочной рубке наиболее ценных древесных пород. Тем не менее, выборочная рубка приводит к значительному воздействию на лес посредством дорожного строительства, расчистки небольших участков леса, гибели деревьев, не предназначенных для рубки, эрозии почвы, зарастания вырубков травой, микроклиматических изменений и так далее. Еще более важными могут оказаться побочные эффекты — увеличение доступности леса для людей, приводящее к подсечно-огневому земледелию и интенсивной охоте. Вырубка и фрагментация лесов, лесозаготовка и фермерство в сочетании с засухой, вероятно, будут способствовать увеличению частоты и интенсивности лесных пожаров, как это случилось на обширной территории Юго-Восточной Азии в 1980-е и 1990-е гг. Может развиться положительная обратная связь, посредством которой вырубка леса воздействует на местный климат через сокращение объема эвапотранспирации, что может в засушливые годы существенно ухудшать и без того непростую ситуацию, усиливать частоту пожаров и причинять еще больший ущерб измененному лесному ландшафту (Laurance, Williamson, 2001). Глобальное потепление может усилить вероятность подобных сценариев. В худшем случае результатом может стать систематическое изменение видового состава деревьев, когда дождевой лес замещается адаптированным к засухе листовенным лесом.

Первые неожиданные перемены, возможно, уже произошли в лесах, которые ранее считались неподверженными антропогенному воздействию. У. Лауренс и др. (Laurance et al., 2004) сообщают о регулярно происходящих изменениях в видовом составе деревьев в центральном регионе реки Амазонки. Значительно увеличилась относительная численность представителей видов деревьев, которым свойственна высокая скорость роста, и соответственно уменьшилась доля видов, растущих медленно. Это относится и ко многим формам, произрастающим в нижних ярусах леса под его пологом.

Эти изменения, связанные с ростом концентрации двуокиси углерода в атмосфере, сдвигают конкурентный баланс между различными группами видов деревьев (Laurance et al., 2004). Усиленный рост лесов может привести к накоплению биомассы и превратить тропический лес реки Амазонки в потенциальный сток углерода на относительно долгий период времени. Подсчеты, выполненные У. Лауренсом (Laurance, 1998), показывают, что леса бассейна Амазонки могут поглощать от 0,5 до 2,9 млрд. т углерода в год; эту цифру следует сопоставить с глобальным антропогенным выбросом углерода в объеме от 7 до 8 млрд. т в год (Grace et al., 1995).

## 2.4. Потеря заболоченных местообитаний

По сравнению с тем, насколько хорошо мы знаем леса нашей планеты, сведения о распространенных по всей Земле заболоченных территориях довольно скудны (WRI, 2000). Это можно объяснить тем, что угодья с избытком влаги часто составляют сеть сравнительно малых или нечетко очерченных местообитаний. Кроме того, болота не считаются столь же ценными угодьями, как леса, и долгое время человечество пыталось осушать заболоченные земли — либо из страха, что они служат источниками болезней и их переносчиков, либо потому, что продуктивные влажные участки было удобно превращать в сельскохозяйственные угодья. Основными типами пресноводных заболоченных ландшафтов являются верховые болота (bog), низинные болота (fen), залесенные болота (swamp), марши, поймы рек, мелководные озера (Groombridge, 1992). Первые два типа — это торфообразующие увлажненные территории, с той разницей, что в верховых болотах обводнение и минеральное питание осуществляются только через выпадение осадков. Залесенные болота — это переувлажненные участки, покрытые лесом, тогда как на маршах преобладают травы, осоки и камыши.

Площадь влажных участков с пресной водой на Земле составляет 5,7 млн. км<sup>2</sup>, большая их часть представлена верховыми (33%), низинными (26%) и залесенными болотами (20%). Существует ощутимая разница в глобальном распределении разных типов болот: так, верховые и низинные торфяники встречаются в первую очередь в северном полушарии, между 50 и 70° северной широты, в то время как залесенные болота особенно характерны для тропиков. Бринсон и Малверес (Brinson, Malverez, 2002) представили подробное описание этих типов, их статус и угрозы существованию болот в зоне умеренного климата.

Поскольку изначальная площадь заболоченных территорий для многих регионов Земли практически неизвестна, то невозможно рассуждать и о скорости их утраты. В США почти половина заболоченных участков утрачена за последние двести лет (Dahl, 1990), тогда как в Европе лишь несколько

крупных заболоченных территорий остаются в естественном состоянии. Верховые и низинные болота в северной Европе когда-то занимали большие территории, однако они интенсивно осушались для нужд лесного хозяйства, особенно в Финляндии (рис. 2.7). В Южной Америке и Африке значительная часть обширных заболоченных местообитаний остается в основном нетронутой, но в Азии ввиду высокой плотности населения происходило интенсивное освоение заболоченных территорий. Болота подвергались дренажу, после чего на их месте возводились населенные пункты или создавались агроценозы. Кроме того, болотистые места страдали от загрязнения, заготовки и транспортировки леса, отвода и подачи воды и так далее (Scott, Poole, 1989). В настоящее время в Азии реальные шансы утратить почти половину

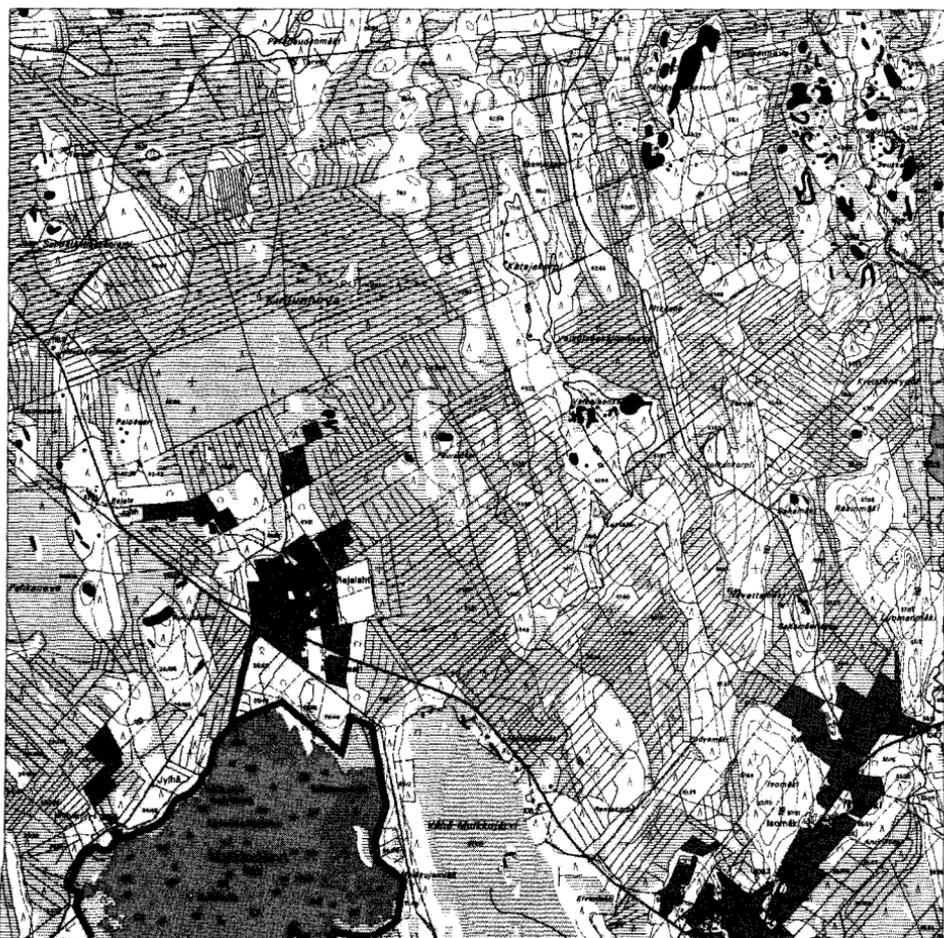


Рис. 2.7. Осушение верховых болот и заболоченных ельников в южной Финляндии (по данным муниципалитетов Куортане и Алабус). Тонкие параллельные линии на карте — дренажные каналы (Из Национального кадастра земель Финляндии, номер разрешения 680/МУУ/04).

как охраняемых, так и неохраняемых влажных местообитаний оцениваются как высокие или средние (Scott, Poole, 1989).

По сравнению с лесами, которые во многих регионах Земли представляли и все ещё представляют нефрагментированные биомы, заболоченные сообщества часто оказываются исходно фрагментированными местообитаниями, хотя размеры отдельных фрагментов бывают разными. Дж. Гиббс (Gibbs, 2000) представил анализ количества и степени изоляции небольших заболоченных местообитаний в 30 различных ландшафтах вдоль градиента, отражающего степень урбанизации, в окрестностях Нью-Йорка (рис. 2.8). С увеличением урбанизации характер сети болот меняется. Если при небольшой плотности населения на одном квадратном километре располагалось в среднем от двух до пяти небольших болот, отстоящих друг от друга на расстоянии от 200 до 400 м, то в более урбанизированном ландшафте количество болот значительно уменьшалось (менее одного на  $1 \text{ км}^2$ ), а расстояние между ними превышало 500 м. Сети небольших фрагментов местообитания дают приют метапопуляциям растений и животных, состоящим из сравнительно малых и находящихся под угрозой вымирания местных популяций. Для длительного существования таких популяций необходимо увеличение площади отдельных участков, и их высокая связность — только в этом случае жизнеспособность метапопуляции в соответствующей сети местообитаний смо-

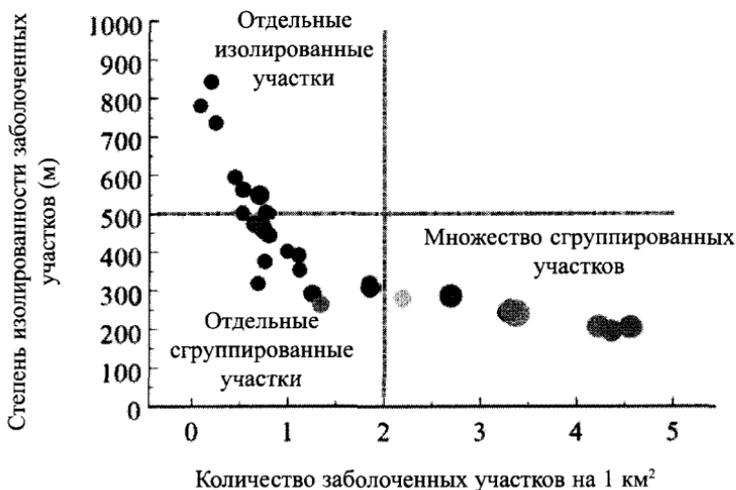


Рис. 2.8. Плотность и изоляция заболоченных участков в 30 ландшафтах, распределенных вдоль градиента, отражающего степень урбанизации, в районе Нью-Йорка. Точки указывают свойства заболоченных местообитаний, — размер символа соответствует площади фрагмента (от 0,1 до 10% от площади сухих участков), а степень затенения указывает плотность населения от 20 до 20 000 человек на  $\text{км}^2$  (по: Gibbs, 2000).

жет превысить некую пороговую величину (разд. 4.4). По мнению Гиббса (Gibbs, 2000), ландшафты с малочисленными изолированными болотами, показанные на рис. 2.8, вряд ли обеспечат жизнеспособность метапопуляций большинства обитающих здесь видов животных, которые обычно мигрируют на расстояние не более 500 м.

Подобное сокращение сетей заболоченных местообитаний произошло во многих других ландшафтах, в том числе и в лесных ландшафтах Финляндии, показанных на рис. 2.7. Природоохранные усилия часто сосредоточены на немногочисленных крупных болотах, а не на сетях небольших заболоченных территорий. Но далеко не ясно, является ли такой выбор оптимальным для сохранения видов, поскольку оставшиеся заболоченные местообитания могут стать настолько изолированными, что миграции между ними будут маловероятны. С изменением условий окружающей среды, возникающими при изменениях климата, возможность миграции на ландшафтном уровне может стать ключевым вопросом, определяющим долговременное выживание или вымирание видов (разд. 5.1).

## 2.5. Утрата микроместообитаний

Когда мы рассматриваем угрозу для биоразнообразия, которую влечет за собой утрата местообитаний, наше внимание в основном привлечено к крупным местообитаниям и экосистемам, таким как тропические леса, заболоченные территории, коралловые рифы и так далее. Порой упоминаются изменения в качестве местообитаний, — например, когда природные леса заменяются насаждениями культурных растений, или когда изменяются прибрежные местообитания. Но крайне редко можно услышать об утрате микроместообитаний, хотя очевидно, что это величайшая угроза для очень большого числа видов. Утраты микроместообитаний и макроместообитаний часто сопряжены, — например, когда макроместообитание полностью утрачено, то утрачиваются также и соответствующие микроместообитания. Но в других, менее драматических случаях при изменении крупных сообществ мы часто можем точно указать реальные причины, от которых зависит выживание многих видов, если происходит утрата микроместообитаний. Все более интенсивное землепользование в лесном хозяйстве, сельском хозяйстве и при развитии городов, вызванное ростом производства тех продуктов и ценностей, которые нужны людям, означает упрощение физической структуры макроместообитаний. Во всех этих случаях упрощение структуры макроместообитания означает утрату микроместообитаний, таких как упавшие и гниющие стволы деревьев, участки невозделанной земли у открытых канав, куртины деревьев. Например, в городских парках и посреди газонов

могли бы находиться небольшие участки лугов, но, как правило, их нет. Боясь, что большинство людей не слишком задумываются об утрате таких микроместообитаний и часто предпочитают обходиться без них, поскольку структурно упрощенные ландшафты выглядят гораздо более опрятными. Большинство даже не подозревает о том, что менее опрятная окружающая среда с множеством микроместообитаний — это родной дом для бесчисленных мелких созданий. Утрата их становится важной проблемой в ландшафтах, где практически вся территория и все местообитания находятся под воздействием человека, поскольку сокращение их количества ставит под вопрос выживание зависящих от них видов. Эта проблема будет рассмотрена в главе 4.

**Гниющая древесина и другие лесные микроместообитания.** Различие между природными и эксплуатируемыми лесами можно наглядно показать, анализируя встречаемость и обилие лесных микроместообитаний. В особенности это касается количества грубых древесных остатков (ГДО) — погибших деревьев, гниющих бревен, пней, сучьев. Этот вопрос актуален в первую очередь для северного лесопользования, которое не угрожает сокращением площади лесов, но определенно может вызвать коренные изменения в их структуре. Целью современного лесопользования является максимальное увеличение производства древесины. Для достижения этой цели используется ряд специфических мер — так, деревья начинают заготавливать до того, как они станут такими старыми, что их рост замедляется, и до того, как большие деревья погибнут и сгниют в лесу. В Финляндии по количеству грубых древесных остатков природные леса и леса, которые интенсивно используются и находятся под контролем человека, различаются на 1–2 порядка. Количество древесных остатков варьируется от 60–90 м<sup>3</sup> на гектар в природных лесах до 2–10 м<sup>3</sup> на гектар в эксплуатируемых лесах (Siitonen, 2001). Эти цифры могут не отражать реального контраста, потому что многие небольшие заповедники в природных лесах северной Европы полностью лишены участков бурелома, характерных для исконных природных лесных ландшафтов, где количество грубых древесных остатков может превышать 200 м<sup>3</sup> на гектар. С другой стороны, в крайне интенсивно эксплуатируемых лесах южной Финляндии количество древесных остатков составляет всего лишь 1–3 м<sup>3</sup> на гектар (Siitonen, 2001, см. также библиографию в этом источнике), а для некоторых классов мертвой древесины разница может быть даже больше, поскольку они практически отсутствуют в используемых человеком лесах. Значительное сокращение количества мертвой древесины имеет пагубные последствия для тысяч сапроксилофильных видов (см. табл. 1.6), и это убедительно показано в самом последнем варианте Красной книги Финляндии (Rassi et al., 2001).

**Помёт крупных травоядных млекопитающих на травянистых равнинах и в агроценозах.** Помёт крупных травоядных млекопитающих является микроместообитанием для тысяч насекомых и других беспозвоночных животных. За последние несколько миллионов лет травянистые равнины расширились и распространились на обширные площади, ранее занятые лесами. В это время крупные травоядные млекопитающие стали доминирующей группой животных, а навозные жуки приобрели ключевую роль в функционировании экосистем травянистых равнин (разд. 1.5). Первая стадия антропогенного воздействия была связана с преобразованием природных травянистых равнин в агроценозы, при этом крупные дикие травоядные животные оказались почти полностью уничтоженными. В тех регионах, где разнообразная фауна крупных травоядных была заменена менее разнообразной фауной одомашненных млекопитающих — крупным и мелким рогатым скотом, а также лошадьми, — эти изменения не сильно влияли на сообщество навозных жуков. Но некоторое сокращение биоразнообразия навозных жуков все же произошло, — например, в африканских саваннах их сообщества с максимальным количеством видов были обнаружены в районах с максимально разнообразной фауной диких травоядных млекопитающих (Hanski, Cambefort, 1991).

Вторая стадия серьезного антропогенного влияния на навозных жуков началась при современной интенсификации скотоводства, создавшей улучшенные пастбища. При этом практически полностью была ликвидирована гетерогенность почв и других компонентов окружающей среды, влияющих на сукцессию в отдельных кучках помета и отчасти определяющих видовой состав беспозвоночных, которые населяют эти микроместообитания.

**Потеря микроместообитаний в урбанизированных и субурбанизированных ландшафтах.** Урбанизированные территории занимают 4% площади земной суши (WRI, 2000), и примерно половина населения планеты проживает в больших городах. Переход земель из категории природных и сельскохозяйственных в разряд городских и пригородных ландшафтов происходит быстрее, нежели рост самого городского населения (Pickett et al., 2001). На городских и пригородных территориях формируются разнообразные местообитания, в которых существуют на удивление богатые видами сообщества растений и животных, хотя среди растений и животных, обитающих в городских ландшафтах, часто бывает много интродуцированных видов (см., напр., Берлин: разд. 5.4). К сожалению, отличительная черта городских и пригородных территорий — это уменьшение количества и разнообразия типов микроместообитаний по сравнению с аналогичными природными сообществами. Парки, городские леса и сады, как правило, очищают от погибших и погибающих деревьев, а обширные газоны заменяют естественные луга, в результате чего исчезают разнообразные почвенные микроместооби-

тания. Поскольку территории с подобным режимом природопользования расширяются, то возрастает угроза существованию обитателей различных микроместообитаний. В главе 5 мы рассмотрим, какие свойства местообитаний особенно ценятся людьми, и насколько хорошо эти предпочтения иллюстрируются городскими ландшафтами. Небольшая коррекция этих предпочтений без каких-либо дополнительных экономических затрат позволила бы создавать большие и малые города, а также деревни, в которых отношение людей к сохранению биоразнообразия заметно улучшилось бы, а количество и разнообразие типов микроместообитаний даже возросло бы. Замените газоны цветущими лугами, не мешайте естественному ходу растительных сукцессий там, где они происходят и не наносят никакого ущерба, дайте развиваться естественной береговой линии прудов, уступите часть своего сада буйной поросли. Тогда вы сможете наслаждаться, слушая голоса и созерцая картины дикой природы.

## 2.6 Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить

**Четыре типа утраты местообитаний.** Снижение качества местообитания уменьшает скорость роста популяции, но при этом также возможно сокращение емкости среды, увеличение дисперсии скорости роста и повышение скорости эмиграции; любой из этих факторов усиливает риск вымирания популяции. Утрата качества местообитаний может превратить популяцию-источник в популяцию-сток. Потеря площади местообитаний равноценна уменьшению емкости окружающей среды, что снижает потенциальный размер популяции, но потеря площади сравнительно малых участков может также увеличить краевые эффекты и эмиграцию. Все эти изменения усилят риск вымирания локальной популяции. Утрата связности и утрата непрерывности уменьшают доступ особей к соседним местообитаниям в пространстве и времени. На уровне метапопуляции утрата связности и непрерывности приведет к сокращению обитаемых территорий, и когда потери связности и непрерывности достигнут некоего порогового значения, метапопуляция вымрет.

**Потеря качества местообитания в бореальных лесах.** В бореальных районах Евразии и Северной Америки площадь, занятая лесами, уменьшается незначительно, однако лесопользователи быстро превращают девственные леса (старые, нерасчищенные) в эксплуатируемые леса, состоящие исключительно из монокультурных посадок одинакового возраста. Это упрощение структуры леса ведет к огромной потере биоразнообразия, как это уже произошло в Фенноскандии, а в длительной перспективе динамика лесной экосистемы может быть необратимо нарушена.

**Грубые древесные остатки.** Погибшие деревья, гниющие бревна, пни и тому подобное — это очень важные микроместообитания для лесных экосистем. Они поддерживают большую долю общего лесного биоразнообразия, особенно насекомых и грибов, играющих существенную роль в круговороте элементов в лесной экосистеме. В природных бореальных и тропических лесах количество грубых древесных остатков составляет около 100 м<sup>3</sup> на гектар, а после серьезных нарушений, например, буреломов, может достигать и 200–300 м<sup>3</sup> на гектар. В интенсивно используемых человеком бореальных лесах северной Европы их количество составляет часто менее 3 м<sup>3</sup> на гектар.

**Сокращение площади тропических лесов.** Большие площади тропических лесов вырубают для нужд промышленного сельского хозяйства, в том числе для ферм по выращиванию соевых бобов и ранчо для разведения крупного рогатого скота. Операции по заготовке и транспортировке леса быстро расширяются. Даже выборочные рубки приводят к существенному воздействию на лесную экосистему, так как эта форма ведения лесного хозяйства приводит к строительству дорог, гибели деревьев, не предназначенных для заготовки, эрозии почвы, усилению опушечного эффекта, микроклиматическим изменениям и так далее. Дороги оказывают косвенное воздействие, облегчая доступ к лесным экосистемам, что приводит к подсечно-огневому земледелию и серьезному прессингу со стороны охотников. Сведение и фрагментация лесов, заготовка и транспортировка древесины, сельское хозяйство могут усилить изменение климата. В результате может возникнуть положительная обратная связь, — например, вырубка лесов оказывает влияние на местный климат посредством уменьшения испарения, а это приводит к частой повторяемости засушливых лет и увеличивает вероятность пожаров, которые в свою очередь наносят лесам существенный ущерб и приводят к серьезным изменениям лесных ландшафтов. В среднем тропические леса продолжают вырубать со скоростью от 0,5 до 1% в год.

**Потеря микроместообитаний в городских и пригородных местообитаниях.** Местообитания в пределах городской черты и в пригородах могут поддерживать высокий уровень биологического разнообразия, но для этого необходимо сохранять пустоши, вкрапленные в городские кварталы, а также многочисленные природные микроместообитания в городских парках и садах.

# ГЛАВА 3. ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ НА УТРАТУ МЕСТООБИТАНИЙ НА УРОВНЕ ОСОБИ, ПОПУЛЯЦИИ И ВИДА

## Вступление

Аландские острова расположены в северной Балтике у побережья Финляндии, на 60° северной широты. Зимы на этой широте бывают настолько холодными, что замерзает море. Аландия включает один большой остров диаметром около 40 км, несколько обитаемых островов среднего размера, а также бесчисленное множество маленьких островков и одиночных скал. Это настоящий рай для морских птиц. Приезжие восхищаются красотой деревушек и ферм, которые напоминают многим о временах далекого прошлого. Восхищает на островах и разнообразие ландшафтов. Небольшие поля и пастбища чередуются с сосновыми лесами, произрастающими на скальных выходах горных пород. А там, где почвы более богаты, можно увидеть широколиственные леса.

Скалистый облик Аландские острова приобрели в эпоху ледникового периода. Ледники полностью уничтожили здешних обитателей и почти всю почву, но море по берегам узких морских заливов (фиордов) вновь отложило почвенный слой. Всего 6 000 лет назад эти острова были обнаженными скалами, а общая площадь архипелага составляла всего 1% от теперешних 1480 км<sup>2</sup>. Оседание грунта, которое произошло под сильным давлением обширных ледников, было компенсировано последующим поднятием поверхности земли. Таким образом, Аландские острова вновь появились на свет в течение последних 9 тысячелетий.

Аландцы сохранили самобытный образ жизни, насколько это возможно в современной северной Европе. Вероятно, по этой причине местообитания, созданные традиционным сельским хозяйством, сохранились здесь лучше, чем во многих других местах, пополнив и без того немалое разнообразие местных природных ландшафтов. Эти местообитания включают большое количество осушенных лугов, — некоторые из них используются как пастбища, а другие брошены, так как находятся на скалистых участках. Здесь слишком тонкий слой почвы, не позволяющий произрастать доминирующим видам растений. Зато в таких условиях получают возможность существовать менее конкурентоспособные виды, — например, подорожник ланцетовидный (*Plantago lanceolata*) и вероника колосистая (*Veronica spicata*). Ранней весной, а также поздним летом внимательный наблюдатель может обнаружить гусениц, которые питаются этими двумя видами растений и прячутся под шелковой паутиной, обвитой вокруг побегов. В мае гусеницы окукли-

ваются в густой листве, а через несколько недель оттуда вылетают бабочки, красно-коричневые с черными точками. Интерес к этому виду бабочек и привел меня на Аландские острова в начале лета 1991 г.

Предыдущей зимой я искал виды насекомых, которые позволили бы мне и моим студентам начать широкомасштабные полевые исследования метапопуляций. Я хотел проверить предсказания математических моделей, которые разрабатывал вместе с математиком Матсом Гилленбергом (Mats Gyllenberg). Пролистывая недавно вышедшую книгу о финских бабочках, я обратил внимание на обыкновенную шашечницу (*Melitaea cinxia*). Этот вид вымер на материковой части Финляндии в семидесятых годах двадцатого века, но все еще был сравнительно широко распространен на Аландских островах. Вооруженные этой информацией, мои студенты Микко Куусаари и Марко Нисминен отправились в Аландию в мае 1991 г. Спустя несколько дней я получил хорошие вести о том, что они нашли большое количество перезимовавших гусениц во многих районах Аландии и что проведению наших исследований не должно ничего помешать.

Вот так после весьма скромного начала проект *Melitaea cinxia* превратился в широкомасштабную экологическую операцию. В основе исследования лежит ежегодный тщательный осмотр всех сухих лугов Аландии. Во время самого напряженного двухнедельного периода в начале сентября 40 студентов выпускного курса побывали на 4 000 лугах, которые мы нашли и отметили на картах. Были приблизительно рассчитаны размеры локальных популяций, основанные на учетах скоплений гусениц, и проведён ряд других наблюдений. Это было бы безнадежной задачей в случае с большинством других видов насекомых, живущих весьма скрытно, но к счастью для нас шелковые паутинки, которые гусеницы обыкновенной шашечницы выют вокруг растений, в конце лета очень хорошо заметны.

Внимательный осмотр маленького луга позволяет довольно точно оценить состояние локальной популяции бабочки. Собранный информация дала нам возможность подумать о влиянии структуры ландшафта на характер распространения этого вида. Сухие луга с пригодными для откладывания яиц растениями, на которых затем смогут развиваться гусеницы, а также наличие цветов, необходимых для питания имаго, составляют подходящую для этого вида среду обитания. В некоторых районах Аландии луга встречаются чаще или их размеры крупнее по сравнению с другими частями архипелага. Таким образом, количество местообитаний, пригодных для бабочек, и степень их раздробленности варьируют.

Ландшафты Аландских островов за последнее время существенно не изменялись, но мы можем использовать региональную неоднородность в структуре ландшафта для изучения его временной изменчивости. Таким образом, мы можем рассмотреть вероятные последствия утраты и фрагментации местообитаний, изучая встречаемость видов и динамику их в пространстве, —

при этом нам не нужно ожидать, когда произойдут реальные изменения. Тем не менее, необходимо сделать одно замечание. Изучаемый нами вид обыкновенная шашечница (*Melitaea cinxia*) изначально приспособился к раздробленности ландшафта Аландии, — то же самое относится и к другим регионам, где встречается эта бабочка. Напротив, неисчислимо множество других видов обычно обитают в гораздо более цельных местообитаниях, популяции которых лишь в последнее время подверглись значительной фрагментации вследствие антропогенного влияния на эти ландшафты. Возможно, виды, обитающие в сравнительно недавно фрагментированном местообитании, страдают от его дробления в гораздо большей степени, чем те виды, местообитание которых претерпело фрагментацию на протяжении длительного времени. К этому вопросу я вернусь в данной главе чуть позже.

Прежде чем рассказать о влиянии фрагментации ландшафта на образ жизни бабочек, давайте посмотрим на особенности динамики популяции, которые характерны для Аландии. Если учесть, что размер лужков очень мал, в среднем <0,2 га, неудивительно, что риск исчезновения локальных популяций (т.е. чешуекрылых, обитающих в данном местообитании) достаточно велик (Hanski, 1999). Чем меньше популяция, тем больше риск её исчезновения, — и действительно, в большинстве случаев вымиранию подвергаются популяции, которые представлены одним или несколькими скоплениями гусениц, в каждом из которых в конце лета насчитывается около 100 особей. Обычно все гусеницы из одной группы являются сибсами — потомством одной спарившейся пары бабочек. Небольшие популяции бабочек исчезают по самым разнообразным причинам:

- из-за неблагоприятных погодных условий;
- из-за того, что местообитание стало зарастать;
- из-за высокого уровня зараженности паразитическими перепончатокрылыми;
- из-за вредных последствий близкородственного скрещивания;
- из-за того, что слишком много имаго улетело с маленького луга за один сезон;
- или просто из-за того, что их количество было настолько мало, что многие самки остались неоплодотворенными.

Несмотря на высокий риск вымирания, обыкновенная шашечница на Аландских островах не исчезла, — все время возникают новые популяции благодаря проникновению самок на незаселенные луга. Можно предположить, что чем ближе к угасающей популяции находится не занятый ещё луг, тем больше шансов, что он вновь будет заселен.

Убедительное свидетельство устойчивости вида, балансирующего между вымиранием локальных популяций и способностью повторно заселять освободившиеся местообитания, было продемонстрировано экспериментом, который мы начали в 1991 г. На острове Соттунга (8 км<sup>2</sup>), находящемся в 20

км на восток от главного Аландского острова, летом 1991 г. шашечниц обнаружено не было, хотя на этом острове имелось около 30 подходящих для этого вида маленьких лугов. Вероятность одновременной гибели всех локальных популяций, занимающих такое ограниченное количество небольших разобщенных местообитаний, очень велика. С другой стороны, маловероятно, что когда-либо происходило повторное заселение острова путем преодоления водного пространства, поэтому неудивительно, что весь остров оказался вообще незаселенным. Это обстоятельство создало благоприятные условия для проведения эксперимента. На остров Соттунга из большой популяции острова Аланд для создания экспериментальной метапопуляции были перенесены 72 гнезда гусениц. На рис. 3.1 показано, что произошло в последующие годы. Ежегодно с 1991 г. мы регистрировали от 2 до 12 случаев локального вымирания и повторного заселения биотопов. При этом ни одна локальная популяция не оказалась устойчивой в течение всех 13 лет исследований. Несмотря на это, на острове Соттунга метапопуляция продолжает существовать, хотя в 1999 г. она была на грани вымирания, — тогда там оставались лишь две локальные популяции. Следует отметить, что попытки интродукции обыкновенной шашечницы в изолированные местообитания материковой части Финляндии потерпели неудачу (Kuussaari, Hanski, не опубликовано). Результат закономерен, поскольку существует вероятность вымирания маленьких популяций, населяющих небольшие участки пригодных для данного вида местообитаний. Для устойчивого существования вида необходимо создание сети подобных участков, предоставляющих возможность для расселения.

Вернемся к главному Аландскому острову и проведем элементарный анализ, выделив на нем участки размером  $2 \times 2$  км (Hanski et al., 1995). Сеть лугов на участке площадью  $4 \text{ км}^2$  представляет собой фрагментированный ландшафт, к которому адаптирован изучаемый нами вид.

Большинство бабочек, даже если они и покидают родной луг, пролетают в течение жизни расстояние менее одного километра. На некоторых участках луга занимают небольшие площади в среднем менее ста квадратных метров, тогда как на других участках их площадь может быть более одного гектара. Количество лугов колеблется от одного луга на участок (один луг на  $4 \text{ км}^2$ ) до 20 и более. Какова зависимость встречаемости бабочек от структуры фрагментированного ландшафта в пределах участка в четыре квадратных километра? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим рис. 3.2, на котором показаны доли лугов на участках в  $4 \text{ км}^2$ , заселенные бабочкой в 1993 г. Можно было бы ожидать, что чем крупнее луга, тем большее их число будет занято видом, но менее очевидно, как доля заселенных лугов зависит от их общего количества. Рис. 3.2 показывает, что доля заселенных лугов растет от 24% на участках, где средний размер луга менее  $100 \text{ м}^2$ , до 56% при самом большом среднем размере луга. Увеличение количества лугов

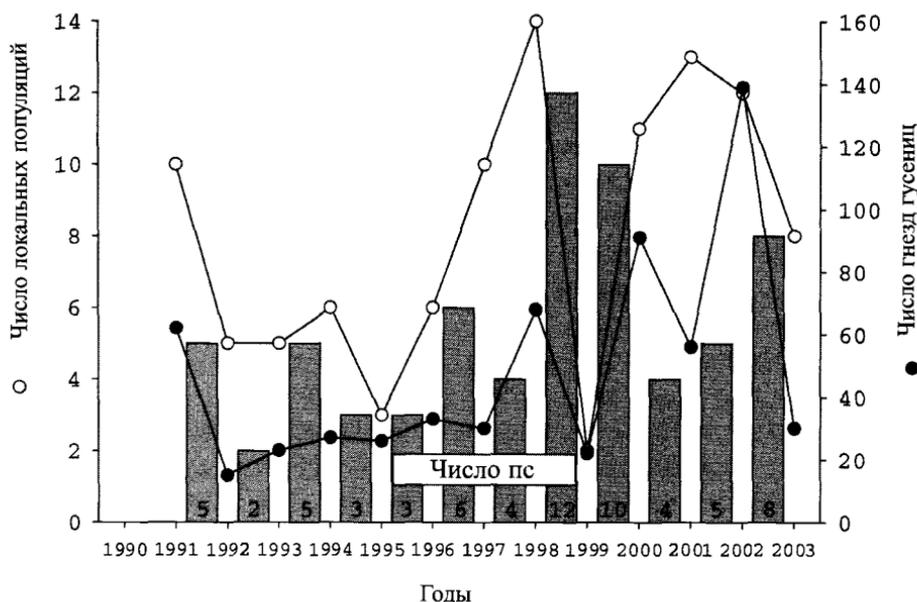


Рис. 3.1. Экспериментальная метапопуляция обыкновенной шашечницы (*Melitaea cinxia*) на острове Соттунга (Аландский архипелаг, юго-запад Финляндии). Длина острова 4 км, ширина — 2 км. Этот вид не встречался на острове в июне 1991 г., несмотря на то, что там имеется около 30 небольших лугов, по всей видимости, подходящих для данного вида. В августе 1991 г. 72 гнезда гусениц с главного Аландского острова были перемещены на 10 лугов острова Соттунга. Эта метапопуляция продолжала существовать 13 лет, хотя в 1999 г. там оставалось всего два заселенных луга. Ни одна из первичных популяций, созданных на острове Соттунга в 1991 г., не сохранялась в течение 13 лет, но данная метапопуляция пребывает во временном равновесии между вымиранием локальных популяций и реколонизацией необитаемых лугов, что и было спрогнозировано метапопуляционной теорией. На рисунке показаны изменения в размере метапопуляции, выявленные посредством подсчета численности гнезд гусениц и численности заселенных лугов, а также количество исчезновений популяций и реколонизаций в данный год (число произошедших событий). (Ориг.). [Число пс — число произошедших событий].

на квадрате (4 км<sup>2</sup>) имело сходный результат: в квадратах с одним лугом было занято всего 21% лугов, однако на тех участках, где количество лугов >7 и, следовательно, плотность лугов была выше, бабочками было занято 41% лугов. Мне бы хотелось повторить ещё раз, что заселенность лугов обыкновенной шашечницей возрастала как с увеличением их размеров, так и с увеличением их количества на модельных участках (4 км<sup>2</sup>).

Этот результат интересен сам по себе, но он также иллюстрирует и общий принцип. В высоко фрагментированном ландшафте, подобном сети лугов на

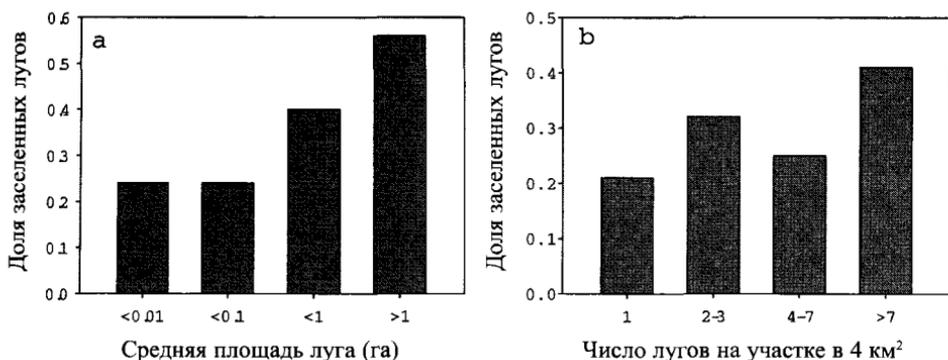


Рис. 3.2. Доля лугов, занятых обыкновенной шашечницей (*Melitaea cinxia*) на участках в 4 км<sup>2</sup> (Аландские острова, Финляндия). Выбранные квадраты различались по (а) средней площади лугов, (б) по количеству лугов. Доля заселённых лугов возрастает с (а) увеличением средней площади луга и (б) с увеличением количества лугов (по Hanski et al., 1995).

Аландских островах, для обыкновенной шашечницы (*M. cinxia*) локальные вымирания неизбежны, так как отдельные луга поддерживают лишь сравнительно небольшие локальные популяции, которые по многим причинам не могут существовать относительно долго. Даже самые большие луга настолько малы, что населяющие их популяции бабочек не гарантированы от вымирания. В данной ситуации вид может существовать долгое время только в том случае, если будет возникать достаточно много новых популяций, компенсирующих вымирание; именно это и происходит с обыкновенной шашечницей на Аландских островах. Однако баланс между вымиранием и колонизацией зависит от структуры ландшафта (см. рис. 3.2). На тех участках (4 км<sup>2</sup>), где луга невелики, вероятность вымирания местных популяций особенно высока, а значит, средний уровень заселенности территории низок. В тех районах, где лугов немного, а расстояние между ними большое, это мешает мигрирующим бабочкам найти новые луга и основать новые популяции. И вновь заселенность территории оказывается низкой, но на этот раз из-за недостаточной скорости заселения новых лугов, а не по причине высокой скорости вымирания.

Не надо быть популяционным экологом, чтобы оценить, что произойдет, если площадь ареала сократится, а число лугов в пределах данной территории станет ещё меньше. В конечном счете, баланс между процессами вымирания и заселения сместится к нулевой заселенности, — иными словами, процент вновь возникших популяций будет столь низок, что это не сможет компенсировать вымирание, и вся метапопуляция исчезнет. Это основной сценарий, вызывающий беспокойство у специалистов по охране природы, когда речь идет о последствиях утраты местообитаний и их фрагментации для последующей судьбы вида.

Именно такое положение вещей объясняет исчезновение обыкновенной шашечницы на материковой части Финляндии в 1970-х гг. — и во многих других частях северной Европы за последние десятилетия. Всё ещё существуют луга, подходящие для этого вида, но они, как правило, малы, и населяющие их локальные популяции подвержены вымиранию. А так как они расположены очень далеко друг от друга, случаи повторного заселения будут редки. Даже если бабочки каким-то образом окажутся там сами либо будут интродуцированы в ландшафт, все равно эти популяции обречены на вымирание. Короче говоря, позитивный баланс между вымиранием и колонизацией невозможен, когда сеть местообитаний становится слишком раздробленной. Какие именно последствия утраты местообитаний и их фрагментации для особей, популяций и видов обнаружили экологи, будет показано в настоящей главе, а также в главе 4, посвященной процессам вымирания.

### **3.1. Выбор местообитания и пути осуществления этого выбора**

Виды могут заселять только те местообитания, в которых условия окружающей среды соответствуют их экологическим требованиям. Поэтому большинство видов встречаются лишь в определенных местообитаниях, к тому же находящимся друг от друга на расстоянии, на которое они могут перемещаться. *Выбор местообитания* — одна из основополагающих концепций экологии. Вопреки буквальному значению этого термина, экологи, как правило, не подразумевают фактическую селекцию, когда речь идет о выборе местообитания. Вместо этого выбор местообитания интегрирует результаты поведенческих актов особей и демографических откликов популяции, существующей в различных местообитаниях, а также описывает дифференциальное использование видами различных территорий. Существует огромное количество публикаций, посвященных выбору местообитаний, даже без учета тех из них, в которых местообитания используются как необходимый компонент подробного биологического описания вида. Выбор местообитания настолько важен, потому что он определяет условия среды, в которых происходит взаимодействие между особями данного вида. А эти взаимодействия, в свою очередь, определяют приспособленность особей, их генетический вклад в будущие поколения. Процесс естественного отбора, ведущий к эволюционным изменениям в фенотипической и генотипической структуре популяций, будет благоприятствовать тем индивидуумам, которые вносят наибольший вклад в будущие поколения. Предполагая, что условия окружающей среды не меняются настолько быстро, чтобы скорость адаптации особей зна-

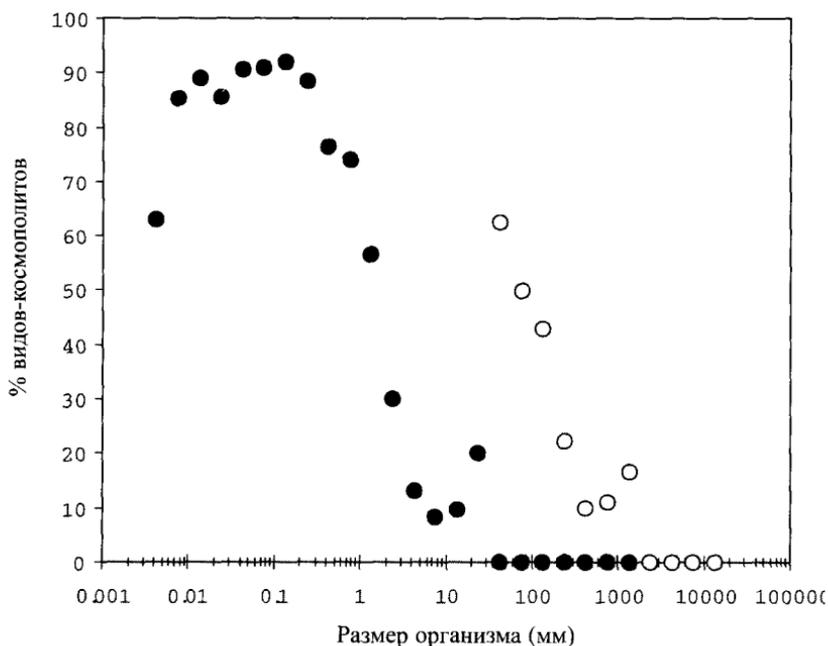
чительно отставала от скорости этих изменений, мы делаем вывод, что популяции, в конечном счете, будут состоять из таких особей, которые хорошо адаптированы к преобладающим условиям окружающей среды. Так как выбор местообитания в значительной степени зависит от свойств окружающей среды, которые должны соответствовать адаптивным возможностям особей, то очевидно, что эволюция выбора местообитания является одним из ключевых аспектов эволюции вообще.

Механизмы выбора местообитания особями довольно многочисленны и отражают их поведенческие и экологические особенности. В самом примитивном случае распространяющиеся особи неспособны контролировать выбор направления движения, расстояния и того места, в котором они, в конце концов, окажутся. К этой категории принадлежат многие мелкие организмы и распространяемые ветром споры и семена, хотя многие семена снабжены приспособлениями, которые способствуют рассеиванию и, следовательно, увеличивают расстояние, на которое они переносятся (Venable, Levin, 1983; Olivieri, Berger, 1985). Ответ на вопрос: «Смогут ли пассивно расселяющиеся особи вырасти и размножиться?» — зависит от того, куда они попадут, но при этом подавляющее большинство особей должно погибнуть, поскольку вероятность попадания в неподходящее местообитание очень велика.

Несомненно, подобное поведение было бы невозможным, если бы не огромное количество особей, участвующих в стадии расселения. Рейо Пенттиля (Reijo Penttilä) провел тщательный эксперимент для изучения продуцирования спор гриба-трутовика *Phlebia centrifuga*, находящегося под угрозой исчезновения, который произрастает на больших упавших стволах хвойных деревьев в старых северных лесах. Пенттиля на участке леса в несколько квадратных километров выявил все плодовые тела этого вида и накрыл их на время своих экспериментов. Лишь те плодовые тела, которые росли на двух близлежащих стволах в центре района исследования, были оставлены непокрытыми, в качестве источника спор. Поверхность гриба на этих двух бревнах составила 0,35 м<sup>2</sup>. В нескольких повторных экспериментах гриб продуцировал более 15 млн. спор в час, или около 5 000 спор в секунду. Пенттиля и его коллеги измерили интенсивность оседания спор на различных расстояниях от плодовых тел грибов. С увеличением расстояния интенсивность оседания спор быстро снижалась: в нескольких метрах от источника было обнаружено более 2 500 спор на 1 м<sup>2</sup>; в 60 м — более 1 000 спор на 1 м<sup>2</sup>; в 120 м — более 100 спор на 1 м<sup>2</sup> (Pietarila et al., 2003). Несколько десятков спор на 1 м<sup>2</sup> было обнаружено даже на расстоянии в 1 км, что, вероятно, показывает норму фонового оседания в любых лесных ландшафтах.

Организмы, которые на определенной стадии своего развития пассивно разносятся ветром, способны занимать все пригодные для них местообитания практически в любой точке Земли. Надо помнить, что на этой стадии организмы представлены огромным количеством особей. Подобный космо-

политизм более вероятен, если мелкие размеры присущи организмам не только на одной стадии жизненного цикла - той, когда они склонны к миграциям. Кроме того, для таких организмов характерны многочисленные и потому устойчивые к вымиранию популяции. Проведенное исследование (Finlay, Fenchel, 2004) подтверждает эту точку зрения. Были взяты образцы более чем 1 200 видов эукариот в пресноводном пруду в Великобритании, и определена доля видов, которые могут считаться космополитами. К этой группе относились виды, которые были зарегистрированы, по меньшей мере, в двух биогеографических провинциях, в северном и южном полушариях. Рис. 3.3 показывает, что во взятом образце подавляющее большинство одноклеточных эукариот и животных размером менее 1 мм — космополиты, тогда как практически ни один из видов, превышающий 10 мм, космополитом не был. Переход от видов-космополитов к видам с ограниченным географическим распространением выражен удивительно резко и находится в диапазоне размеров от 1 до 10 мм. Подобный переход очевиден у сосудистых растений и у мхов, хотя в данном случае пороговое значение космополитизма смещено в сторону больших размеров (рис. 3.3). Возможно, важнейшим фактором, обуславливающим эту закономерность, служит то, что мелкие эукариотические

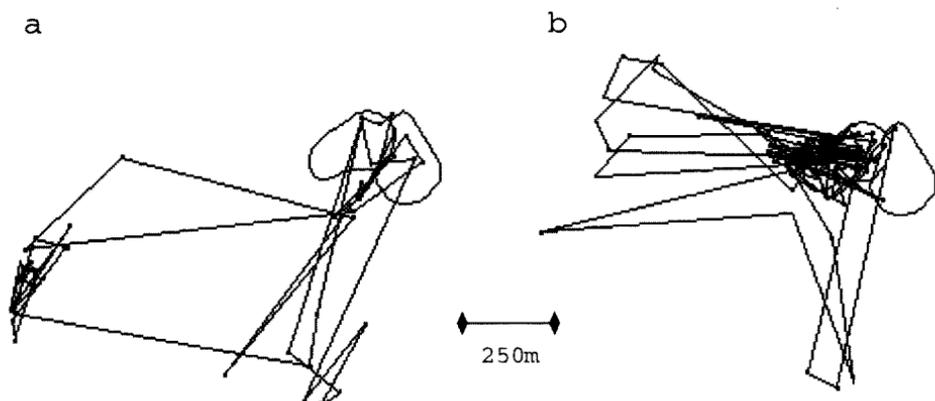


**Рисунок 3.3.** Доля эукариотических видов-космополитов, сгруппированных в логарифмические классы. По материалам, собранным в пруду в Озерном крае Англии. Черные кружки — это эукариотические микроорганизмы и животные, а светлые кружки — сосудистые растения и мхи (из Finlay, Fenchel, 2004).

микроорганизмы, попав в потенциально приемлемое для них местообитание, способны впасть в состояние покоя, сохраняя при этом жизнеспособность, если в момент колонизации условия окружающей среды окажутся неблагоприятными. Во всяком случае, феномен, показанный на рис. 3.3, — одна из самых удивительных закономерностей распространения видов на Земле!

Более крупные животные обычно способны контролировать своё перемещение и, следовательно, способны к более или менее сложному поведению при выборе местообитания, в поиске пищи или благоприятных условий для размножения. Насекомые, обитающие в различных микроместообитаниях, обладают стадией имаго, служащей для расселения вида, и гораздо менее подвижной стадией личинки. Микроместообитание личиночной стадии обычно ограничено какой-то частью местообитания вида — например, плодовыми телами грибов, которые выбираются самкой при откладывании яиц. Выбор приемлемых местообитаний может быть трудной задачей для взрослого насекомого, а если вид использует редко встречающиеся микроместообитания, то эта задача становится ещё сложнее. Например, на северо-западе Европы существуют около 40 видов пиротфильных насекомых (Wikars, 1997), которые размножаются в обгоревшей древесине. Подобные местообитания довольно обычны в природных лесах, хотя их локализация, непостоянная в пространстве и времени, связана с лесными пожарами. Большинство пиротфильных видов находятся под угрозой исчезновения в контролируемых человеком лесных ландшафтах, где пожары тушатся, — и это несмотря на феноменальную способность самок на большом расстоянии определять местонахождение подходящего местообитания. Эванс (Evans, 1996) описал уникальные рецепторы, при помощи которых жуки златки (*Melanophila*) способны улавливать удаленное инфракрасное излучение, эмитируемое лесными пожарами. Большинство насекомых, как и представители других таксонов, лишены способности обнаруживать потенциальное местообитание на большом расстоянии. Экологи моделируют передвижения особей таких видов с помощью *моделей взаимосвязанного случайного блуждания* (correlated random walk models) (Turchin, 1998), которые действительно хорошо объясняют подобные явления, — например, перемещение множества бабочек (Hanski et al., 2000; Ovaskainen, 2004).

Я не случайно описал несколько примеров, касающихся насекомых, так как литература по экологии, посвященная выбору местообитания, намного чаще описывает поведение птиц и млекопитающих. Птицы и млекопитающие привлекают исследователей тем, что им свойственны сложные повторные поведенческие реакции, и они способны выбирать: остаться в данном местообитании или двигаться дальше, и в каком именно направлении двигаться. Особи могут знать о других местообитаниях в окружающем их ландшафте, потому что они на какое-то время покидали нынешнее местообитание. На рис. 3.4 на примере коричневой древесной пищухи (*Climacteris*



**Рисунок 3.4.** Примеры исследовательского поведения двух молодых самок коричневой древесной пищухи (*Climacteris picumnus*) после начала самостоятельной жизни. Обе птицы исследовали сходные по размеру территории, но (а) первая особь распределила свои усилия более-менее равномерно, обследуя три участка, тогда как (б) вторая особь сконцентрировала свои усилия на одном участке, расположенном близко от родительской территории. (Е. Доерг, личное сообщение).

*picumnus*), обитающей в Австралии, показаны территории, исследуемые двумя самками по соседству с местом их рождения. Кроме того, важным фактором, влияющим на двигательную активность в связи с выбором местообитания у многих птиц и млекопитающих, оказывается присутствие других особей. Приведем лишь один пример: вероятность расселения молодых особей степной пустельги (*Falco naumanni*) в Испании снижалась, если размеры родной колонии были велики, а ближайшая соседняя колония находилась на большом расстоянии (Serrano et al., 2003). Расселяющихся особей особенно привлекали большие близлежащие колонии. Подобная *конспецифичная привлекательность* могла бы рассматриваться в качестве характерной особенности колониальных видов. Далее я рассмотрю концепции и основополагающие плотностно-зависимые модели выбора местообитания, что особенно характерно для позвоночных.

**Модели выбора местообитания.** По мере повышения популяционной плотности репродуктивный успех особей и темп роста популяции должны, по всей видимости, падать вследствие нехватки необходимых ресурсов, таких как пища и территория. Свойства этой зависимости и ее роль в популяционной динамике неоднократно обсуждалась экологами (более подробно см. обзоры — Sinclair, 1989; Hanski, 1990; Turchin, 1995, 2003). Разногласия исследователей при оценке роли плотностно-зависимых эффектов в дина-

мике численности во многом объясняются различием персонального опыта. Зависимость динамики популяции от плотности достаточно легко прослеживается у птиц и млекопитающих, поэтому исследователи, работающие на протяжении долгого времени с позвоночными, в полной мере оценили эту зависимость (Elton, 1949; Lack, 1954). Однако зависимость от плотности гораздо менее очевидна для многих популяций насекомых, численность которых сильно флуктуирует при изменении условий окружающей среды (Andrewartha, Birch, 1954; den Boer, 1968; Dempster, 1983). Но, несмотря на размах случайных колебаний, которые характеризуют временные изменения в численности многих популяций, ни одна из них не сможет превысить пороговый уровень при наличии ограниченного пространства: тот или иной ресурс, в конечном счете, станет лимитирующим и остановит ее рост. Итак, зависимость роста популяции от плотности — фундаментальное свойство биологических популяций, поэтому полезно исследовать простейшие модели роста популяций, зависящего от нее.

Рассмотрим ландшафт, состоящий из двух типов местообитаний, — назовем их  $A$  и  $B$ , — и допустим, что особи могут свободно выбирать любой из этих двух типов без каких-либо усилий. Таким образом, исключается риск высокого уровня смертности и потери времени, если они решат переселиться из одного места обитания в другое. Текущие значения скорости роста популяции в двух местообитаниях могут быть выражены следующими логистическими моделями:

$$dN_A/dt = r_A N_A (1 - N_A/K_A), \quad (3.1a)$$

$$dN_B/dt = r_B N_B (1 - N_B/K_B), \quad (3.1b)$$

где  $r_A$ ,  $N_A$  и  $K_A$  соответственно являются внутренней скоростью роста, текущей численностью популяции и емкостью среды в местообитании  $A$  (аналогично эти показатели определяются для местообитания  $B$ ; обратим внимание, что фактические передвижения между двумя местообитаниями не отражены в приведённых уравнениях). Предположим, что в дальнейшем особи распределились между двумя типами местообитаний таким образом, что удельная скорость роста популяции в расчете на одну особь (левая часть уравнения 3.1), разделенная на соответствующую численность популяции, одинакова в обоих местообитаниях. Преобразовав уравнения (3.1), можно далее проследить следующие отношения между размерами популяции в двух местообитаниях:

$$N_A = [(r_A - r_B)/r_B] K_A + (r_B K_A / r_A K_B) N_B \quad (3.2)$$

Подобное распределение особей между двумя типами местообитаний С. Фретуэлл и Г. Лукас (Fretwell, Lucas, 1970) в одном авторитетном издании предложили называть *идеально свободным распределением* (ideal free distribution). Они предполагали, что при расселении особь всегда выбирает такой тип местообитания, в котором её приспособленность (темп роста на одну особь в 3.1) была бы самой высокой. Если бы, в настоящее время, при-

способленность особей к местообитанию  $A$  была бы выше, чем приспособленность особей к местообитанию  $B$ , то больше особей, как ожидается, переместилось бы в местообитание  $A$ . Это перемещение происходило бы до тех пор, пока местообитание  $A$  не утратило бы своего преимущества после достижения высокой плотности, и по качеству существования особей не сравнялось бы с местообитанием  $B$ . Подобный зависимый от плотности выбор местообитания приведет к такому соотношению размеров находящихся в них популяций, которое определяется уравнением 3.2.

Модель *идеально свободного выбора* местообитания предполагает, что нет никаких прямых взаимодействий между особями и что особи не ограничены при выборе местообитания слабой способностью к расселению, нехваткой информации о размерах популяции и т.д. Важный вопрос, который может быть исследован при помощи данной модели: — «Будет ли постоянным соотношение размеров популяций в этих двух местообитаниях, независимо от их абсолютных значений (Morris, 2003)?» Несложно заметить, что в контексте вышеупомянутой модели это произойдет только в том случае, если скорости роста популяций в этих двух местообитаниях будут идентичными ( $r_A = r_B$ ), что представляется маловероятным. Вероятнее, что  $r$  будет больше в одном или в другом местообитании, — отсюда следует, что соотношение  $N_A/N_B$  будет меняться с изменением размера популяции в целом. Когда общее количество особей в популяциях небольшое, численность оказывается выше в местообитании с большими значениями  $r$ . Этот прогноз подтверждается наблюдениями, которые показывают, что при большей численности вид обладает большим потенциалом экспансии и занимает более широкий круг местообитаний, чем в том случае, если он редок.

Модели *идеального свободного распределения* можно противопоставить другую модель выбора местообитания, которую называют *идеально принудительным распределением* (the ideal despotic distribution) (Fretwell, Lucas, 1970) или *идеально упреждающим распределением* (the ideal pre-emptive distribution) (Pulliam, Danielson, 1991). В этом случае те особи, которые первыми достигнут благоприятного местообитания, в дальнейшем имеют возможность тем или иным образом устранить любых особей, прибывающих позже, — то есть данному виду свойственна территориальность, и владельцы территории обычно побеждают вселенцев. В такой модели предполагается, что местообитание состоит из «вакантных» разнокачественных территорий, и особи всегда выбирают участок наивысшего качества, который еще остается свободным. Эта модель также не рассматривает возможные ограничения для расселения особей, — например, из-за недостаточной способности к распространению или ограниченной информации.

Важное различие между идеально свободной и идеально принудительной моделями состоит в том, что в последней особи отличаются друг от друга по жизнеспособности и результативности в выборе местообитания. При

идеально принудительном распределении (the ideal despotic distribution) особи, которые смогли выбрать территории наивысшего качества, имеют самую высокую приспособленность.

Нет сомнения, что и идеально свободные, и идеально принудительные модели являются важными элементами существования естественных популяций. Например, как полагают многие ученые, особи мигрирующих птиц, прилетающие первыми на свои гнездовые территории, выбирают лучшие участки, где вероятность успешного размножения с учетом всех прочих факторов выше (Kokko, 1999; Morbey, Ydenberg, 2001). Однако не следует ожидать идеально-количественного соответствия между прогнозами модели и реальными наблюдениями, поскольку в природных популяциях теоретические предположения моделей будут, скорее всего, в той или иной мере нарушаться. Скажем, трудно понять, как особи могут получить исчерпывающую информацию об ожидающих их «вознаграждениях» во всех потенциальных местообитаниях.

Изучая гнездование уток крякв, Х. Пёйся (Pöysä, 2001) обнаружил, что и идеально свободные, и идеально принудительные модели не смогли хорошо описать распределение размножающихся крякв между двумя типами местообитаний, отличающихся структурой береговой растительности. Кряквы не распределялись по местообитаниям согласно правилам идеально свободного распределения: размножение не было одинаково успешным в благоприятных и неблагоприятных местообитаниях, но при этом, если сравнивать результаты, полученные в разное время, успех размножения не снижался с увеличением плотности. Кряквы успешнее размножались в благоприятных местообитаниях, но выбор местообитания не зависел от плотности особей в определенном месте. Кряквы, вопреки прогнозу идеально принудительной модели, в начале периода размножения обычно не стремились первыми занимать места в благоприятном местообитании. Х. Пёйся (Pöysä, 2001) предполагает, что его результаты можно хотя бы отчасти объяснить концепцией привлекательности, т.е. поселением около других размножающихся особей своего вида, которые могли бы повысить шансы спаривания и предоставить информацию о местообитании. Этот пример особенно информативен, потому что предыдущие исследования, касающиеся поведения крякв при поиске корма, подтверждают концепцию идеально свободного распределения (Harper, 1982; Gray, Kennedy, 1994). Ситуация с поиском корма намного проще и требует меньших затрат энергии, чем выбор места для размножения, а потому неудивительно, что простая модель поиска корма работает лучше.

**Изменение выбора местообитания.** Недолгой прогулки по большинству европейских городов достаточно, чтобы заметить изменения в выборе местообитаний у некоторых видов птиц, хорошо знакомых многим из нас. Виды птиц, которые невозможно было встретить в черте города 50 лет назад, в

настоящее время являются обычными городскими обитателями. Взять, к примеру, город, который я знаю лучше всего, — Хельсинки, расположенный на северном берегу Балтийского моря. Так, дрозд-рябинник (*Turdus pilaris*) в 1956 г. был редок в Хельсинки, но два исследования, проведенные в 1978 и 1997 гг., показали, что несколько десятилетий спустя дрозд-рябинник стал самой распространенной птицей в городе: более одной пары на гектар в центральных парках Хельсинки (Halonen et al., 1998). Среди других видов, численность которых за прошедшие 50 лет возросла, по крайней мере, в 10 раз, следует назвать белую трясогузку (*Motacilla alba*), черного дрозда (*Turdus merula*) и серую ворону (*Corvus corone*) (Halonen et al., 1998). Есть виды, которые в настоящее время активно перемещаются в город, — например, голубь вяхирь (*Columba palumbus*), кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*) и белошекая казарка (*Branta leucopsis*). Другие виды, обычные для городов центральной Европы, пока еще отсутствуют в Хельсинки, хотя они часто встречаются в ближайшей сельской местности, — например, пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*), лесная завирушка (*Prunella modularis*) и крапивник (*Troglodytes troglodytes*). Кулик-сорока начал размножаться на плоских крышах высоких зданий наряду с сизой (*Larus canus*) и серебристой (*L. argentatus*) чайками; очевидно, эта «среда обитания» похожа на более привычные места их гнездовых на берегу моря. Стайки белошеких казарок осенью щиплют траву на городских лужайках, а весной пары этих гусей высидывают птенцов на маленьких островках в нескольких сотнях метров от береговой линии. Орнитологи 50 лет назад были удивлены, когда впервые во время весенней миграции встретили белошекую казарку — вид, размножающийся в Арктике, на побережье Финляндии. В целом, численность и разнообразие городских видов птиц увеличились в Европе в течение последних десятилетий, — например, в Москве (Морозов, 1996), Лондоне (Oliver, 1997) и Хельсинки (Halonen et al., 1998). Та же тенденция наблюдается во всем мире, очевидно, отражая быстро увеличивающуюся площадь городских местообитаний (Marzluf, 2001).

Причины увеличения числа видов птиц в городах, прежде всего, связаны с большей доступностью корма и большей возможностью размножаться (Marzluf, 2001). В северной Европе, особенно зимой, доступность корма для многих птиц значительно выше в городах, чем в сельской местности, поэтому количество немигрирующих особей в городах увеличилось. В прежние времена птиц тревожили, их гнезда разоряли, но в настоящее время это случается редко, по крайней мере, в северной Европе (Vuorisalo et al., 2001, 2003). В городах у птиц мало естественных врагов, кроме других птиц, вроде серых ворон и сорок в Хельсинки. В пригородах, напротив, распространены домашние кошки, которые истребляют огромное количество птиц и их гнезд. Собрана подробная информация (Churcher, Lawton, 1987) о количестве воробьиных птиц и мелких млекопитающих, пойманных кошками в английской деревне в тече-

ние одного года. Результат: в среднем 14 мелких млекопитающих и птиц на одну кошку ежегодно, что не в полной мере отражает реальную картину, так как кошки вряд ли приносили в дом всех, кого они поймали. Умножьте эту цифру на численность домашних кошек в Великобритании — приблизительно 6 миллионов, — и масштабы истребления кошками птиц становятся очевидными. Не следует забывать, что особенность домашних кошек в том, что они получают пищу от хозяина, поэтому их численность не зависит от численности жертв, и они могут истреблять даже редкие виды птиц.

Хотя изменения в выборе местобитаний у птиц выглядят поразительно, мы не должны делать слишком далеко идущие выводы относительно этого феномена у других видов организмов.

(1) Маневренность свойственна в основном лишь птицам и млекопитающим со сложным поведением, включая нас, людей; нельзя ожидать, что подавляющее большинство других видов проявит что-нибудь подобное.

(2) Смена предпочтений при выборе местобитаний может оказаться скорее кажущейся, чем реальной, поскольку особи могут продолжать руководствоваться в своем поведении прежней информацией. Но когда окружающая среда существенно изменена людьми, последствия использования этой информации при выборе местобитания уже иные (подробнее в разделе 3.3); так, кулик-сорока, гнездящийся на плоских крышах в Хельсинки, возможно, принимает их за скалистые островки.

(3) Смена предпочтений при выборе местобитаний может быть связана не только с физической структурой среды и растительностью, но и с другими факторами. Выбор местобитаний у позвоночных животных — процесс довольно гибкий и в значительной степени зависит от взаимодействия с другими видами, в том числе от опасностей, исходящих от людей. Если изменить эти взаимодействия, например, устранить хищников, охотящихся на птиц, птицы могут переместиться в местобитания, которые не использовались прежде. Даже заселяемые птицами небольшие городские парки могут иметь такую же структуру, что и природные лесные сообщества, обладая при этом важным преимуществом — отсутствием хищников.

Иначе обстоит дело, например, с насекомыми и грибами, обитающими на гниющих деревьях. Невозможно представить, чтобы такие группы переключились на другой тип микроместобитания, когда плотность гниющей древесины в расчищаемых лесах становится настолько низкой, что популяция рискует вообще исчезнуть. С другой стороны, эти виды могли бы сохраниться даже в интенсивно эксплуатируемых человеком лесах, если бы привычные для них местобитания присутствовали бы в достаточном количестве (Martikainen, 2001). В действительности трудно ожидать появления достаточного количества микроместобитаний, необходимых для существования этих видов, в интенсивно эксплуатируемых лесных сообществах.

### 3.2. Реакция особей и популяций на деградацию местообитания

Деградация местообитаний — сложное явление, которое может означать воздействие любого фактора окружающей среды из тех, что определяют экологические потребности особей. В сущности это еще одно неясное понятие. Мы вынуждены возвратиться к вопросу о том, что следует считать «нишей» и «местообитанием» вида (это подробно обсуждалось в разд. 1.1). Различные виды имеют различные экологические требования; следовательно, и качество местообитания, и негативные изменения в нем также специфичны для каждого вида. Если не считать полного разрушения местообитания — когда, например, лес совсем вырубается, — качество местообитания трудно определить вне зависимости от его воздействия на жизнь особей и популяций. Те изменения в окружающей среде, которые мы едва замечаем, зачастую бывают катастрофическими для некоторых видов. История исчезновения в Великобритании бабочки голубянки (*Maculinea arion*), вымершей из-за того, что трава выросла на несколько сантиметров выше обычного, является показательным примером (разд. 1.2).

В других случаях местообитание может подвергнуться всевозможным изменениям, а некоторые виды почти не почувствуют этого. Несомненно, такие различные реакции объясняются специфичностью экологических требований видов: виды, более требовательные к местообитанию (стенобионтные виды), могут пострадать даже при незначительных изменениях в окружающей среде, тогда как менее специализированные (эврибионтные) виды более терпимы. Как правило, виды, имеющие крупных особей, чаще бывают генералистами и менее чувствительны к качеству местообитания по сравнению с мелкими видами. Это объясняет, почему популяции крупных позвоночных животных могут на удивление хорошо чувствовать себя в ландшафтах, сильно измененных людьми, если только люди интенсивно не преследуют их. Например, в Финляндии количество наиболее крупных видов птиц и млекопитающих увеличилось за последние десятилетия, — включая хищников, вроде беркута и рыси, и травоядных, вроде лебедя и лося. Важный вывод, основанный на этом наблюдении, заключается в том, что вопреки распространенному мнению мелкие стенотопные виды часто требуют более обширных охраняемых территорий, чем крупные, менее специализированные, — конечно, при условии, что последние не истребляются в неохранных областях.

Краткосрочные реакции особей на изменение местообитания становятся реакцией всей популяции по мере того, как старые особи умирают, а новые рождаются. Для долгосрочных и крупномасштабных последствий деградации местообитаний важны именно реакции популяций. Тем не менее, эти

реакции зачастую можно свести к реакциям отдельных особей на изменение экологических условий. Птицы и млекопитающие на уровне особей могут приобрести новые навыки и таким образом модифицировать свое поведение, а эти новые навыки могут получить распространение в популяции. Ставшая уже обычной урбанизация птиц — в меньшей степени млекопитающих — является тому хорошим примером. Новое поведение влияет на репродуктивные возможности особей, а естественный отбор может привести к дальнейшим эволюционным изменениям в поведении и жизненном цикле (разд. 3.7). На популяционном уровне экологические последствия подобных изменений можно охарактеризовать несколькими демографическими параметрами: скоростью роста популяции, ее дисперсией и потенциальной емкостью окружающей среды. Последствия, возникающие при воздействии различных вариантов утраты местообитаний на эти параметры, были подытожены в разд. 2.2. Ниже я подробнее рассмотрю некоторые особенности реакций особей и популяций на ухудшение среды обитания.

**Ответные реакции особей на качественные изменения условий обитания.** Внезапные изменения в количестве или качестве местообитания могут влиять на поведение, размножение и выживание особей. Наиболее очевидная реакция особей на утрату или изменение местообитания — это миграция. Такая возможность, конечно, доступна только видам, состоящим из маневренных особей. Растения после прорастания не способны мигрировать, а многие животные настолько мелки или так ограничены в перемещении по сравнению с масштабностью изменений, что в этой ситуации им просто некуда мигрировать. Но даже в том случае, когда особи достаточно подвижны, как, например, птицы, млекопитающие и многие насекомые, возможность переместиться куда-то не всегда помогает. Часто территории (ландшафтные матрицы), через которые особи должны мигрировать, не пригодны для существования данного вида и поэтому смертность там очень высока (Clobert et al., 2004). Многие особи, возможно, не найдут себе другое подходящее местообитание, а если и найдут, то им будет непросто там обосноваться из-за конкуренции с резидентами (Lambin, 1994; Wolff, 1995).

С другой стороны, если было утрачено местообитание эмигрировавшего вида, то на этом месте может возникнуть местообитание для другого вида. Примером тому могут служить бореальные леса, вырубаемые для производства древесины. После того, как лес вырублен, большинство постоянно обитавших в нем видов исчезает — мигрирует или гибнет, но другие виды быстро заселяют открытые вырубленные участки. Важное наблюдение, которое необходимо запомнить, — в случае серьезного изменения природных местообитаний в первую очередь исчезают стеногопные виды, тогда как виды, заселяющие недавно возникшие местообитания, — это, в основном, универсалы с высокой способностью к распространению, т.е. эвритопные виды.

Некоторые из них могут быть вселенцами с других континентов, чужаками, более всего выигрывающими в результате глобализации.

Ухудшение качества местообитаний часто переносится всеми особями одной популяции примерно одинаково, тогда как уменьшение количества (площади) местообитания временно увеличивает различия в успешности приспособления особей: некоторые из них по-прежнему находят корм и возможность размножаться, а другие — нет. Вот несколько примеров ухудшения качества местообитаний. Недостаток цветков медоносов означает низкое качество местообитания для всех особей в популяции бабочек, что может привести к повышению уровня эмиграции (Kuussaari et al., 1996). Снижение доступности корма на небольших лесных участках может привести к его нехватке для воробьиных птиц (Zanette et al., 2000), что окажет влияние на развитие отдельных особей. П. Суорса и др. (Suorsa et al., 2003) показали, что у обыкновенной пищухи (*Certhia familiaris*), приспособленной к старым лесам, недостаток корма на густых участках молодого леса вызывает физиологическую стрессовую реакцию и повышение концентрации кортикостерона в плазме крови. У территориальных видов уменьшение площади местообитания приводит к сокращению количества участков, пригодных для размножения, что уменьшает долю размножающихся особей. Но те индивидуумы, которые сумели найти подходящие места для размножения, могут не испытывать на себе неблагоприятных последствий.

Рассмотрим, например, насекомых, которые размножаются в упавших лесных деревьях. Для особи достаточно поселиться в таком стволе, чтобы она и её потомство оказались в благоприятном местообитании. Но если количество подходящих стволов в лесу невелико, то многие расселяющиеся насекомые не смогут найти подходящих мест, что повлияет на популяцию в целом.

Если фрагментация местообитания происходит локально, то это может иметь последствия для использования территории отдельными особями. Р. Имс и др. (Ims et al., 1993) различали 3 вида ответных реакций. При *реакции интеграции* увеличивается перекрытие индивидуальных участков особей. Это может происходить у особей с неагрессивным характером поведения, — например, у самок полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) (Ims et al., 1993). Напротив, в *реакции разделения* перекрытие индивидуальных участков уменьшается по сравнению с ситуацией, когда популяция обитает на большей территории. Подобная реакция наблюдается, например, у территориальных самцов глухаря. Наконец, в *реакции распространения* особи включают в пределы своего индивидуального участка несколько небольших фрагментов местообитания, — очевидно, потому, что одного фрагмента было для них недостаточно. Такая реакция была зарегистрирована, например, у самца летяги (*Pteromys volans*) в бореальных лесах Финляндии (Selonen et al., 2001). Все перечисленные реакции могут повлечь за собой снижение жизнеспособности популяции.

способности популяции. В реакции интеграции может усилиться конкуренция за ресурсы, в реакции разделения уменьшение числа размножающихся особей увеличивает демографическую стохастичность и уменьшает генетическую изменчивость, а в реакции распространения частые передвижения между отдельными фрагментами местообитания могут вызывать серьёзные потери времени, высокий риск смертности и большие затраты энергии для передвижения.

Увеличение вероятности миграции — одно из главных последствий уменьшения площадей участков местообитания, как было показано в разд. 2.2. То есть особи склонны покидать в первую очередь мелкие, а не крупные участки местообитаний. В случае с насекомыми случайный дрейф к границам участка местообитания — одно из вероятных объяснений, хотя еще раз отметим, что различным видам свойственны различные реакции, как это было продемонстрировано на примере с бабочками прерий в разд. 1.3. У позвоночных животных с более сложным поведением и с большими познавательными способностями случайное пересечение границы участка менее вероятно. Птицы и млекопитающие скорее будут «оценивать» качество местообитания, включая влияние плотности популяции в каждом месте, и соответственно корректировать свои передвижения.

Экологи, изучающие поведение, проанализировали распределение особей между местообитаниями разного качества. При снижении качества местообитаний возрастающая эмиграция может привести к сокращению плотности популяции, хотя в других случаях плотность популяции может сократиться из-за популяционной регуляции численности. «Почему особи вообще оставляют свое родное местообитание и начинают мигрировать?» — один из классических вопросов эволюционной экологии. Некоторые объяснения «внутренней» потребности к эмиграции основаны на пространственных и временных изменениях качества местообитаний, и, следовательно, на приспособленности особей, на конкуренции за ресурсы между родственными особями, на стремлении избежать инбридинга. В работе Дж. Клоберта (Clobert, 2001) представлен всесторонний обзор причин миграции не только животных, но и растений.

**От индивидуальных ответов особей к динамике популяций.** Большинство моих читателей — граждане развитых стран, в которых человеческие отношения обычно рассматриваются исключительно с точки зрения индивида. Возможно, по этой причине существует некоторое недопонимание популяционных процессов среди непрофессионалов. Утрата местообитания часто рассматривается как проблема для особей, и решение этой проблемы могло бы состоять в том, чтобы помочь особям переселиться в другое место, когда их местообитание разрушается, — как нам самим пришлось бы уехать, если бы на месте нашего дома была построена новая автострада. Действи-

тельно, при возможности выбора особи многих животных обязательно начнут переселяться, когда их местообитание разрушается. Но это не решает проблему долгосрочных негативных последствий ухудшения качества местообитания, как это будет показано ниже. Кстати, еще одно проявление подобного мышления (сосредоточенного на судьбе отдельных особей) — это недопонимание популяционных процессов, когда выпускают на волю домашних питомцев. Есть много примеров, связанных, прежде всего, с аквариумными видами, когда подобная практика приводила к потенциально катастрофическим последствиям для популяций, для сообществ и даже для целых экосистем (Padilla, Williams, 2004; разд. 5.4).

Даже если особи, которые были вынуждены уйти из разрушенного местообитания, успешно доберутся до другого подходящего места, в долгосрочной перспективе это мало что изменит. Новые территории, вероятно, уже будут заняты другими особями, и поскольку популяционное регулирование склонно поддерживать статус-кво, численность на этих территориях вряд ли возрастет благодаря появлению новых индивидуумов. Чтобы иммиграция действительно приводила к постоянному увеличению популяции, она должна быть непрерывной, что, конечно же, невозможно, если местообитание, которое было источником мигрантов, утрачено. Кроме того, если непрерывный поток иммигрантов значительно увеличивает плотность популяций — это, скорее всего, популяции-стоки, существующие в низкокачественных местообитаниях (разд. 3.3).

Когда люди, чтобы избежать уничтожения гнезд и птенцов, не вырубают лес в период размножения лесных птиц, то с этической точки зрения это похвально. Однако независимо от того, вырубается лес в июне или в декабре, — на численности птиц это отразится одинаково. Утрату местообитания на одном участке нельзя компенсировать, просто давая особям возможность переместиться на другой участок. Единственный способ компенсировать утраченные местообитания состоит в том, чтобы создать новые сопоставимые местообитания где-то еще (Sinclair et al., 1995), как это предусматривают Планы сохранения среды обитания в Соединенных Штатах (разд. 5.2). Но даже тогда территория остается важнейшим ограничивающим фактором. Кроме того, не исключено, что за счет вновь созданного местообитания будет уничтожено какое-либо другое. В конечном счете, чем больше земли предназначено исключительно для нужд человека — как при мощении и асфальтировании территории, строительстве жилья, устройстве газонов и т.д., или когда просто разрушаются природные сообщества, как в случае опустынивания, — тем меньше местообитаний остается для всех других видов.

Изменение местообитаний, вероятно, повлияет на 3 ключевые параметра динамики популяции: скорость роста популяции  $r$ , определяемую средними показателями плодовитости и выживания и связанную с изменчивостью условий окружающей среды; дисперсию скорости роста популяции  $y_e^2$ ; и пре-

дельную численность популяции (емкость местообитания)  $K$ , определяемую количеством доступных ресурсов. Основные последствия изменения этих параметров для динамики популяции, вызванные различными типами нарушений местообитания, были описаны в общих чертах в разд. 2.2. Модель предельной численности популяции, описанная в блоке 2.1, прогнозирует, что при нарушениях, типичных для природных популяций, риск их вымирания определяется как  $\sim 1/K_e^{2r/8^2}$ . Следует подчеркнуть и то обстоятельство, что экологические изменения обычно происходят постепенно, и в этом случае ответные реакции популяции также постепенны, хотя возможны и более внезапные изменения при достижении пороговых значений параметров (разд. 4.3).

Пример постепенной реакции популяции — классическое исследование бабочки шашечницы (*Euphydryas editha*), проведенное Полом Эрлихом и его коллегами в заповеднике Джаспер Риддже недалеко от Стэнфордского университета в Калифорнии. В 1960 г., когда Эрлих отметил первую бабочку в Джаспер Риддже, казалось, что ничто не угрожает популяции этого вида в заповеднике площадью в 400 га (Ehrlich, Hanski, 2004b). Но уже к 1997 г. вся популяция вымерла. Вымирание произошло благодаря радикальным изменениям среды: сокращению площади местообитания вида на ближайших лугах из-за вторжения туда трав-интродуцентов; разрыву связей с другими популяциями (Hellmann et al., 2003); постоянному ежегодному ухудшению погодных условий, связанному, возможно, с изменениями климата, и приведшему к повышению дисперсии скорости роста популяции (McLaughlin et al., 2002). Две самые большие популяции в Джаспер Риддже вымирали очень медленно, более двух десятилетий (Hellmann et al., 2003). Поэтому мы можем предположить, что некоторые едва различимые долгосрочные изменения в качестве местообитаний были вызваны вторжением трав-интродуцентов из-за накопления азотистых соединений (Weiss, 1999), сокращением скорости роста популяции или уменьшением емкости местообитания.

### 3.3. Источники и стоки

Понятия популяций-источников и популяций-стоков, а также соответствующих местообитаний-источников и местообитаний-стоков предложили Г. Пулльям (Pulliam, 1988) и Г. Пулльям с Б. Даниэльсоном (Pulliam, Danielson, 1991). Когда в равновесной популяции локальная рождаемость превышает локальную смертность, то это популяция-источник, и наоборот если локальная смертность превышает локальную рождаемость, то эта популяция-сток. Классификация источник/сток описывает движение особей и генов в метапопуляциях. Если рождаемость в данном местообитании превышает смертность, а численность популяции не растет, то число особей, покидающих это место-

обитание, превышает количество вновь пришедших. Популяция с высоким уровнем рождаемости (источник), следовательно, является поставщиком особей и генов, а эмиграция уравнивает рождаемость и смертность, тогда как популяция с низким уровнем рождаемости (сток) является потребителем, а иммиграция в данном случае — уравнивающая фактор. В метапопуляции всегда будут существовать источники и стоки, статус популяций — источников или стоков — будет меняться со временем в зависимости от размеров соседних популяций (Hanski, 1999).

Более простая концепция источников/стоков основана на показателе удельной скорости роста популяции ( $r$ ) при низкой её плотности без учета миграции, когда влияние плотности популяции на скорость роста незначительно. От значения  $r$  зависит дальнейшая судьба небольшой популяции: при ( $r > 0$ ) она будет расти, а при ( $r < 0$ ) будет вымирать. Тем не менее, на практике иммиграция может спасти популяцию от вымирания, даже если  $r < 0$ . При этом должно быть соблюдено важное условие: вид вселяется в то местообитание, где он вообще не должен присутствовать. В этом и заключается суть концепции популяции-стока. Сток с  $r < 0$  назвали абсолютным или истинным стоком, в то время как уменьшающаяся популяция, в которой иммиграция превосходит эмиграцию, но  $r > 0$ , является относительным стоком или псевдостоком в терминологии А. Уоткинсона и У. Сатерленда (Watkinson, Sutherland, 1995). Популяция, являющаяся относительным стоком, не вымерла бы при отсутствии иммиграции, ее численность просто уменьшилась бы до минимальных значений.

Подразделение популяций на источники и стоки сопоставимо с их подразделением на материковые и островные. Сходство в том, что эмиграция с материка предотвращает постоянное вымирание островных популяций, но, согласно принятой динамической теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967), вымирание происходит не из-за того, что  $r < 0$ , а из-за стохастических процессов в популяциях, которые в детерминистическом приближении будут существовать постоянно.

Природные популяции подвержены воздействию экологической стохастичности, которая влечет ряд серьезных последствий для динамики источников/стоков. Прежде всего, условие  $r > 0$  в действительности не подходит для идентификации популяций-источников и популяций-стоков, потому что благодаря стохастичности популяция с небольшим положительным значением  $r$ , вероятно, вымрет (разд. 4.1). Если обозначить величину экологической стохастичности как  $\delta_c^2$ , то величину  $r_0 = r - \delta_c^2/2$  можно определить как стохастическую скорость роста. Теперь условие долгосрочного роста популяции примет вид  $r > \delta_c^2/2$ . Поэтому было бы разумно переопределить источники и стоки, используя знак величины  $r - \delta_c^2/2$ , а не знак величины  $r$ .

Другое интересное следствие стохастичности относится к длительному выживанию метапопуляции. Если воздействия на локальные популяции сто-

хастичны и не скоррелированы, т.е. если нет одновременного прессинга на все мелкие популяции, то жизнеспособная метапопуляция может состоять из одних лишь истинных популяций-стоков ( $r < 0$ )! Это возможно, поскольку миграция между более или менее независимо флуктуирующими локальными популяциями существенно увеличивает общую скорость роста метапопуляции, — риск низкого репродуктивного успеха отдельной локальной популяции в определенный год распределяется посредством миграции среди многих независимо флуктуирующих популяций. В таком случае в метапопуляции возможна в целом положительная скорость роста в расчете на одну особь, при том, что соответствующая скорость во всех локальных популяциях отрицательна, и это несмотря на дополнительную смертность во время миграции (Kuno, 1981; Metz et al., 1983; Jansen, 1998; Yoshimura, Hanski, 1999).

Концепция источников/стоков имеет много экологических (Holt, 1985; Watkinson, Sutherland, 1995; Pulliam, 1996; Hanski, 1999), генетических (Gaggiotti, 1996) и эволюционных аспектов (Brown, Pavlovic, 1992; Holt, Gaines, 1992; Kawecki, 1995; 2004). Но здесь нас интересуют, прежде всего, вопросы, которые непосредственно касаются изменения структуры ландшафта. Шансы выживания метапопуляции явно ухудшаются, если при деградации ландшафта местообитания-источники превращаются в местообитания-стоки, и это общее ухудшение тем сильнее, чем заметней различия в качестве местообитаний и чем выше уровень миграции между популяциями, так как если интенсивность миграции высока, особи быстрее перемещаются из популяций-источников в популяции-стоки. Когда различие в качестве местообитаний невелико, то общая скорость роста популяции менее чувствительна к относительному количеству местообитаний-источников, чем в том случае, когда различие в качестве местообитаний значительно.

Кроме того, в постепенно деградирующем ландшафте, где многие высококачественные местообитания-источники, обеспечивающие рост численности, превращаются в низкокачественные, — популяции с особями, имеющими большую продолжительность жизни, могут реагировать на эти изменения далеко не сразу. Д. Доуак (Doak, 1995) продемонстрировал этот эффект при помощи модели возрастной структуры популяции, которую он разработал для исследования динамики медведей гризли в гетерогенных ландшафтах. Основная его идея состоит в том, что при постепенном ухудшении условий существования спад численности популяции может быть незаметным — до тех пор, пока окружающая среда не ухудшится настолько, что популяция неизбежно исчезнет. Далее мы увидим и другие примеры замедленного реагирования метапопуляционной динамики на изменения условий окружающей среды (разд. 4.4).

Ясно, что преобразование местообитаний-источников в местообитания-стоки в итоге губительно для популяции. В то же время процесс, идущий в противоположном направлении, способствует длительному выживанию вида.

Но насколько для популяции будет губителен процесс, разрушающий местообитания-стоки? Очевидно, что ответ на этот вопрос зависит от подвижности особей, которая может повлиять на доступность различных типов местообитаний. Для популяций с непохожими типами динамики могут возникнуть разнообразные ситуации при реципрокных миграциях особей, обитающих в местообитаниях-стоках и местообитаниях-источниках. Была исследована модель (Gyllenberg et al., 1996), в которой популяция из местообитания-источника показывала сложную динамику и, таким образом, имела высокий риск исчезновения при спаде численности. Авторами была предложена для рассмотрения такая ситуация, когда длительное существование метапопуляционной системы зависело от наличия местообитаний-стоков, в которых локальная популяция сокращалась очень медленно, и благодаря этому возникала возможность реколонизации местообитания-источника после исчезновения особей, его населявших. Такое построение из-за ряда технических деталей не очень реалистично, однако предложенная идея, вероятно, может быть сформулирована более корректно: популяции-источники могут вымирать в результате влияния различных факторов, но эти факторы не обязательно таким же образом воздействуют на соседние популяции-стоки.

Томас и др. (Thomas et al., 1996) описывают поучительный пример с бабочкой шашечницей (*Euphydryas editha*), когда вся популяция-источник вымерла из-за необычайно холодной для данного сезона погоды, однако вид выжил, так как соседней популяции-псевдостоку не был нанесен подобный ущерб. Общая идея состоит в том, что локальные популяции в местообитаниях-источниках и местообитаниях-стоках часто обладают более или менее независимой динамикой, которая сама по себе имеет стабилизирующее влияние на динамику метапопуляции (см. рис. 1.3).

Кроме того, популяции-стоки могут облегчать обмен особями между популяциями-источниками. Часто ландшафтный матрикс, окружающий местообитания-источники, рассматривается как местообитание-сток, достаточное для выживания и передвижения особей, но непригодное для нормального существования и роста популяции. Возникает вопрос — имеет ли качество матрикса значение для долговременного существования вида в ландшафте? Этот вопрос часто обсуждается в дискуссиях о сохранении биологического разнообразия в бореальных лесах северной Европы. Нередко высказывается мнение, что не нужно увеличивать площадь охраняемого местообитания-источника, если его качество относительно высоко. Я не нахожу этот аргумент убедительным. Прежде, чем делать какие-либо выводы, нужно точно установить, как именно качество ландшафтного матрикса влияет на передвижение особей. Нет никакой уверенности в том, что более высокое качество матрикса может оптимизировать передвижения между фрагментами местообитаний-источников, — напротив, оно может их даже затруднять. Однако изучение множества разнообразных видов показало, что при повы-

шении качества ландшафтного матрикса существует возможность его превращения в местообитание-источник или в относительные стоки для некоторых менее специализированных видов. Это будет способствовать общему увеличению биоразнообразия, хотя более специализированные виды могут и не извлечь для себя никаких выгод из таких изменений.

**Экологические ловушки.** Естественный отбор — причина появления удивительных адаптаций, которые помогли организмам выжить в невероятно сложных условиях. Наблюдая за легким полетом стрижа, легко забыть, что все создания проводят свою жизнь в постоянно изменяющемся мире, полном неожиданностей, но в отличие от людей они не имеют возможности сравнивать, когда им жилось легче, когда трудней, или размышлять, почему исчезла какая-либо особь. Адаптации особей непрерывно проверяются временем на протяжении миллионов лет, — ведь мир, с которым сталкивается индивидуум, для него в значительной степени непредсказуем. Множество изменений происходит на всевозможных уровнях среды, в которой обитает данная особь. Мелкомасштабные изменения становятся усредненным результатом изменений на обширных территориях и в тоже время могут их сдерживать. Кроме той обычно скудной информации, которую особь может самостоятельно извлечь из окружающей среды, ей остается полагаться лишь на генетическую память своих предков, запечатленную естественным отбором в их морфологии и поведении. То, что кажется нам сложным решением, может быть простой реакцией, основанной на эмпирических выводах. Теория идеального свободного распространения особей по различным типам местообитаний, с которой мы познакомились в разделе 3.1, предполагает, что особи могут собрать точную информацию и правильно идентифицировать качество местообитания. Кроме того, они могут перераспределиться таким образом, чтобы максимально повысить шансы на увеличение потомства в следующем поколении, добыть как можно больше пищи на следующий день, или совершать иные целесообразные действия в соответствии с обстоятельствами. Тем не менее, получить точную информацию оказывается невозможно, и особи иногда делают смертельные ошибки. Следует ожидать, что ошибки чаще всего совершаются в тех ситуациях, которые не зафиксированы в эволюционном опыте предков. Изменение местообитаний человеком может создать именно такую ситуацию — экологическую западню, ложную «среду обитания», качество которой на самом деле непригодно для существования вида (Schlaepfer et al., 2002).

О качестве местообитания, в конце концов, можно судить по состоянию особей, которые там обитают и размножаются. С известной долей упрощения скажем, что приспособленность определяется длительностью репродуктивного периода, поэтому особи должны использовать некие сигналы, чтобы прогнозировать свои действия в специфических местообитаниях. Есте-

ственный отбор, как предполагается, приводит к должному соответствию эти сигналы и качество местообитания, потому что особи, использующие правильные сигналы, оставляют больше потомства, чем особи, использующие ошибочные сигналы. Однако если окружающая среда изменяется быстро, привычные сигналы могут выдавать ошибочную информацию о качестве местообитания. В результате особи выбирают неподходящую среду обитания, руководствуясь прежними «правильными установками», и экологическая ловушка захлопывается.

Дж. Гейтс и Л. Гайзел (Gates, Gysel, 1978) описали одну такую западную. Лесная опушка — излюбленное место гнездования птиц отряда воробьиных, хотя уровень гибели яиц и птенцов здесь исключительно высок. Возможно, птицы предпочитают край леса главным образом потому, что большое разнообразие растительности сигнализирует о благоприятной среде обитания. Однако в ландшафтах, связанных с деятельностью людей, как правило, высока плотность хищников, и этот фактор делает выбор местообитания в измененной окружающей среде неадекватным. Другой пример — это сельскохозяйственные ландшафты. Так, чибисы (*Vanellus vanellus*) обитают и размножаются на лугах, но при интенсивном ведении сельского хозяйства луга и поля сильно удобряются, и растения вырастают настолько быстро, что птицы вынуждены покидать свои гнезда (Galbraith, 1989). В исследовании С. Хейна с соавторами (Hein et al., 2003) кустарниковый сверчок (*Platycleis albopunctata*) не проявлял ожидаемого интереса к потенциально подходящей среде обитания на засеянном поле. Хотя сама структура этого местообитания была привлекательна для сверчка, исходно являющегося степным видом, но пахотные угодья не предоставляют никаких возможностей для размножения. Г. Кокко и У. Сатерленд (Кокко, Sutherland, 2001) описали ещё несколько подобных примеров и предложили три механизма, которые могут спасти популяцию от экологической западни, а именно — естественный отбор, воздействующий на выбор нужного местообитания (сигнал), обучение и филлопатрия (предпочтение местообитания, в котором данная особь родилась).

Но не все антропогенные местообитания плохи для существования видов. Многие виды в таких условиях поддерживают высокий уровень прироста популяции, — это может привести к эволюционным изменениям в выборе местообитаний и даже в жизненных циклах. К сожалению, в стремительно развивающемся мире людей после следующего цикла крупномасштабных экологических изменений нынешние антропогенные местообитания могут быть утрачены, а никаких альтернативных местообитаний, где виды могли бы найти убежище, может не оказаться. Например, в современной Европе многие виды встречаются в местообитаниях, которые были созданы традиционным сельским хозяйством. При более интенсивном землепользовании, которое связано с индустриализацией сельского хозяйства, эти виды

утрачивают свои местообитания, и многим из них просто некуда деться. Неизвестно, насколько таким видам свойственны эволюционные изменения жизненного цикла в ответ на экологическую трансформацию среды, но кое-какие изменения очевидны. М. Сингер (Singer, 2004) описывает случай, когда некоторые калифорнийские популяции шашечницы (*Euphydryas editha*) в местообитаниях, созданных человеком, отдавали предпочтение интродуцированному подорожнику ланцетолистному (*Plantago lanceolata*), а не местному растению коллинсии мелкоцветковой (*Collinsia parviflora*). Бабочка действительно хорошо себя чувствует в новом местообитании на новом растении, но теперь она зависит от того, как человек использует сельскохозяйственные угодья. Если землепользование изменится, этот вид может столкнуться с трудностями.

### 3.4. Фрагментация

Три главных компонента изменения местообитания — это изменение его качества, количества и пространственной конфигурации. Предыдущие разделы в значительной степени были посвящены качеству местообитаний; здесь я обсуждаю ключевой вопрос о важности их пространственной конфигурации. Различные компоненты изменения местообитаний трудно отделить друг от друга. Мы еще неоднократно будем возвращаться к этим компонентам, особенно в главе 4, касающейся метапопуляционной динамики и исчезновения популяций в различных пространственных масштабах. Рассмотрим ситуации, где есть некая область среды обитания с различными уровнями фрагментации. Фрагментация местообитаний растет с уменьшением их размеров и увеличением изоляции участков, на которые было разделено изначальное местообитание. Более формально, фрагментация увеличивается, когда средняя связность местообитания уменьшается (см. разд. 1.4). Вопрос, который я предлагаю на рассмотрение, многократно обсуждался экологами и биологами, занимающимися проблемами защиты окружающей среды: «Имеет ли значение для существования видов, в какой степени фрагментировано местообитание, если при этом его площадь остается неизменной?» Тот же самый вопрос, касающийся охраны природы, был сформулирован в известной проблеме SLOSS (Single Large or Several Small) — «Один большой или много малых» (Diamond, 1975; May, 1975; Wilson, Willis, 1975). Что лучше для сохранения видов — один большой или несколько маленьких заповедников? Эти вопросы будут рассмотрены с различных точек зрения в данном разделе и главе 4. Но вначале, чтобы подготовить почву для дискуссии, я приведу один достоверный пример, который показывает большое практическое значение этой, казалось бы, скучной академической проблемы. Мой пример имеет отношение к действующему лесному праву и правилам веде-

ния лесного хозяйства, принятых в Финляндии в 1990-х гг. Законодательство предусматривает, что отдельные «ключевые местообитания в лесных массивах» должны оставаться нетронутыми, тогда как остальная часть лесонасаждений может быть подвержена выборочным рубкам. Ключевые местообитания — это участки, которые явно выделяются из остальной части леса и, как предполагается, очень важными для поддержания биологического разнообразия (разд. 5.3). В этом законодательстве препятствием для определения ключевых местообитаний оказывается тот факт, что они должны быть небольшими и четко отличаться от окружающего леса. Средний размер ключевого местообитания в Финляндии — лишь 0,5 га, а их плотность — приблизительно 0,6 на квадратный километр (Yrjönen, 2004). Среди 10 миллионов га лесов южной Финляндии площадь таких ключевых участков составляет лишь 30 000 га, то есть площадь одного или нескольких крупных лесных заповедников. Но проблема состоит в том, что они раздроблены почти на 100 000 микроучастков. Сохраняют ли эти крошечные участки биологическое разнообразие леса лучше или хуже, чем та же площадь местообитаний в одном или нескольких больших заповедниках? Это наиболее яркий пример для иллюстрации актуальности проблемы SLOSS.

Конечно, нужно признать, что действительность часто радикально ограничивает выбор при создании охраняемых территорий. Заповедники, как правило, расположены там, где есть особые местообитания, либо другие характерные только для этих регионов природные объекты, нуждающиеся в специальной охране, или же они находятся в местах с небольшими запасами природных ресурсов, то есть на территориях, экономически менее ценных. Низкая экономическая ценность на практике оказывается характерной особенностью территорий, где создаются крупные заповедники. В случае с ключевыми местообитаниями утверждалось, что крошечные участки, защищенные законом о лесных насаждениях, — это «горячие» точки биологического разнообразия и, следовательно, требующие особой защиты (Annala, 1998). Однако даже теоретически это верно лишь отчасти. Многие типы местообитаний, включенные в число ключевых, такие как скальные выходы и открытые болотистые участки, не отличаются большим разнообразием сообществ, — они лишь часть окружающего лесного ландшафта. Еще более важно, что способность сети точечных «заповедников» поддерживать долгосрочное существование видов сомнительна, — это будет рассмотрено на моделях метапопуляций в главе 4. Другое практическое соображение состоит в том, что значительная часть небольших участков местообитаний утрачивает свои особенности из-за эффекта опушки, поскольку в процессе эксплуатации лесов значительная доля ключевых местообитаний каким-либо образом повреждается (Hänninen, 2001). Такие процессы вообще характерны для небольших заповедников (разд. 4.1). Эти соображения подкрепляют доводы критиков основного положения SLOSS о том, что все охраняемые

природные объекты равнозначны. Однако, ставя эту проблему, SLOSS тем самым делает решительный шаг к осуществлению более трезвого выбора между альтернативными проектами по созданию заповедников.

**Выбор заповедных территорий и пространственная динамика популяций.** Центральная проблема SLOSS отчетливо обозначилась при оценке общего количества видов, которые могут быть обнаружены на различных участках местообитаний. Где будет больше видов: на участке одного крупного заповедника или на совокупности участков нескольких небольших заповедников (Simberloff, Abele, 1976; Higgs, Usher, 1980; Gilpin, Diamond, 1980)? Шире эту задачу сформулировали специалисты по охране окружающей среды, определив её как *проблему выбора участка для заповедника* (Margules et al., 1994; Pressey, 1994). Рассматривая множество участков со специфическим набором видов в каждом из них, и обладая определенным количеством ресурсов, позволяющих сохранить только один вариант этих участков, необходимо определить, какой из участков должен быть сохранен, чтобы количество видов, встречающихся на охраняемом участке, оказалось максимальным. Появилась обширная литература, посвященная биологическим и техническим проблемам выбора территорий, перспективных для создания заповедников, и рассматривающая многие из поставленных выше вопросов (Pressey, 1999; Cabeza, Moilanen, 2001; Cabeza et al., 2004).

При выборе территорий для создания сети заповедников очень важно помнить об одном специфическом ограничении, которое становится особенно очевидным в случае с очень маленькими участками, такими как ключевые участки местообитаний в лесах Финляндии. Проблема сводится к поискам территорий, на которых ко времени создания заповедника отмечается максимальное количество видов, однако при этом не уделяется должного внимания тому, что может случиться с данными видами в будущем (Cabeza, Moilanen, 2001). Это очень важно, так как несложно представить ситуацию, когда выбрана сеть заповедных участков с максимальным количеством существующих ныне видов, однако эти виды будут исчезать быстрее, чем в том случае, если бы для заповедников была выбрана какая-либо альтернативная сеть местообитаний (см. рис. 3.5). Сеть участков местообитаний в данном примере включает 200 территорий, на которых обитают 99 видов, различающихся по характеру популяционной динамики. На рис. 3.5a показано, что на представленных к рассмотрению участках обитают все 99 видов. Эти участки были отобраны с помощью стандартного повторяющегося эвристического алгоритма, который минимизирует общее количество участков, обеспечивающих охрану всех 99 видов. Так, на рис. 3.5 показано, что весь набор видов можно встретить на 17 участках, которые имеют общую площадь в 1 400 условных единиц. На рис. 3.5b показана другая совокупность участков, имеющих ту же общую площадь, однако на этот раз они

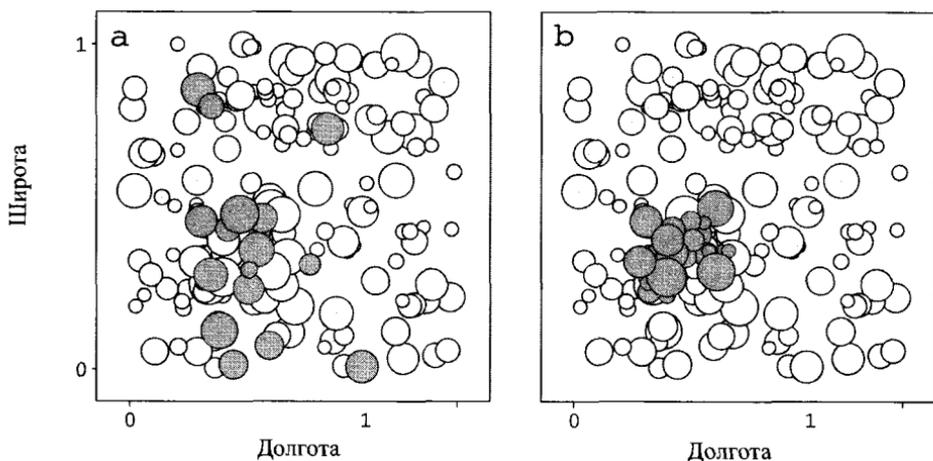


Рис. 3.5. Гипотетический пример, который показывает — если в сети участков местообитаний на момент создания заповедника встречается максимальное количество видов, это вовсе не значит, что данная сеть обеспечит сохранение максимального количества видов в будущем. (а) Минимальный набор участков (в общей сложности 200), который включает все виды (99). (б) Альтернативный набор участков с той же общей площадью, что и в (а), но с меньшим количеством видов (95). Метапопуляционная модель прогнозирует, что совокупность участков (б) через 50 лет будет иметь больше видов — 46, чем совокупность участков (а) — 33 (подготовлено Маром Кабеза (Mar Cabeza), личное сообщение).

случайно выбраны из группы участков в середине сети. На этих участках обитает только 95 видов. Для определения возможностей по сохранению видов на обеих совокупностях участков, в случае, если там будут созданы сети заповедников, была использована метапопуляционная модель (разд. 4.4). Она показала, к чему может привести в ближайшем или отдаленном будущем популяционная пространственная динамика видов. Совокупность участков, которая первоначально включала все виды, через 50 лет сохраняла в среднем только 33 вида, тогда как альтернативная совокупность участков, на которой первоначально обитало меньшее число видов (95), сохранила 46 видов. Причина различия очевидна на рис. 3.5b: участки из второй совокупности более сгруппированы, а это в метапопуляционной модели увеличивает скорость колонизации. Могут быть приведены и другие примеры, с использованием более сложных моделей, но общая идея остается той же. Таким образом, если при выборе территории для создания заповедников руководствоваться только количеством обитающих там видов, это вовсе не гарантирует нам успех в деле их наилучшего сохранения.

Решение этой проблемы концептуально просто, что ясно показано на рис. 3.5. Вместо того, чтобы искать участки местообитаний с максимальным количеством видов, следует думать о том, как сохранить на данных участках

максимальное количество видов. Именно этой проблеме и были посвящены многие из самых ранних исследований SLOSS (Diamond, 1975; May, 1975; Wilson, Willis, 1975), — хотя там эта проблема рассматривалась в контексте островной биогеографической теории, согласно которой все вселенцы прибывают с материка. Когда мы имеем совокупность связанных между собой участков местообитаний, легко говорить о пересмотре основной концепции выбора территорий для заповедников, — но не легко это сделать. Чтобы решить, сколько видов различные заповедники смогли бы вместить в будущем, нужно уметь прогнозировать, как выживаемость этих видов зависит от структуры ландшафта. Ответ на поставленный вопрос может дать метапопуляционная экология (разд. 4.4). В конечном счете, следует использовать результаты, полученные при моделировании метапопуляций для разработки методов выбора участков под заповедники. Создание реалистической пространственной метапопуляционной теории (Hanski, 2001; Moilanen, Cabeza, 2002; Hanski, Ovaskainen, 2003; Ovaskainen, Hanski, 2004) положило начало решению проблемы выбора участка под заповедник в связи с метапопуляционной динамикой одного вида. Главное препятствие состоит в получении приемлемых значений для параметров, описывающих динамику различных видов в метаобществе. Нет необходимости в подробном исследовании всех видов, как это делали А. Мойланен и М. Кабеза (Moilanen, Cabeza, 2002), изучая каждый вид в отдельности, — достаточно сделать некоторые предположения о распределении тех или иных параметров, основываясь на знаниях, полученных для наиболее изученных видов.

Самая общая и насущная задача, встающая перед нами при выборе участка под будущий заповедник, — как найти лучшую совокупность участков, учитывая ограничения, которые существуют в каждом конкретном случае. В значительной степени эта задача вытеснила первоначальную проблему SLOSS («Один большой или много малых»), которую многие теперь считают упрощенной и имеющей небольшую практическую ценность. Действительно, не следует ожидать простого ответа на поставленный вопрос, хотя это помогло бы нам в решении конкретных задач по сохранению и управлению биотой, поскольку реально существующие ландшафты далеко не всегда позволяют обоснованно применять методические наработки, созданные при исследовании первоначальной проблемы SLOSS.

Однако если точно ответить на простой вопрос, то можно будет разобраться и в более сложных ситуациях. Поэтому О. Оваскайнен (Ovaskainen, 2002b) провел анализ проблемы SLOSS на примере одного вида. Анализ был основан на метапопуляционной теории, и автор пытался определить максимальное время вымирания одного вида, населяющего сеть участков. Вопрос состоял в том, как отразится на выживании этого вида ситуация, если данная территория будет разделена на меньшее или большее количество участков. Выживание оказалось зависимым от параметра  $\zeta$ , который был определен как тер-

риториальный масштабный коэффициент (Ovaskainen, 2002b). Параметр  $\zeta$  — это сумма трех других параметров  $\zeta_{ex}$ ,  $\zeta_{im}$ , и  $\zeta_{em}$ , которые определяют соответственно степенную функцию скорости вымирания, иммиграции на данный участок местообитания и эмиграции с данного участка (мы ознакомимся с этими параметрами при рассмотрении метапопуляционной теории в разделе 4.4). Проще говоря,  $\zeta$  показывает нам, насколько чувствительны процессы вымирания и миграции к разнообразным изменениям, происходящим на участке местообитания. Если  $\zeta$  низок, то эти процессы не зависят от ситуации на исследуемой территории, если высок — то, напротив, зависят. Например, если  $\zeta_{ex}$  высок, уровень вымирания быстро понижается с увеличением площади. Это было показано на примере скрытной бурозубки (*Sorex cinereus*) на рис. 4.5b. Если  $\zeta < 1$ , то для сохранения этого вида целесообразно создать множество небольших заповедников, и таким образом опасность исчезновения вида уменьшится. Напротив, если  $\zeta > 1$ , оптимальной стратегией будет создание небольшого количества заповедников с большой площадью. В этом случае оптимальное количество территорий уменьшается с увеличением  $\zeta$ . Если подверженность вида вымиранию связана с его плохой способностью к расселению, то для поддержания оптимальных значений численности необходимо увеличение общей площади местообитания (Ovaskainen, 2002b). Случай  $\zeta > 1$  реалистичен, — это убеждение основано на информации о фактических значениях трех компонентов  $\zeta$  (Hanski, 1999; Ovaskainen, 2002b). Если быть кратким, то ответ на вопрос SLOSS о выживании видов зависит от того, насколько чувствительны процессы миграции и вымирания к изменению размеров участков местообитаний. Знать это необходимо, чтобы правильно выбрать место для заповедника среди произвольного набора участков, — хотя такой выбор осуществляется в значительной степени интуитивно.

Если для биологических процессов, связанных с выживанием вида, размеры участков не важны, то лучше иметь много небольших участков, где популяции могут развиваться независимо. Но поскольку крупные участки лучше поддерживают стабильность популяции, чем мелкие, то в ряде случаев целесообразно иметь небольшое количество крупных участков. В действительности проблему могут осложнить другие факторы и процессы, — например, пространственно скоррелированная динамика видов между различными участками заповедника (разд. 4.4). Но это не умаляет важности решения основной проблемы SLOSS.

**Противоположная точка зрения.** Данные соображения позволяют сделать вывод о том, что для долгосрочного существования видов очень важна пространственная конфигурация участков местообитания. Однако Ленора Фариг (Lenore Fahrig, 1997, 1998, 2001, 2002, 2003) отстаивает иную точку зрения, согласно которой пространственная конфигурация имеет небольшое значение или даже совсем не имеет его. По мнению Фариг, важны общее

количество подходящих местообитаний в ландшафте, качество матрикса ландшафта, разделяющего местообитания, а также некоторые особенности видов, — прежде всего скорость роста численности популяции и интенсивность эмиграции из подходящего местообитания. Выводы Л. Фариг основаны на имитационной модели, учитывающей передвижения, размножение и смертность особей. Модель была воспроизведена на виртуальной площадке, состоящей из  $30 \times 30$  ячеек, соответствующих смежным участкам. Некоторые из этих участков могут быть использованы как местообитания, и на них происходит размножение вида, а другие относятся к непригодному для размножения матриксу ландшафта.

Почему модель Л. Фариг прогнозирует, что фрагментация имеет небольшое значение, — и небольшое значение для чего? Она исследовала модели для различного количества местообитаний, полученных путем деления 900 участков на пригодные и непригодные для размножения. Различная степень фрагментации была смоделирована посредством помещения подходящих местообитаний в меньшие или большие группы (как в рис. 6 в Fahrig, 2001). После моделирования она записывала, выжила моделируемая популяция или нет. Для различных комбинаций, в которых были использованы такие переменные, как уровень смертности в матриксе и количество местообитаний в ландшафте, она исследовала 20 повторных моделирований. В итоге было определено минимальное количество местообитаний, для которых оценка вероятности выживания равнялась единице, — это означает, что все 20 анализируемых в моделях популяций выжили на момент окончания моделирования. Это было названо порогом вымирания. Фариг обнаружила, что выживание популяции сокращалось с уменьшением количества местообитаний в ландшафте, поскольку при этом увеличивалась территория, находящаяся между местообитаниями и непригодная для размножения, — то есть матрикс. Особи, передвигающиеся по матриксу, не могли размножаться, и это увеличивало относительную смертность. Популяции с более высоким темпом роста могли выжить в ландшафтах с меньшим количеством местообитаний, потому что такие популяции могли лучше компенсировать передвижение по матриксу. Более высокий уровень двигательной активности, напротив, увеличивал порог вымирания, так как это означало, что больше особей перемещается по матриксу в единицу времени. Более высокий уровень смертности в матриксе отрицательно отражался на популяции. Для выживания требовалось большее количество местообитаний в ландшафте, чтобы компенсировать смертность особей в матриксе. Но почему фрагментация имела небольшое значение? Причина этого — масштаб моделирования Л. Фариг. Даже в наименее фрагментированном ландшафте соседние местообитания располагались на расстоянии, равном диаметру одного или двух участков, и, вероятно, особи были вынуждены всегда передвигаться через матрикс, как и в сильно фрагментированном ландшафте.

Имитационная модель была, очевидно, мотивирована более ранним исследованием Л. Фариг, посвященным подвижности и размножению бабочки репницы (*Pieris rapae*) на соседних небольших участках с посадками капусты (Fahrig, Paloheimo, 1988). Важно то обстоятельство, что модель Л. Фариг работает в маленьком пространственном масштабе и описывает происходящее в пределах площади, которая не больше или не намного больше, чем участок обитания особи. Движущими факторами являются рождение и смерть особей, а также характер их передвижения. Но в этой ситуации не рассматривается влияние окружающей среды, которое может привести и действительно приводит к исчезновению весьма крупных популяций в природе (разд. 4.1). Л. Фариг моделировала динамику особей на небольшой территории, а не динамику популяций в масштабе ландшафта. Поэтому мы считаем, что наши исследования проблемы SLOSS убедительно обосновывают другую точку зрения — пространственная конфигурация местообитаний может сильно влиять на выживание популяции в течение длительного времени (Hill, Caswell, 1999; With, King, 1999, 2001; Hanski, Ovaskainen, 2000; см. также раздел 4.4).

Авторы другой публикации (With, King, 2001) предположили, что виды различаются отношением к площади местообитания и оценивают возможность заселения участка в зависимости от его размеров, определенных на основе их чувствительности к границе участка. В работе неформально описаны процессы, которые обобщают случаи использования участков местообитания, наблюдаемые в природе. Модель этих авторов строилась на основе поведения мигрирующих птиц в лесных ландшафтах с различным количеством и степенью фрагментации местообитаний. В случае с мигрирующими птицами не стоит придавать большое значение пространственному расположению участков местообитания, как сделали эти авторы (With, King, 2001), однако недооценка данного фактора будет значительно влиять на динамику менее подвижных организмов.

Критикуя выводы Л. Фариг, я должен согласиться с нею в том, что общее количество местообитаний в ландшафте имеет первостепенное значение для выживания видов. Это фундаментальное положение лежит в основе всех разработок по охране природы. В реальной жизни увеличение степени фрагментации местообитаний редко происходит без сокращения их общей площади. Но есть обстоятельства, при которых степень фрагментации может значительно меняться. Это наблюдается на примере охраняемых ключевых местообитаний бореальных лесов. Я настаиваю на том, что для сохранения естественных бореальных лесов в южной Финляндии имеет особую важность, как будут разделены природоохранные территории, — на 100 000 беспорядочно рассеянных участков по 0,5 га каждый или на 10 участков по 5 000 га. Я вернусь к этим проблемам в главе 4, при исследовании метапопуляционной динамики во фрагментированных ландшафтах.

### 3.5. Природные коридоры

Фрагментация местообитаний закономерно сокращает темпы миграции и обмен генами между популяциями на оставшихся участках, потому что особи не смогут покидать своих изолированных местообитаний из-за небольшой вероятности достижения другого участка. Сокращение миграции, вероятно, будет губительно для существования метапопуляций во фрагментированных ландшафтах, так как оно снижает вероятность выживания (Hanski, 1999, стр. 60) и ограничивает возможности реколонизации после локального вымирания (раздел 4.4). Сокращение обмена генами между популяциями может привести к близкородственному скрещиванию (инбридингу) и понижению генетического разнообразия в локальных группировках. Один из самых простых методов уберечь популяции от подобных негативных последствий — это создание природных коридоров. Природные коридоры (далее — коридоры) — относительно протяженные участки местообитаний, которые, как предполагается, облегчают и направляют перемещения особей во фрагментированном ландшафте. Хотя создание коридоров — довольно тривиальный метод для преодоления неблагоприятных последствий фрагментации местообитания, в последние годы он вызвал большой интерес как у природопользователей, так и у защитников природы, и получил отражение в концепции коридоров местообитаний (Noss, 1987; Meffe, Carroll, 1997). Так, ландшафтные экологические планы, составленные финской лесопарковой службой для девяти миллионов га лесных угодий, которыми управляет это агентство, включают коридоры как один из ключевых элементов (Hallman et al., 1996).

Практические исследования булавоусых бабочек (Sutcliffe, Thomas, 1996; Haddad, 1999), ночных бабочек (Várkonyi et al., 2003), мелких млекопитающих (Zhang, Usher, 1991) и птиц (Haas, 1995) показали, что коридоры могут увеличивать темпы миграции между участками местообитаний. Некоторые из этих экспериментов были проведены с природными системами, отрицательный результат в которых скорее вызвал бы удивление. Например, полевые наблюдения (Sutcliffe, Thomas, 1996) и экспериментальные исследования бабочек (Haddad, 1999) показали передвижения особей между лесными полянами по узким коридорам, проходящим через незаселенные местообитания. Изученные виды чешуекрылых отдают стойкое предпочтение открытым участкам и избегают летать через лес, поэтому коридоры — полосы открытых местообитаний, тянущиеся от одной поляны к другой, будут функционировать. Но это довольно нестандартная ситуация. В большинстве ландшафтов нет таких идеальных коридоров, и контраст между заселенными местообитаниями и матриксом менее заметен.

Ландшафтные экологические планы финской лесопарковой службы включают коридоры, которые тянутся вдоль ручьев и рек, протекающих в ле-

сах. Полосы хвойного леса вдоль ручьев действительно могли бы функционировать как коридоры между несколькими лесными участками. Однако на деле природоохранная функция этих коридоров вызывает сомнения. Часто встречаются некие промежутки, из-за которых коридор не связывает один лесной участок с другим, — они бывают настолько узкими, всего несколько десятков метров в ширину, что среда обитания вскоре ухудшается из-за физического воздействия эффекта опушки. Другая сторона проблемы очень узких коридоров состоит в том, что расселяющиеся особи большинства видов вряд ли останутся в таком коридоре, какой бы длины он ни был. Избегающие лес бабочки, которые летают вдоль узких открытых пространств, представляют особый случай. Несмотря на благие намерения, использование коридоров в ландшафтах с интенсивной хозяйственной деятельностью редко помогает сохранять виды. Это скорее попытка принять желаемое за действительное.

Исторически этот термин — природный коридор между местообитаниями — появился в контексте прикладных природоохранных аспектов (Wilson, Willis, 1975) динамической теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967). Тогда, в 1970-х и 1980-х гг., защитники природы предпочитали мыслить в масштабах небольших заповедников. Ныне в центре внимания находятся сети участков местообитаний, а метапопуляционная теория, которая оказалась применимой для подобных сетей, обосновывает возможности соединения отдельного участка с сетью (разд. 1.4). В этом контексте коридор, который может связать данный участок только с одним другим участком, имеет небольшую ценность. Но коридоры могут быть необходимы тогда, когда сети участков расположены на больших пространствах, — без таких коридоров эти участки могли бы остаться полностью разбединенными. Приведу в качестве примера Восточный Мадагаскар, где я недавно посетил два национальных парка, Раномофана (Ranomafana) и Андрингитра (Andringitra). Площадь этих парков составляет соответственно 50 000 и 30 000 га, они окружены территорией, полностью очищенной от лесов подсечно-огневым земледелием. Раномофана и Андрингитра находятся приблизительно на расстоянии 100 км друг от друга, но к счастью они все еще связываются поясом влажного леса вдоль восточного склона горной цепи, простирающейся через весь Мадагаскар с севера на юг. Этот пояс представляет собой рудименты некогда обширной области дождевых тропических лесов, простиравшейся по долинам и восточному побережью. Хотя коридор местами не превышает нескольких километров, и порой в нем встречаются даже небольшие промежутки, — в основном он довольно широк — >10 км, — а среда обитания нарушена лишь в отдельных местах. Коридор напрямую соединяет два обширных, находящихся в хорошем состоянии местообитания. Такое состояние природной среды позволяют многим видам свободно перемещаться здесь и даже размножаться.

Это удачный пример реализованной природоохранной концепции. Учитывая давление, которое в настоящее время оказывается на национальные парки, необходимо приложить максимальные усилия для того, чтобы сохранить этот природный коридор.

Подобные крупномасштабные коридоры предполагается создать и в других частях света. Нельзя допустить, чтобы проект «Дикая природа» (Wildlands) в Северной Америке провалился из-за отсутствия амбиций ([www.twp.org](http://www.twp.org)). Цель этого проекта состоит в создании коридоров, которые должны соединить в единую систему национальные парки и тем самым защитить и восстановить природное наследие Северной Америки. Масштаб грандиозен. Один такой коридор соединит Йеллоустоунский национальный парк в штате Айдахо с горами Маккензи на Аляске, его протяженность превысит 3 000 км. Проект требует много времени — восстановление дикой природы, как ожидается, займет более 100 лет. Г. Линден и др. (Lindén et al., 2000) предложили создать единую систему бореальных лесов в северной Европе, связав лесным коридором, проходящим через северную Финляндию, национальные парки северной Швеции с вековыми лесами России. Чтобы подобные системы оказались эффективны, ширина коридоров должна достигать нескольких десятков километров, и в них должны быть представлены наиболее типичные местообитания региона. Пока количество местообитаний, представленных в коридоре, превышает пороговое, пока они не слишком сильно фрагментированы (разд. 4.3), а истребление крупных животных в них запрещено, такие широкие коридоры будут иметь положительное значение для охраны природы. Они могут способствовать миграциям видов в случае глобальных климатических изменений (разд. 5.1).

Иногда против создания коридоров приводится довод о том, что между связанными регионами повышается вероятность распространения болезнетворных микроорганизмов, что может привести к увеличению глобального риска исчезновения видов (Hess, 1996). При отсутствии фактических доказательств я не нахожу этот довод бесспорным. Кроме того, тут не принимается в расчет миграция генов у видов-хозяев, которая может приводить к уничтожению болезнетворных микроорганизмов путем распространения наиболее эффективных иммунных реакций во всех связанных коридорами популяциях. Исследование растения семейства гвоздичных — лихниса альпийского (*Lychnis alpine*) (Carlsson-Granér, Thrall, 2002) и снежного барана (*Ovis canadensis*) (Singer et al., 2001) показывает, что такой эволюционный эффект действительно существует и вкуче с экологическим значением коридоров он, вероятно, перевешивает потенциальный риск, возникающий при переносе патогенов (Altizer et al., 2003).

### 3.6. Генетические последствия утраты местообитания и его фрагментации

Ключевой критерий в оценке генетических последствий экологического преобразования — это эффективные размеры популяции,  $N_e$ . Существует много рабочих определений  $N_e$ , и это вполне оправдано различием целей, стоящих перед исследователями. Однако данные определения обычно связаны друг с другом. Одно из определений эффективного размера популяции предполагает, что степень дрейфа генов в рассматриваемой популяции будет такой же, как и в идеальной (Whitlock, 2004). В идеальной популяции каждый потомок имеет равный и независимый шанс получить все аллели, которые есть в поколении родителей. Чем меньше фактический размер популяции, тем большую роль играют случайные эффекты, влияющие на генетический состав популяции.

Утрата местообитания естественно ведет к сокращению  $N_e$ , поскольку это означает уменьшение количества особей в популяции. Увеличит или уменьшит фрагментация местообитаний  $N_e$  — это зависит от вариаций успеха размножения в локальных популяциях. Если эти вариации выше ожидаемых при Пуассоновском распределении, то фрагментация уменьшает  $N_e$  (Whitlock, 2004), что верно почти для всех метапопуляций, существующих во фрагментированном ландшафте. Это особенно очевидно, если смена поколений в локальных популяциях происходит быстро, поскольку в таком случае различие их вклада в формирование последующих генераций будет возрастать (Hedrick, Gilpin, 1997). С другой стороны, для метапопуляций, состоящих из большого числа мелких популяций, фрагментация может оказаться не столь значимой, так как фактические размеры локальных популяций невелики, и случайные отклонения в успешности размножения среди таких популяций будут приближаться к различиям в успехе размножения между особями в больших популяциях (Ray, 2001).

Когда степень фрагментации ландшафта становится ощутимой, и местообитания распадаются на небольшие участки, поддерживающие только мелкие локальные популяции, — контакты особей в пределах локальных популяций и уровень инбридинга, вероятно, возрастают. Это должно ужесточить отбор против рецессивных аллелей. Следовательно, можно ожидать, что метапопуляции во фрагментированных ландшафтах будут нести более низкую генетическую нагрузку, а, значит, и меньше испытывать отрицательные последствия инбридинга по сравнению с сопоставимыми популяциями, обитающими в нефрагментированном ландшафте. Сравнение популяций обыкновенной шашечницы (*Melitaea cinxia*) из очень фрагментированного природного ландшафта на Аландских островах в Финляндии с подобными же по-

пуляциями из нефрагментированных местообитаний южной Франции подтверждает этот прогноз, поскольку французские популяции сильнее испытывают отрицательные последствия инбридинга, нежели финские (Haikola et al., 2001). Однако инбридинг оказывал существенное влияние и на метапопуляцию Аландских островов, — особенно в том случае, когда вся генерация состояла из сибсов. Это значительно сократило количество кладок (Haikola et al., 2001) и имело некоторые другие неблагоприятные последствия для вида (Haikola, 2003). Наблюдения (Saccheri et al., 1998) и экспериментальные исследования (Nieminen et al., 2001) в полевых условиях показали, что инбридинг достаточно распространен в метапопуляции обыкновенной шашечницы на Аландских островах, и это увеличивает риск исчезновения локальных популяций. Крошечные размеры таких популяций приводят к снижению роли отбора по сравнению с миграцией генов, поэтому устранение вредоносных рецессивных аллелей, как правило, не приносит ожидаемого эффекта. Большая часть всех бабочек в локальных популяциях выводятся из нескольких групп личинок, — каждая такая группа состоит приблизительно из 100 особей, которые обычно сибсы. Например, осенью 2000 г. 16% особей принадлежало к локальным популяциям, в которых все бабочки происходили не более чем из трех скоплений гусениц. Устойчивый эффект близкородственного скрещивания можно было наблюдать и в сопоставимых по размерам метапопуляциях других видов, — например, дафний, обитающих в небольших лужах на скалах (Haag et al., 2002), и в некоторых метапопуляциях растений (Richards, 2000; Tomimatsu, Ohara, 2002). М. Эдман с соавторами (Edman et al., 2004) отметили снижение числа прорастающих спор гриба-трутовика *Phlebia centrifuga* на юге центральной Швеции, где вероятные материнские популяции этого вида малы и фрагментированы. Они существуют на немногочисленных уцелевших участках природного старого леса в окружении лесов, эксплуатируемых человеком. Это означает, что неблагоприятные генетические последствия утраты и фрагментации местообитаний могут распространяться и на лесные грибы.

В метапопуляциях, обитающих в чрезвычайно фрагментированных ландшафтах, поток генов между небольшими близкородственными популяциями приобретает особенно важную роль, поскольку даже ограниченный обмен генетическим материалом может значительно сократить уровень близкородственного скрещивания (Ingvarsson, Whitlock, 2000; Ebert et al., 2002; Saccheri, Brakefield, 2002). В таких случаях из-за исключительно хорошей репродуктивной активности иммигрантов поток генов может даже превысить уровень миграции, — тогда как в обычной ситуации все наоборот, потому что многие мигранты, по той или иной причине, не способны к размножению (Ehrlich et al., 1975).

У метапопуляций, обитающих во фрагментированных ландшафтах, снижение генетической изменчивости из-за уменьшения эффективного размера

няется при трансформации параметров окружающей среды; изучаемые признаки оказываются скоррелированными; эволюционный ответ видов не заметен из-за изменений, происходящих в окружающей среде; недостаток статистических данных, полученных при изучении видов в реальных условиях (Merild et al., 2001). Хотя этот вопрос непростой, — очевидно, что развитие некоторых современных адаптаций во многом явилось ответом на антропогенные экологические изменения (Reznick, Ghalambor, 2001). Лучшие и самые многочисленные примеры касаются толерантности к тяжелым металлам, загрязнению воздуха, инсектицидам и гербицидам, индустриального меланизма (Reznick, Ghalambor, 2001). Установлено, что искусственно разводимые популяции, находящиеся в условиях техногенного окружения, утрачивают ряд свойств, необходимых для жизни на воле. Такие популяции создаются для того, чтобы обеспечить долгосрочное выживание видов, занимающих небольшие местообитания. Всегда остается надежда, что в будущем территория местообитаний расширится, и особи, содержащиеся в неволе, могут быть туда переселены. К сожалению, проявление отбора достаточно унифицировано действует во всех искусственных популяциях, и особи, выращенные в неволе, могут не прижиться в дикой природе (Stockwell, Weeks, 1999; Lynch, O'Hely, 2001). Есть, конечно, дополнительные причины, приводящие к тому, что реинтродукция видов часто претерпевает неудачу.

В своем обзоре, посвященном современной эволюции, К. Стокуэлл с соавторами (Stockwell et al., 2003), приводя примеры эволюционных ответов на деградацию среды обитания, цитируют 3 публикации, однако в них рассматривается возникновение устойчивости к тяжелым металлам, а не реакция на утрату и фрагментацию местообитаний. Но можно предположить, что эволюционные ответы на деградацию местообитаний затронут, скорее всего, миграционное поведение, связанное с двигательной активностью. Миграция имеет важнейшее значение для динамики и выживаемости видов во фрагментированных ландшафтах. В начале этой главы были описаны особенности обитания обыкновенной шашечницы на Аландских островах, — там для сохранения метапопуляций этого вида, которые состоят из периодически вымирающих небольших локальных популяций, необходимы миграции особей. С другой стороны, слишком интенсивная миграция может настолько увеличить смертность во время перемещений, что сохранение популяции опять-таки будет поставлено под угрозу (Comins et al., 1980; Hanski, Zhang, 1993; Olivieri, Gouyon, 1997). Хотя естественный отбор не может привести к достижению оптимального уровня миграции, необходимого для долгосрочного существования видов (Comins et al., 1980), — тем не менее, возможно, что эволюционно закрепленные после фрагментации и утраты местообитаний изменения в интенсивности миграции могли бы сократить риск исчезновения метапопуляций (Leimar, Nordberg, 1997). Но какова вероятность изменения интенсивности миграции в ответ на фрагментацию и утрату мес-

няется при трансформации параметров окружающей среды; изучаемые признаки оказываются скоррелированными; эволюционный ответ видов не заметен из-за изменений, происходящих в окружающей среде; недостаток статистических данных, полученных при изучении видов в реальных условиях (Merild et al., 2001). Хотя этот вопрос непростой, — очевидно, что развитие некоторых современных адаптаций во многом явилось ответом на антропогенные экологические изменения (Reznick, Ghalambor, 2001). Лучшие и самые многочисленные примеры касаются толерантности к тяжелым металлам, загрязнению воздуха, инсектицидам и гербицидам, индустриального меланизма (Reznick, Ghalambor, 2001). Установлено, что искусственно разводимые популяции, находящиеся в условиях техногенного окружения, утрачивают ряд свойств, необходимых для жизни на воле. Такие популяции создаются для того, чтобы обеспечить долгосрочное выживание видов, занимающих небольшие местообитания. Всегда остается надежда, что в будущем территория местообитаний расширится, и особи, содержащиеся в неволе, могут быть туда переселены. К сожалению, проявление отбора достаточно унифицировано действует во всех искусственных популяциях, и особи, выращенные в неволе, могут не прижиться в дикой природе (Stockwell, Weeks, 1999; Lynch, O’Hely, 2001). Есть, конечно, дополнительные причины, приводящие к тому, что реинтродукция видов часто претерпевает неудачу.

В своем обзоре, посвященном современной эволюции, К. Стокуэлл с соавторами (Stockwell et al., 2003), приводя примеры эволюционных ответов на деградацию среды обитания, цитируют 3 публикации, однако в них рассматривается возникновение устойчивости к тяжелым металлам, а не реакция на утрату и фрагментацию местообитаний. Но можно предположить, что эволюционные ответы на деградацию местообитаний затронут, скорее всего, миграционное поведение, связанное с двигательной активностью. Миграция имеет важнейшее значение для динамики и выживаемости видов во фрагментированных ландшафтах. В начале этой главы были описаны особенности обитания обыкновенной шашечницы на Аландских островах, — там для сохранения метапопуляций этого вида, которые состоят из периодически вымирающих небольших локальных популяций, необходимы миграции особей. С другой стороны, слишком интенсивная миграция может настолько увеличить смертность во время перемещений, что сохранение популяции опять-таки будет поставлено под угрозу (Comins et al., 1980; Hanski, Zhang, 1993; Olivieri, Gouyon, 1997). Хотя естественный отбор не может привести к достижению оптимального уровня миграции, необходимого для долгосрочного существования видов (Comins et al., 1980), — тем не менее, возможно, что эволюционно закрепленные после фрагментации и утраты местообитаний изменения в интенсивности миграции могли бы сократить риск исчезновения метапопуляций (Leimar, Nordberg, 1997). Но какова вероятность изменения интенсивности миграции в ответ на фрагментацию и утрату мес-

миграции сначала падает, — очевидно, вследствие роста потерь, которые несет популяция при перемещении (гибель мигрирующих особей). При дальнейшей фрагментации уровень миграции повышается, — по-видимому, это связано с увеличением количества фрагментов местообитаний и появлением возможности для реколонизации участков, на которых локальные популяции вымерли (рис. 3.6а).

Более детальные теоретические и эмпирические исследования метапопуляции обыкновенной шашечницы показали, как средний уровень миграции особей во фрагментированных локальных популяциях зависит от их возраста и динамических связей с другими популяциями (Hanski et al., 2004b). Теоретически предсказано, что уровень миграции должен быть выше в новых популяциях по сравнению со старыми, поскольку новые популяции будут образовываться исключительно за счет подвижных особей, а наследуемость особенностей, связанных с миграцией, как правило, высока (Roff, Fairbairn, 1991). Это спрогнозированное различие между новыми и старыми популяциями действительно наблюдалось у самок шашечницы (рис. 3.7). Кроме того, среди новых популяций уровень миграции возрастал с нарушением связности участков местообитаний (повышением изоляции), тогда как для старых популяций была предсказана и наблюдалась противоположная тен-

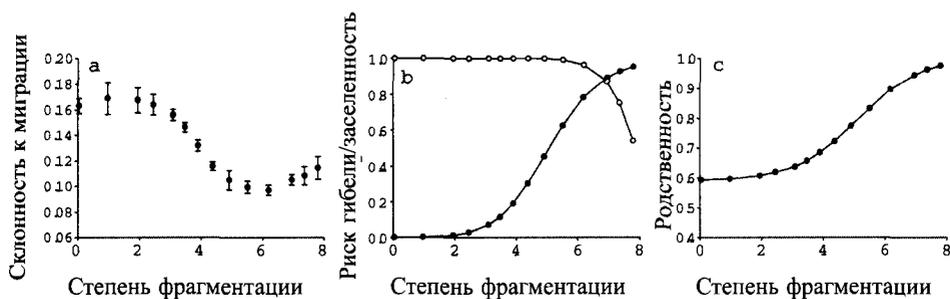


Рис. 3.6. Эволюционно обусловленная склонность к миграциям у обыкновенной шашечницы (*Melitaea cinxia*) в модели Heino, Hanski (2001). Этот рисунок иллюстрирует результаты, полученные для сети, которая состоит из 100 одинаково крупных участков местообитания, расположенных в виде решетки  $10 \times 10$ . Расстояние между соседними участками увеличивается при продвижении вправо (здесь оно определяется как увеличение вынужденной протяженности миграции). (а) Склонность к миграции в зависимости от расстояния между участками местообитаний (вертикальные линии — стандартное отклонение для 6 повторных моделирований). (б) Заселенность участков местообитания и смертность во время миграции. (с) Степень инбридинга между особями на участке местообитания (более подробно см. Heino, Hanski, 2001).

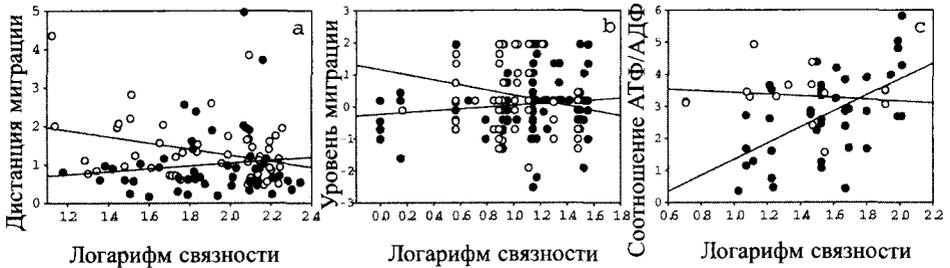


Рис. 3.7. (а) Среднее расстояние миграций обыкновенных шашечниц из локальных популяций, обитающих во фрагментированных местообитаниях. Значения получены посредством использования прогностической модели, построенной на основе сети, состоящей из 197 участков местообитаний на Аландских островах. Эти значения представлены как функция динамической связности между участками местообитаний. Незакрашенные и закрашенные кружки иллюстрируют среднюю подвижность особей из вновь образовавшихся и старых ( $\geq 5$  лет) популяций соответственно. В основе рисунка лежат 100 точек (50 для новых и 50 для старых популяций), которые были случайно выбраны из симуляционной модели, отслеживающей существование фрагментированного ландшафта в течение 3 000 лет, при этом данные за первые 1000 лет опущены; (b) уровень миграции, выявленный на основе полевых наблюдений; (c) АТФ/АДФ — коэффициент, показывающий энергетические затраты во время полета, на основе наблюдений за активностью мышц у самок обыкновенной шашечницы, в зависимости от связности местообитаний во фрагментированном ландшафте. На рисунках (b) и (c) обозначения те же, что и на (a). Взаимосвязь между возрастом и связностью популяций во всех случаях статистически значима ( $p < 0,05$ ). (подробнее см. Hanski et al., 2004b) (Ориг.).

денция (рис. 3.7). Пониженный уровень миграции в старых изолированных популяциях — в значительной степени результат эмиграции из популяции наиболее подвижных особей и следствие ограниченной иммиграции, возникшей из-за большей изоляции. Таким образом, оба противоположных по смыслу прогноза, — что в одних случаях фрагментация может повышать, а в других наоборот понижать миграционную активность, — нашли свое экспериментальное подтверждение. Демпстер (Dempster, 1991) подчеркивал, что из-за роста смертности особей во время эмиграции уровень подвижности понизится при возрастании фрагментации (изоляция участков местообитания), — это было показано для старых популяций обыкновенной шашечницы (рис. 3.7). В наших исследованиях (Hanski, 1999) предполагалось, что при увеличении фрагментации возрастет возможность для колонизации новых участков, и, следовательно, ожидалось повышение уровня миграции, что и было отмечено для новых популяций (рис. 3.7). Поскольку оба этих эффекта наблюдаются одновременно, необходимо построить модель, которая включала бы все последствия фрагментации. Для обыкновенной шашечницы мы учиты-

вали как ее видовые особенности, так и специфику ландшафта, заселенного видом, и суммарный результат свидетельствовал о повышении уровня миграции при возрастании фрагментации (Heino, Hanski, 2001; Hanski et al., 2004b). Однако количественный результат все равно будет зависеть от ряда деталей, — например, от пространственной конфигурации ландшафта.

Вернемся к вопросу о значимости эволюционных изменений для долгосрочного выживания видов в изменяющейся окружающей среде. На примере модели, описанной выше, было показано (Heino, Hanski, 2001), что *эволюционное спасение* теоретически возможно: уровень миграции может измениться до такой степени, что метапопуляция сохранится в ландшафте, в котором она бы вымерла без эволюционных изменений. Но, тем не менее, наши вычисления показали, что на деле такое спасение в случае с обыкновенной шашечницей маловероятно. Я пришел к выводу, что защитники окружающей среды, которые стараются предотвратить вымирание видов, вызванное утратой и фрагментацией местообитаний, не должны рассчитывать на эволюцию.

### **3.8. Чем характеризуется только что фрагментированная популяция?**

Популяции, обитающие во фрагментированных ландшафтах, всегда оказываются фрагментированными, независимо оттого, что именно послужило причиной фрагментации — природное явление или деятельность человека. Но важное различие состоит в том, что виды, населяющие природные фрагментированные ландшафты, приспособлены к обитанию в таких условиях, — иначе они бы вымерли. Однако многие виды, обнаруженные в ландшафтах, которые были фрагментированы недавно, изначально могли быть приспособлены к нефрагментированным местообитаниям. Виды, населяющие природные фрагментированные местообитания, часто проявляют высокую степень миграции и имеют ряд специфических адаптаций — таких как эмиграция, зависящая от плотности, и специфический полиморфизм, при котором одна из морф оказывается специально приспособленной к дальним миграциям, например, к полету (Roff, 1994; Denno et al., 1996; Dingle, 1996). Действительно, основной проблемой для выживания многих видов в недавно фрагментированном ландшафте, вероятно, будет низкая миграционная активность, приводящая к недостаточно высокой степени колонизации. Эти свойства раньше не были значимы для видов, обитавших в обширных непрерывных местообитаниях, которые благоприятствовали иным экологическим особенностям видов, а не высокому уровню мобильности. Низкая миграционная активность, которая часто сочетается с жестким выбором мес-

тообитаний, объясняет, почему виды, населяющие леса, особенно чувствительны к фрагментации местообитаний. Пример, хорошо иллюстрирующий подобную ситуацию, — популяции грибов-трутовиков в нетронутых бореальных лесах (разд. 4.1). В тропических лесах такая тенденция выражена еще отчетливей, поскольку большинство животных — как позвоночных, так и беспозвоночных — не могут пересечь даже узкие открытые пространства.

Современные исследования показывают, что инбридинг — действительно важный фактор, отрицательно воздействующий на существование небольших природных популяций (Gaggiotti, Hanski, 2004). С другой стороны, можно было бы ожидать, что виды, малочисленные популяции которых обитают в природных фрагментированных ландшафтах, частично избавлены от нагрузки рецессивных генов и поэтому меньше подвержены давлению близкородственного скрещивания, чем виды из недавно фрагментированных популяций. Сравнение популяций обыкновенной шашечницы из естественного фрагментированного ландшафта в Финляндии с популяциями из южной Франции, обитавшими в нефрагментированных ландшафтах, подтвердило это ожидание, поскольку французские популяции сильнее страдали от близкородственных связей, чем финские (Haikola et al., 2001). Х. Томимацу и М. Охара (Tomimatsu, Ohara, 2003) сообщили о сходной ситуации, обнаруженной при изучении триллиума камчатского (*Trillium camschatcense*) — растения из семейства лилейных, местообитания которого на острове Хоккайдо (Япония) были в значительной степени утрачены и фрагментированы. Ученые обнаружили, что растения из популяций, произраставших в старых небольших лесных фрагментах, были способны к самоопылению, тогда как в популяциях, населяющих аналогичные, но недавно образовавшиеся участки леса, подобной адаптации не наблюдалось. Способность к самоопылению, возможно, развилась в небольших популяциях в ответ на недостаток партнеров для скрещивания. Короче говоря, чувствительность к инбридингу может быть тем свойством, которое будет отличать популяции, существующие в естественных фрагментированных ландшафтах, от популяций, оказавшихся в недавно фрагментированных местообитаниях. С другой стороны, не следует думать, что все недавно фрагментированные популяции, особенно, если они не слишком малы, могут пострадать от инбридинга. Должно пройти достаточно много времени после фрагментации местообитания, прежде чем уровень инбридинга увеличится настолько, что проявятся его неблагоприятные воздействия.

### 3.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить

**Выбор местообитания.** Необходимость выбора местообитания возникает из-за неоднородности окружающей среды, а при его осуществлении интегрируются поведенческие реакции особей, ведущих поиск, и демографи-

ческие особенности популяций, обитающих на выбираемых территориях. Благодаря выбору местообитаний осуществляется компромисс между свойствами внешней среды и экологическими и эволюционными особенностями популяций и видов. Таким образом, выбор местообитаний оказывается одним из самых фундаментальных понятий и явлений в экологии.

**Источники, стоки и ловушки.** Классификация популяций, основанная на выделении источников и стоков, помогает описать потоки особей и генов в метапопуляциях. Источники — это популяции, в которых рождаемость превышает смертность, и популяционное регулирование достигается посредством эмиграции. Абсолютный сток — это популяция, которая при отсутствии иммиграции уменьшается вплоть до полного вымирания, тогда как относительный сток приводит лишь к уменьшению, но не к полному исчезновению. Иногда при асинхронной динамике между возникновением популяций-источников и стоков может возникнуть ситуация, при которой популяция-источник исчезнет. В этом случае повторное возникновение популяции-источника возможно за счет популяции стока, таким образом, местообитания-стоки могут способствовать стабильности метапопуляции. Но обычно такие изменения местообитаний, когда популяции-источники превращаются в популяции-стоки, понижают жизнеспособность метапопуляции. Экологические ловушки — это измененные человеком местообитания, которые расселяющиеся особи воспринимают как благоприятные, каковыми эти местообитания фактически не являются.

**Проблема SLOSS (Single Large or Several Small — Один большой или много малых) и выбор территорий для заповедников.** Что лучше для сохранения максимального количества видов — создать один крупный или несколько небольших заповедников? На этот вопрос, который был поставлен еще в 1970-х гг., нет единого ответа. Предпочтительность того или иного варианта зависит от комбинаций размещения видов на участках местообитаний и от того, насколько сильно риск вымирания популяции зависит от изменений площади местообитания. Кроме того, применение концепции SLOSS на практике практически невозможно, поэтому она была заменена алгоритмами RS (Reserve Selection — выбор заповедника). При помощи этих алгоритмов можно обосновать, какие именно заповедники необходимо создать на данной территории для сохранения максимального количества видов, учитывая, что возможности для создания заповедников всегда ограничены. Основная цель алгоритмов RS — сохранить метапопуляции, которые могут быть жизнеспособны в будущем, а не только обеспечить присутствие видов в заповедниках, которое может оказаться недолговечным.

**Генетические последствия утраты местообитания.** Утрата и фрагментация местообитаний приводит к сокращению эффективных размеров популяций, а это в свою очередь может привести к снижению адаптационных возможностей популяций при существовании в изменяющихся условиях ок-

ружающей среды. Небольшие популяции в сильно фрагментированных местообитаниях могут быть подвержены отрицательному воздействию инбридинга, что в ряде случаев повысит вероятность их исчезновения.

**Эволюционные последствия утраты местообитания.** Утрата и фрагментация местообитаний усиливает давление естественного отбора, который может изменить фенотипическую и генотипическую структуру популяций. В первую очередь отбор будет воздействовать на способность особей к миграции. Можно ожидать, что при росте изолированности популяций уровень миграции будет уменьшаться, хотя в сильно фрагментированных ландшафтах с быстрым оборотом локальных популяций отбор будет приводить к увеличению интенсивности миграций. Таким образом, эволюционные тренды популяций в ответ на фрагментацию местообитаний, вероятно, будут зависеть от особенностей пространственной конфигурации местообитаний и от биологии самих видов. К сожалению, утрата и фрагментация местообитаний уменьшают жизнеспособность популяций и метапопуляций так сильно и так быстро, что эволюционные изменения при подобных воздействиях могут положительно повлиять на выживание видов только в исключительных случаях.

## ГЛАВА 4. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЯ И ВЫМИРАНИЕ

*«На оставшихся лесных участках возможен ряд потенциально важных изменений. Небольшой их размер и возросшая изоляция обычно препятствуют обмену особями. Разнообразные случайные события на каком-либо участке с годами могут уничтожить один или несколько видов сообщества. Такая локальная катастрофа в естественных условиях была бы скоро устранена миграцией новых особей из прилежащих незатронутых территорий. ... На изолированных участках, однако, возможности для иммиграции малы, или их просто нет. В результате там исчезают некоторые виды, а те, что остаются, достигают необычайно высоких показателей относительного обилия».*

Дж. Т. Кёртис (Curtis, 1956, p. 729)

### Вступление

Пуэрто-Рико — один из островов Карибского моря, лежащий к востоку от о. Эспаньола (Гаити). Его площадь около 9 000 км<sup>2</sup>, а население 4 млн. человек. Христофор Колумб открыл Пуэрто-Рико 19 ноября 1493 г. Индейцы племени таино, выходцы из Южной Америки, открыли этот остров намного раньше. В начале 16-го века весь Пуэрто-Рико, от морского побережья до горных вершин высотой 1 300 м над уровнем моря, был покрыт влажным тропическим лесом. С тех пор площадь девственного леса сократилась на 99% (Lugo, 1988), — в сущности, до размеров одного заповедника площадью 10 000 га.

Последствия утраты местообитания хорошо заметны на небольших территориях или в тех случаях, когда местообитания полностью уничтожены. Если данный лес вырублен, то каждому ясно, что обитавшие в лесу виды исчезнут. В этом можно не сомневаться. Но в других случаях все гораздо сложнее. Например, неспециалиста может удивить тот факт, что какой-нибудь вид, исчезнувший в одном месте, исчезает затем на обширной территории, и что это бывает даже тогда, когда ни одна особь данного вида не погибает в результате локальной утраты местообитания. Чтобы понять последствия утраты местообитания в крупных масштабах, мало думать о судьбе отдельных особей, — нужно думать о популяциях в целом. Все особи смертны, а значит, важны не столько их собственные судьбы, сколько судьбы их потомства.

Достаточно ли лесного заповедника площадью 10 000 га для сохранения потомства лесных животных, растений и грибов, обитающих в Пуэрто-Рико? Если особи не погибли при разрушении местообитания, смогут ли они переместиться куда-то еще, чтобы продолжить свой род? Распространенное среди неспециалистов заблуждение состоит в том, что требования расте-

ний и животных к местообитаниям неограниченно гибки, и что особи и виды обладают огромной способностью приспосабливаться к новым условиям, если их первоначальное местообитание утрачено или сильно изменено. Некоторые виды действительно обладают такой способностью, и это чаще всего крупные животные, привлекающие внимание людей. Всевозможные растения можно выращивать в парках и садах, что, наверно, и создает впечатление, будто в том случае, если особи не пострадали, выживанию вида ничто не угрожает. Наши собственные требования к местообитаниям столь гибки, что нам, людям, трудно представить себе другой вид, сильно отличный от нас, — или сравнить себя с ним. В частности, для такого сравнения необходимо знать, каковы настоящие требования данного вида к его местообитанию. Некогда это было загадкой и для профессиональных биологов, так что неспециалистам подавно можно простить их невежество. Но это подтвержденный факт — огромное большинство видов, развившихся в дождевых лесах Пуэрто-Рико или на других Карибских островах, не могут переселиться в безлесные места, поскольку их биологические особенности просто не предоставляют им такой возможности.

Есть еще одна причина, по которой общественность плохо понимает, какую угрозу несет утрата местообитаний для существования популяций и биологических сообществ, — это сравнительно низкая скорость изменения среды, а также популяций и видов, живущих в данной среде. Легко проглядеть даже самые крупные изменения природной среды, если они происходят медленно по сравнению с бурной человеческой жизнью: мы, люди, настоящие виртуозы по умению приспосабливаться к почти любым условиям среды, но при этом склонны не замечать масштабов изменения этих условий. В какой-то момент площадь одного конкретного местообитания станет настолько мала, что некий вид будет обречен на вымирание. Но виды не реагируют мгновенно на изменения своих местообитаний, и поверхностное впечатление может снова нас обмануть: постепенное исчезновение вида на фоне всегдашних колебаний численности популяций очень просто проглядеть — отмахнувшись от симптомов как от ложной тревоги.

Так что же говорят исследователи о долговременных и крупномасштабных изменениях биоразнообразия в ответ на утрату местообитания? Британский натуралист Г. Уотсон (H.C. Watson) обнаружил в 1859 г., или несколькими годами ранее, некую закономерность (Rosenzweig, 1995), которую впоследствии отмечали сотни экологов для всех биомов и практически всех сообществ. Эта закономерность — предсказуемый рост числа обнаруженных видов с увеличением площади обследованной территории (рис. 4.1). В данной закономерности нет ничего удивительного, а вот противоположная закономерность была бы действительно очень странной, — ее можно было бы обнаружить разве что, сравнивая принципиально разные большие и малые территории.

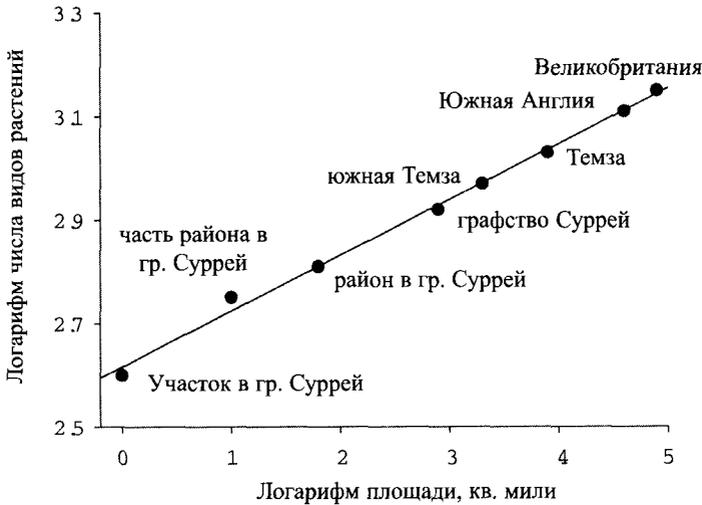


Рис. 4.1. Самое первое из опубликованных соотношений «виды – площадь», составленное Г. Уотсоном (Watson) в 1859 г. График показывает, как в Великобритании число видов растений увеличивается по мере возрастания исследуемой площади (Rosenzweig, 1995).

Но причины, по которым соотношение *виды – площадь*, выглядит именно так, как на рис. 4.1, неочевидны. Точнее говоря, есть несколько возможных объяснений, и неясно, какое из них будет верным в каждом конкретном случае. У этой закономерности есть и важный практический аспект: как можно использовать соотношение *виды – площадь* для прогноза крупномасштабных и долгосрочных последствий утраты местообитания?

На основе соотношений *виды – площадь*, полученных для островов и иных похожих территорий, было сформулировано следующее эмпирическое правило: если площадь уменьшится до 1/10 ее первоначального количества, то число видов уменьшится вдвое. Это произойдет не сразу, но популяции со временем отреагируют на изменения среды, выразившиеся в утрате местообитаний. Насколько надежно это правило? Ответ мы узнаем в этой главе, а начнем с рассказа о том, как было выведено это правило. Но давайте вкратце рассмотрим некоторые аргументы в пользу прогнозов об утрате биоразнообразия, основанных на размерах площади.

Вымирание птиц в Пуэрто-Рико было приведено Бьорном Ломборгом (Lomborg, 2001) в качестве примера, который якобы доказывает, что основанные на площади прогнозы могут быть полностью дезориентирующими. Книга датского статистика Б. Ломборга «Скептический инвайронменталист» полна аналогичных утверждений по поводу природоохранных проблем. Как мы уже знаем, площадь девственного леса в Пуэрто-Рико сократилась до 1% от исходной с начала колонизации острова европейцами. Однако, согласно

интерпретации Б. Ломборга (2001, с. 254), «лишь 7 из 60 видов птиц вымерло, хотя остров ныне населяют около 97 видов птиц. Это указывает на серьезные проблемы с эмпирическим правилом Уилсона» (здесь авторство этого правила ошибочно приписывается известному американскому биологу Е.О. Уилсону). Одно из объяснений, которое сам Б. Ломборг находит для этих цифр, состоит в том, что лесной покров в Пуэрто-Рико, включая вторичные леса, никогда не опускался ниже 10 или 15%. Но даже если это действительно так, разве не следует ожидать вымирания около половины из исходных 60 видов? Эколог, который должен знать ответ на данный вопрос, это профессор Стюарт Пимм (Stuart Pimm), изучавший вымирания птиц на тропических островах и сам использовавший соотношение виды – площадь для прогнозов вымирания видов. Что может он сообщить о вымирании птиц на о. Пуэрто-Рико?

Во-первых, отвечает С. Пимм, никакого осмысленного ответа нельзя получить на вопрос, не имеющий биологического смысла. Почти 100 видов птиц, имеющих на Пуэрто-Рико, представляют собой очень разношерстную компанию: некоторые из них перелетные, другие — случайные гости, треть видов была просто завезена людьми. Не следует ожидать, что присутствие этих птиц, многие из которых даже не залетают в лес, должно зависеть от того, сколько леса было некогда на острове, и сколько его осталось сейчас. Если некоторые виды и вымирали на Пуэрто-Рико, они могли впоследствии вторично заселять этот остров, мигрируя с соседних островов. На самом деле нам следует обратить внимание на эндемические виды, эволюционно адаптированные к жизни в лесах Пуэрто-Рико. Их число равно 20. Из этих 20 видов 7 вымерло, но к этим семи следует добавить еще 4, так как их численность упала ниже 200 особей, и они сохранились лишь благодаря интенсивным природоохранным мерам. Итак, 11 из 20 видов либо вымерли, либо находятся под угрозой скорого вымирания. Что же касается лесов, то Пимм ссылается на работу (Brash, 1987), в которой ситуация 1899 г. описана следующим образом: 10% острова покрыто пологом кофейных деревьев, образующих очень плотные заросли, 1% — девственным лесом, и около 19% — «кустарником и низкорослым редколесьем». Трудно сказать, какая часть из этих 30% была пригодна для практического использования лесными птицами, но вероятно, что многие птицы были приспособлены к продолжительному выживанию в измененных лесах, так как остров расположен в полосе тропических ураганов, и поэтому леса здесь постоянно страдают от бурь.

Во всяком случае, в свете этих цифр наше эмпирическое правило работает замечательно точно при предсказании масштабов вымирания: половина видов утрачена после того, как площадь сократилась до 1/10 от первоначальной. Пимм также указывает, что число вымерших видов почти наверняка занижено и, возможно, очень сильно занижено. Основываясь на палеонтологической летописи, показывающей массовое сокращение видового разнообра-

разия птиц на островах Тихого океана после их заселения полинезийцами (Pimm et al., 1994), можно подозревать, что многие особо чувствительные виды могли вымереть на Пуэрто-Рико еще до того, как первые натуралисты сделали описание орнитофауны острова.

Дискуссия вокруг прогнозов относительно вымирания птиц на Пуэрто-Рико из-за утраты их местообитаний, как и более общая дискуссия об оскудении биологического разнообразия, свидетельствует о том, что выводы делаются поспешно, без должного понимания и даже без серьезной попытки понять экологическую суть проблемы. Только представьте, как вы ужаснулись бы, если подобным образом поступал ваш лечащий врач! Цель настоящей главы — обсудить экологические принципы, позволяющие нам, насколько это возможно, оценить состояние биоразнообразия в ускользающем мире.

\*\*\*

Вопросы о потере первичных и о значимости вторичных лесов для сохранения биоразнообразия особенно актуальны в ситуации с тропическими лесами, но те же вопросы следует ставить относительно всех прочих лесов и местообитаний. В северной Европе бореальным лесам ничто не угрожает, потому что они не сводятся в крупных масштабах для нужд сельского хозяйства. Бореальные леса используются в основном для лесозаготовок. Но утрата девственных (первичных) лесов остается серьезной проблемой и здесь. Например, на юге Финляндии приблизительно 10 млн. га лесов, но лишь менее 1% из них находится в естественном или почти естественном состоянии. Доля заповедных лесов также составляет около 1%, хотя не все остатки естественных лесов являются заповедными. Все остальное — промышленные леса, как правило, монокультурные одновозрастные насаждения сосны или ели.

Казалось бы, такая богатая страна, как Финляндия, может позволить себе охранять больше лесов, чем один процент биологически богатых лесных угодий в южных районах, но на самом деле усилия по охране природы сталкиваются с очень серьезным противодействием. Против расширения охраняемых лесных территорий приводятся, в частности, следующие аргументы (мои комментарии к ним — в скобках):

- В северной Финляндии доля охраняемых лесов выше (особенно в районах, близких к границе произрастания строевого леса, т.е. к климатическому пределу роста деревьев, где биоразнообразие очень низко по естественным причинам)
- Доля охраняемых лесов выше, если включить в категорию «лесных» местообитаний различные «пустоши», например, болота с редкими чахлыми сосенками (эти места являются маргинальными как для лесного хозяйства, так и для лесных видов)

- Рядом с финскими лесами произрастают обширные первичные леса России (где на самом деле ситуация быстро меняется, как мы видели в разд. 2.3).

Кроме того, была поставлена под сомнение необходимость руководствоваться в деле охраны природы соотношением виды – площадь. Утверждалось, что «охранять гектары и проценты» — вовсе не то, что нужно, тем более что современные промышленные леса не обладают свойствами природных лесов. Предлагалось охранять небольшие участки ключевых местообитаний, определенные в действующем лесном кодексе, как вероятные местообитания многих находящихся под угрозой исчезновения видов. Небольшими здесь, как правило, считают участки площадью менее 0,5 га. Эти ключевые участки, если только их можно без труда отграничить от остального леса, следует оставлять нетронутыми, когда все вокруг полностью вырубается. Это так называемая «адресная охрана», которую считают рентабельной, а традиционную охрану более крупных территорий, которая необходима согласно соотношению виды – площадь, отвергают как напрасную трату ограниченных средств, выделяемых на охрану природы.

В центре этой полемики стоит проблема правильного применения соотношения виды – площадь к лесным и другим гетерогенным ландшафтам. Действительно ли это соотношение неприменимо к лесным ландшафтам северной Европы и иным подобным местообитаниям? Это один из вопросов, на которые я попытаюсь ответить в настоящей главе.

## 4.1. Вымирание популяций

*Если бы меня попросили подытожить в одной фразе все, чему учит популяционная экология, я сказал бы так: ни одна популяция не может расти вечно, каждая популяция рано или поздно вымирает. Однако это вовсе не означает, что вопрос о вымирании популяций вообще не имеет смысла. Жизнь на Земле продолжается, несмотря на бесчисленные вымирания, — этот факт доказывает, что некоторые популяции просуществовали довольно долго, и новые популяции были основаны мигрантами из существующих популяций. Действительно важные вопросы касаются продолжительности жизни популяций, а также равновесия между вымиранием старых и возникновением новых популяций. В настоящей главе меня в первую очередь интересует, как время существования популяций, а также частота их вымирания и возникновения зависят от пространственной протяженности и конфигурации местообитаний, и как утрата и фрагментация местообитаний может повлиять на вымирание популяций. Для начала в этом и следующем разделе я проанализирую вымирание популяций в случае их существования на изолированных*

участках местообитания. В разд. 4.3–4.5 вымирание будет рассмотрено на обширных пространствах, т.е. для метапопуляций, населяющих сети участков местообитаний, а разд. 4.6–4.8 посвящены вымиранию на еще больших пространственных масштабах, соотношению виды – площадь и глобальной частоте вымирания видов.

Первое, что нужно отметить, — это большое разнообразие факторов, которые могут способствовать вымиранию популяций (табл. 4.1). Наиболее убедительные данные для выявления факторов локального вымирания в реальных популяциях дают исследования, в которых изучалась совокупность многих локальных популяций, вроде метапопуляции шашечницы обыкновенной, описанной во вступлении к гл. 3. Ценность таких исследований в том, что они дают возможность эмпирически документировать и изучать десятки или даже сотни случаев вымирания популяций. В таблице 4.1 указано, какие вероятные причины и механизмы исчезновения популяций были выявлены в метапопуляции шашечницы обыкновенной, для которой за период с 1993 по 2003 г. было зарегистрировано более 1 000 локальных вымираний (Hanski, 1999; Nieminen et al., 2004). Учитывая малочисленность большинства локальных популяций в этой метапопуляции, можно было ожидать,

Таблица 4.1. Причины и механизмы вымирания популяций. **Жирный шрифт:** процессы, действующие в метапопуляции обыкновенной шашечницы (*Melitaea cinxia*) на Аландских островах в Финляндии (из работы Hanski, 1998b)

Масштабы вымирания	Вымирания по стохастическим причинам	Вымирания по внешним причинам
Локальные процессы	<b>Демографическим<sup>а</sup></b> <b>Средовым</b>	<b>Утрата местообитания</b> Враги - генералисты и конкуренты
Локальные вымирания	<b>Генетическим<sup>а</sup></b>	<b>Преследование человеком</b>
Метапопуляционные процессы	<b>Миграции из малых популяций</b>	<b>Враги-специалисты и конкуренты</b>
Вымирание метапопуляции	<b>Вымирание-колонизация</b> <b>Региональные процессы</b>	<b>Утрата и фрагментация местообитания<sup>б</sup></b>

<sup>а</sup> Демографическая и генетическая стохастичность играют особо важную роль в метапопуляциях со многими малочисленными популяциями

<sup>б</sup> Вымирание обычно бывает отсрочено

что демографическая стохастичность — случайные флуктуации численности вследствие непредсказуемости рождений и смертей отдельных особей — достаточна для объяснения основной массы вымираний. Однако мы сумели доказать, что помимо демографической стохастичности локальным вымираниям способствует множество других факторов, включая утрату местобитаний, стохастичность условий среды обитания (Hanski, 1999), паразитизм (Lei, Hanski, 1997), инбридинг (Saccheri et al., 1998, Nieminen et al., 2001), а также высокую интенсивность эмиграции из малых участков местообитания (Hanski, 1999).

Разные механизмы действовали в разные периоды времени в разных частях обширной изучаемой территории (50 × 70 км). Например, паразитизм перепончатокрылого из семейства Braconidae — *Cotesia melitaerum* — приводил к вымиранию лишь в ситуациях, когда достаточно многочисленные популяции бабочек-хозяев были расположены в пределах радиуса миграции наездника (van Nouhuys, Hanski, 2004). Другие исследования, документировавшие и анализировавшие множественные вымирания в метапопуляциях, — это публикация (Eber, Brandl, 1994), посвященная пестрокрылке чертополоховой (*Urophora cardui*), образующей галлы на стеблях бодяка полевого (*Cirsium arvense*), и исследование Т. Шонера (Schoner, 1991) о ящерицах и пауках Багамских островов. Итоговый вывод этих исследований — наличие многочисленных механизмов для локального вымирания, которое, вероятно, действует совместно и специфично для каждого вида.

В случае более крупных популяций бывает труднее эмпирически продемонстрировать вымирание и его механизмы, — просто потому, что в данном случае вероятность вымирания ниже, и у исследователей меньше возможностей наблюдать его непосредственно. В некоторых случаях имеются исторические документы, показывающие, что вымирание действительно имело место, хотя, как правило, истинная причина вымирания остается неизвестной. Один такой пример — изучение У. Ньюмарком (Newmark, 1995) вымираний популяций млекопитающих в 14 западных национальных парках США. К 1989 г. на территориях парков вымерли 29 популяций (популяция считалась вымершей, если в течение 10 лет не наблюдалось ни одной особи), тогда как возникло 7 новых популяций (вилорога, горного барана, енота, серого волка, вапити и лося). В других исследованиях, где изучалось присутствие вида на фрагментах внешне подходящего ландшафта, не было подробной информации о присутствии вида до утраты и фрагментации местообитания. Исследователи просто предполагали, что поскольку все изучавшиеся виды встречались в данном ландшафте до его фрагментации, — значит, они должны присутствовать и на его фрагментах. Это предположение допустимо для обычных видов, которые и прежде встречались часто, однако редкие виды могли и не присутствовать постоянно и повсеместно даже тогда, когда

То, что малочисленные популяции особенно подвержены риску вымирания, экологи и специалисты по популяционной биологии знали давно. К. Хользингер (Holsinger, 2000) нашел утверждения такого рода в трудах Ч. Дарвина (1859), Е. Форда (Ford, 1945) и Г. Андресварты и Л. Бёрча (Andrewartha, Birch, 1954). Более свежие эмпирические доказательства подверженности малых популяций вымиранию можно найти практически в каждом исследовании, в котором этот вопрос изучался (Diamond, 1984; Newmark, 1991, 1995; Ouborg, 1993; Burkey, 1995; Fischer, Stöcklon, 1997). Примеры, приведенные на рис. 4.2, служат иллюстрацией лишь малой части имеющейся по этому вопросу литературы и охватывают только ряд таксонов и пространственных масштабов. Высокий риск вымирания малочисленных популяций неудивителен,

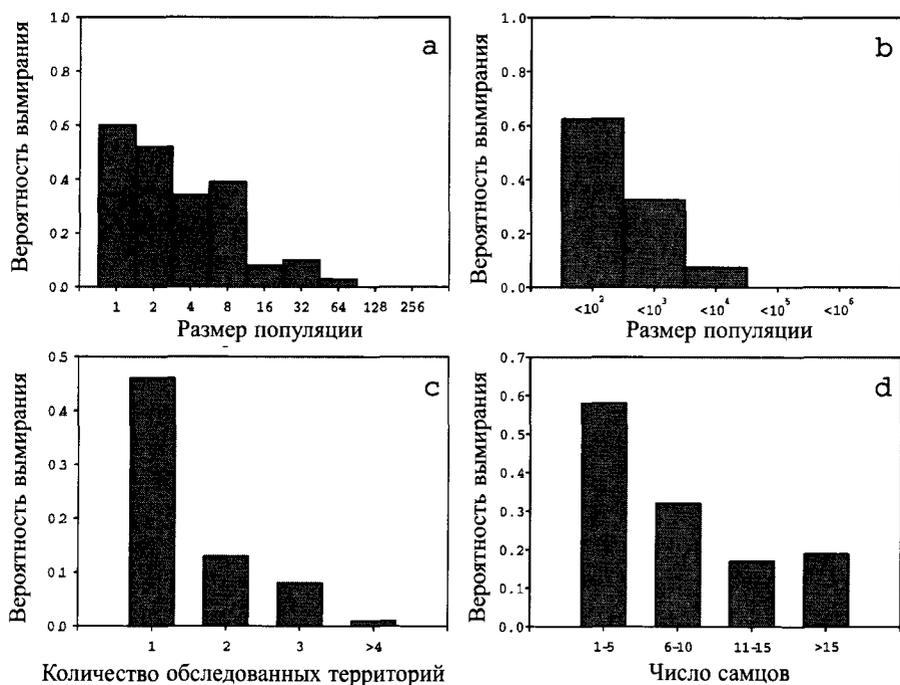


Рис. 4.2. Малочисленным популяциям, как правило, свойствен высокий риск вымирания. (а) кузнечик-скачок двухцветный (*Metrioptera bicolor*), обитающий на дискретных участках местообитания,  $n = 90$ ; вероятность вымирания за 1 год (Kindvall, Ahlén, 1992); (б) Объединенные данные для 4 видов пауков на небольших островах Багамского архипелага,  $n = 222$  островные популяции; вероятность вымирания за 4 года (Schoener, Spiller, 1987); (в) Обыкновенный поползень (*Sitta europaea*) в небольших рощах,  $n = 125$  рощ, обследованных в течение 2 или 3 лет; (Verboom, 1996); (д) Обыкновенная квакша (*Hyla arborea*) на фрагментированном ландшафте,  $n = 348$  локальных популяций, вероятность вымирания за 4-летний период (Edenhamn, 1996).

поскольку низкая численность способствует воздействию многих механизмов, приводящих к вымиранию — демографической и средовой стохастичности, Алли эффекту (Allee effect), инбредной депрессии, накоплению нейтрально-вредных мутаций и т.д. (Gaggiotti, Hanski, 2004). Простейшая модель предельной численности, обсуждавшаяся в разд. 2.2, иллюстрирует зависимость риска вымирания от размера популяции (как риск вымирания возрастает при уменьшении размера популяции) для видов с определенной удельной скоростью роста популяции и временными вариациями этой скорости.

Если сравнивать участки местообитания разной площади, но одинакового качества, то чем меньше участок, тем меньше средний размер популяции, а значит, тем выше риск вымирания. Поэтому частота вымираний, как правило, растет с уменьшением площади участка. На рис. 4.3 приведен ряд примеров. Кроме того, на участках меньшей площади обычно обитают популяции меньшего размера, более подверженные вымиранию, нежели крупные, — есть и другие причины, по которым популяции на небольших участках менее устойчивы. Одна из них связана с балансом между приростом популяции и потерями на эмиграцию. Чем меньше площадь участка, тем выше отношение протяженности границы участка к его площади. Поскольку скорость прироста пропорциональна площади, а скорость эмиграции пропорциональна протяженности границы, то существует критический размер участка, ниже которого скорость прироста недостаточна для компенсации потерь на эмиграцию.

Еще один фактор, который особенно значим для малых участков, — это краевой эффект. Характерной особенностью антропогенного воздействия на границы местообитаний оказывается то, что они становятся более четкими, вплоть до полного уничтожения экотона — широкой полосы между двумя типами местообитаний, на которой постепенно меняется градиент условий среды от одного местообитания к другому (разд. 1.3). Именно это произошло в современных сельскохозяйственных и лесных ландшафтах: границы между лесами и полями, а также между лесами и вырубками настолько резки, насколько это возможно. Экотон с его специфической фауной и флорой исчез, и вместо него появились вредные краевые эффекты. На очень малых участках местообитаний те или иные краевые эффекты могут затрагивать всю площадь участка и тем самым увеличивать вероятность локального вымирания. Например, J. Kivistö, M. Kuusinen, 2000 изучали встречаемость эпифитных лишайников на стволах елей на небольших участках старого леса в Финляндии. Разнообразие видов снижалось вблизи краев участков (до 10 м) на южных границах, — вероятно, вследствие изменения микроклимата. Подробное исследование растения из семейства лилейных — триллиума камчатского (*Trillium camchatcense*) на о. Хоккайдо в Японии показало, как микроклиматические условия вблизи опушки леса подавляют развитие всходов

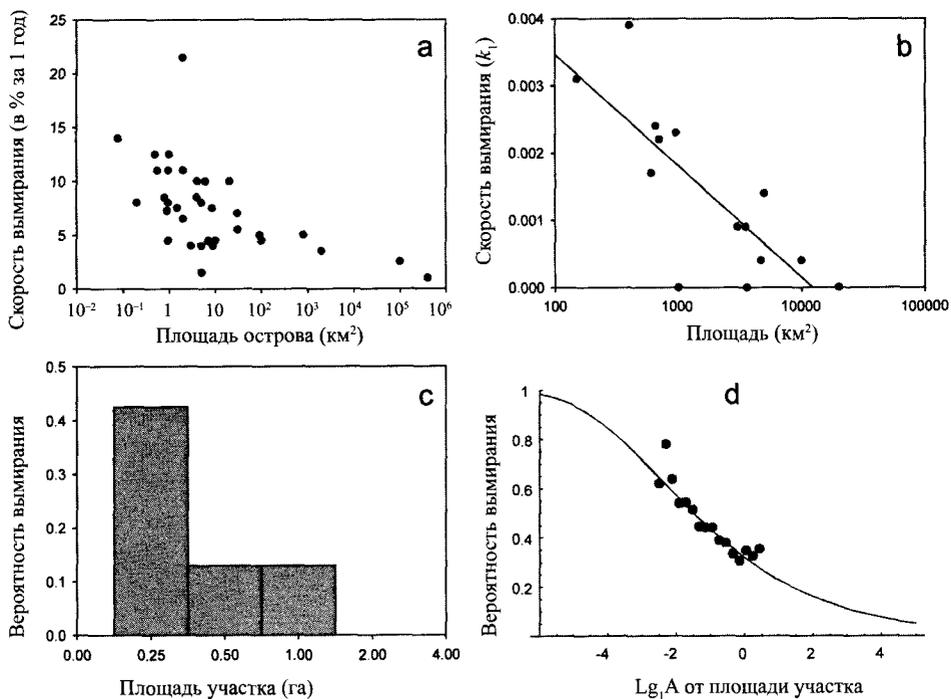


Рис. 4.3. Популяциям на небольших участках местообитания свойствен высокий риск локального вымирания. (а) Скорость вымирания не морских видов птиц, гнездящихся на небольших островах в северной Европе (Diamond, 1984). (b) Скорость вымирания млекопитающих в 14 североамериканских национальных парках (величина по оси ординат — параметр, характеризующий скорость вымирания); (Newmark, 1995). (c) Ежегодный риск вымирания двухцветного скачка (*Metrioptera bicolor*) (Kindvall, Ahlén, 1992). (d) Бабочка шашечница обыкновенная (*Melitaea cinxia*) на небольших лугах. Точками показан средний риск вымирания за 1 год для разных размерных классов лугов (га) (Ovaskainen, Hanski, 2004).

(Tomimatsu, Ohara, 2004). Другая разновидность краевого эффекта встречается, когда границы местообитаний очень резкие и поэтому расстояние от одного местообитания до другого мало. Дж. Гэйтс и У. Гизел (Gates, Gysel, 1978) в своей новаторской работе продемонстрировали повышенную интенсивность пожирания яиц и птенцов 21 вида птиц вблизи опушки из-за высокой численности хищников в соседнем местообитании. М. Шлейпфер и др. (Schlaepfer et al., 2002) выдвигают предположение о том, что наличие большого количества лесных опушек в населенной людьми местности может представлять собой один из вариантов экологических ловушек, обсуждавшихся в разд. 3.3.

В заключение следует добавить замечание относительно общих закономерностей увеличения риска вымирания с уменьшением размера популяции и площади участка местообитания. Эти закономерности не следует толковать так, что крупным популяциям якобы вовсе не грозит вымирание. Рассмотрим знакомую логистическую модель, обсуждавшуюся в разд. 3.1, с удельной скоростью роста  $r$  и емкостью среды  $K$ . Без учета какой-либо стохастичности равновесная численность популяции равна  $K$ . Пусть теперь некое ухудшение качества среды, — например, загрязнение ядовитыми веществами, — повлияет на рождаемость и смертность, что вызовет снижение  $r$  без заметного изменения  $K$ . В этом случае ухудшение качества местообитания не будет сказываться на размере популяции до тех пор, пока  $r$  не упадет ниже нуля, и тогда популяция внезапно станет вымирающей или же, в случае метапопуляции, превратится из источника в сток. Хотя детерминистическую логистическую модель вряд ли стоит считать реалистичным описанием динамики природных популяций, — аналогичные свойства проявляют все модели популяционной динамики. С точки зрения менеджера, который старается выявить первые признаки приближающихся неприятностей, ситуация может оказаться еще хуже при использовании многовидовых моделей, в которых межвидовые взаимодействия способны компенсировать ухудшение качества среды (Abrams, 2002). Итак, хотя практически всем малочисленным популяциям свойствен высокий риск вымирания, многочисленность популяции вовсе не обязательно указывает на низкий риск ее вымирания.

**Предсказание стохастического вымирания популяции.** Как для экологии, так и для охраны природы важно знать, насколько быстро после изоляции участка местообитания следует ожидать вымирания отдельных видов. В упоминавшемся выше исследовании (Soulé et al., 1988) число видов продолжало уменьшаться при сохранении изоляции, по крайней мере, в течение 50 лет, после чего выжило очень мало популяций. В этом случае размеры большинства фрагментированных участков были невелики, менее 10 га. Т. Брукс и др. (Brooks et al., 1999) провели анализ скорости утраты видов лесных птиц на более крупных лесных участках в Кении (Восточная Африка). Авторы реконструировали историю утраты местообитаний в окрестностях изучаемого ими участка и предположили, что, зная площадь этого участка и используя соотношение виды – площадь, можно вычислить исходное число видов (разд. 4.6). Они исходили из допущения, что число видов убывает экспоненциально, и используя значение времени, прошедшего с начала изоляции вывели показатель экспоненты. Итоговый результат состоял в том, что на лесном участке площадью около 1 000 га в течение 50 лет должно вымереть около половины тех видов птиц, которые, в конечном счете, обречены на вымирание. М. Кристиансен и Е. Питтер (Christiansen, Pitter, 1997) сообщили одну из немногих прямых количественных оценок вымирания

мера популяции снижают долговременную удельную скорость роста (Tuljapurkar, 1982; Lande, Orzack, 1988; Lande, 1993). Демографическая стохастичность также снижает долговременную удельную скорость роста, и совместное влияние демографической и экологической стохастичности приводит к математическому ожиданию, описываемому уравнением (4.1).

С. Энген и др. (Engen et al., 2001) получили оценку демографической дисперсии на основе данных об индивидуальных вкладах размножающихся самок в следующее поколение,  $R_i$  (число женских потомков самки, обнаруженное в следующем или в дальнейших поколениях, плюс 1, если эта самка тоже выжила), подсчитанную по формуле

$$1 / (k - 1) \Sigma (R_i - \bar{R})^2, \quad (4.3)$$

где  $\bar{R}$  — средний вклад особей, а  $k$  — число зарегистрированных вкладов за 1 год. Если имеются данные за несколько лет,  $y_d^2$  оценивается как взвешенное среднее ежегодных оценок (Saether & Engen, 2002). В случае с деревенской ласточкой имелись обширные данные по индивидуальным успехам размножения и выживанию, поэтому считалось, что  $\delta_d^2$  известно точно по дан-

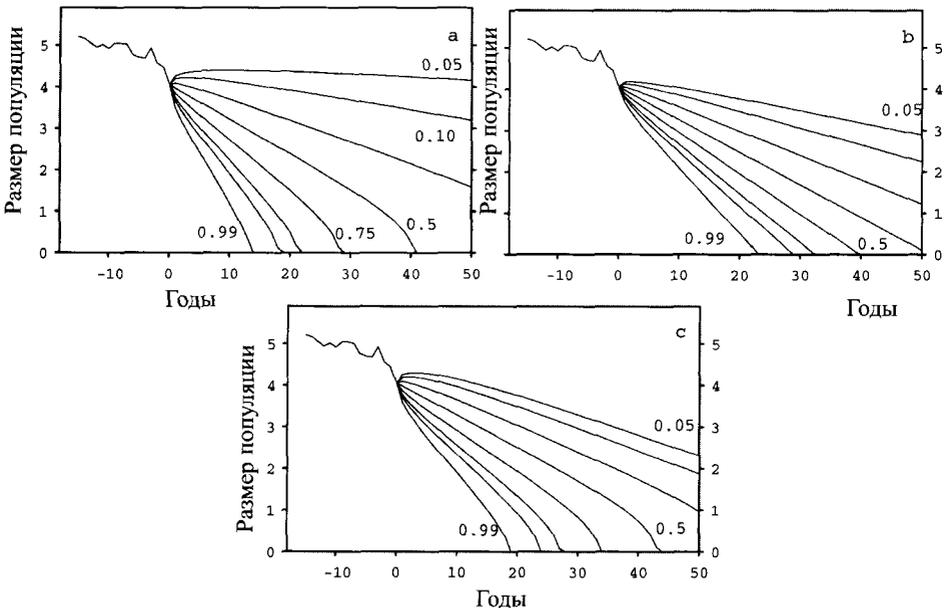


Рис. 4.4. Ежегодные колебания числа размножающихся пар деревенской ласточки в населенном пункте (Дания) с 1984 по 1999 г. (временной период до нуля на оси абсцисс), далее показана нижняя граница размеров популяции при разных значениях  $\alpha$  для разных прогнозируемых интервалов. На трех графиках показан результат, когда: (а) включена вся доступная информация, (б) когда игнорируется неопределенность оценок параметров среды, и (с) когда не учитывается дисперсия демографических показателей. Из работы Engen et al. (2001).

ным за несколько лет,  $\delta_d^2 = 0,180$ . Затем значения  $r_0$  и  $\delta_e^2$  оценивались на основе временных рядов — данных о размерах популяции в последовательные годы — численной максимизацией функции правдоподобия (Engen et al., 2001). Оценки параметров, полученные методом наибольшего правдоподобия, оказались следующими:  $r_0^* = -0,076$  и  $\delta_e^{2*} = 0,024$ . Таким образом, популяция деревенской ласточки в среднем уменьшалась на 7,6% ежегодно. На рис. 4.4 показана нижняя граница предсказанного времени до вымирания, включая предсказанный размер популяции с вероятностью 1– $\alpha$ . Сравнение рис. *a*, *b* и *c* показывает, что если пренебречь неопределенностью оценок параметров, то предсказанное время до вымирания увеличивается. Другими словами, учет неопределенности значений параметров приводит к более осторожным предсказаниям: популяция может вымереть быстрее, чем это следует из оценок, сделанных при помощи метода наибольшего правдоподобия. На рис. 4.4*c* демографическая дисперсия полагалась нулевой. Игнорирование этой составляющей дисперсии увеличивает предсказанное время до вымирания. Игнорирование экологической стохастичности уменьшает диапазон изменения предсказанного времени до вымирания (Saether, Engen, 2002). Другими словами, судьбу популяции было бы гораздо проще предсказать, если бы не стохастичность среды.

**Применение модели функции инцидентности для оценки риска вымирания.** Если вымирание вызывается случайными процессами, не затрагивающими местообитания, то участок местообитания, на котором популяция вымерла, может быть вновь заселен мигрантами из крупной «материковой» популяции, как предполагается в динамической теории островной биогеографии (разд. 4.7), или просто мигрантами из соседних сохранившихся популяций, как в классическом сценарии метапопуляционной теории. На протяжении длительного времени конкретный участок местообитания может неоднократно заселяться, и соответствующие популяции могут вновь и вновь вымирать. Если вероятности колонизации и вымирания примерно постоянны, то вероятность того, что данный участок в случайно выбранный момент времени заселен, можно вычислить из простой модели на основе цепей Маркова. Кроме того, если предположить, что характерные для конкретного участка вероятности вымирания и колонизации зависят от площади и степени изолированности участка, то можно построить модель, называемую моделью функции инцидентности (Hanski, 1992, 1994), которая позволяет вычислить вероятности вымирания и колонизации на основе одномоментных данных по наличию конкретного вида на множестве участков местообитания. Если верно предположение о том, что вероятности вымирания и колонизации для каждого участка определяются его площадью и изолированностью, то пространственное распределение занятых и свободных участков несет на себе отпечаток процессов вымирания и колонизации. Я попробую объяснить это подробнее с помощью примера.

старого елового леса в одном районе в восточной Финляндии, где промышленная заготовка леса началась в 1950-х гг. Старый лес с преобладанием ели служит местообитанием для сотен специализированных видов, многие из которых зависят от гниющей древесины (Siitonen, 2001) и от специфических микроместообитаний, — таких как древесные грибы (Komonen et al., 2000).

В исследовании, проводившемся в 18 небольших ельниках площадью от 2,2 до 13,7 га, Г. Варкони и др. (Varkonyi et al., не опубликовано) документировали присутствие почти 2 000 видов птиц, млекопитающих, насекомых, грибов и лишайников. Некоторые ельники оказались изолированы всего за несколько лет до начала исследования, другие были изолированы более 30 лет. Среди некоторых групп, например, птиц и лишайников, специализированных к условиям старого леса, частота встречаемости убывала со временем, прошедшим после изоляции, но среди других групп, например, грибов-трутовиков, подобный эффект не прослеживался. Но одна из возможных проблем этого анализа связана со сложным характером процесса фрагментации местообитаний. Отдельные участки постепенно становятся все более изолированными по мере того, как исчезают разнообразные связи, действующие в различных направлениях от изучаемого участка (рис. 4.6). Простые измерения степени изолированности и времени после изоляции могут оказаться неподходящими для объяснения встречаемости видов.

Чтобы учесть постепенное нарастание пространственно-временной изоляции, У. Гу и др. (Gu et al., 2002) применили подход, основанный на моделировании. Они разделили весь ландшафт на участки-клетки равного размера (по 1,6 га), некоторые из которых представляли изучаемый тип местообитания (в данном случае ельники), остальные — соединяющий их ландшафтный матрикс. Фактический участок елового леса обычно состоял из нескольких смежных клеток. Вид мог присутствовать в клетке, представляющей еловый лес, малочисленная «клеточная популяция» могла вымереть, а пустующая в настоящее время клетка могла быть заселена из соседних занятых клеток. Тем самым мы предполагаем, что, хотя в данном случае локальными популяциями служили «клеточные популяции», а не «популяции участков», стандартная метапопуляционная динамика применима и здесь (разд. 4.4). Преимущество такой модели пространственной структуры популяций в том, что она позволяет моделировать пространственную динамику на ландшафтах с любой степенью фрагментации местообитаний, которая к тому же может меняться со временем.

Чтобы вернуться к исходной задаче, мы документировали фактическую утрату местообитаний за период с 1945 по 1995 г. с помощью аэрофотоснимков и исторических данных, и составили карты, вроде показанных на рис. 4.6 для территорий в радиусе 5 км вокруг каждого из изучаемых участков. Затем мы взяли модель, подробно описанную в работе (Gu et al., 2002), и с ее помощью смоделировали встречаемость гипотетического вида, начиная с

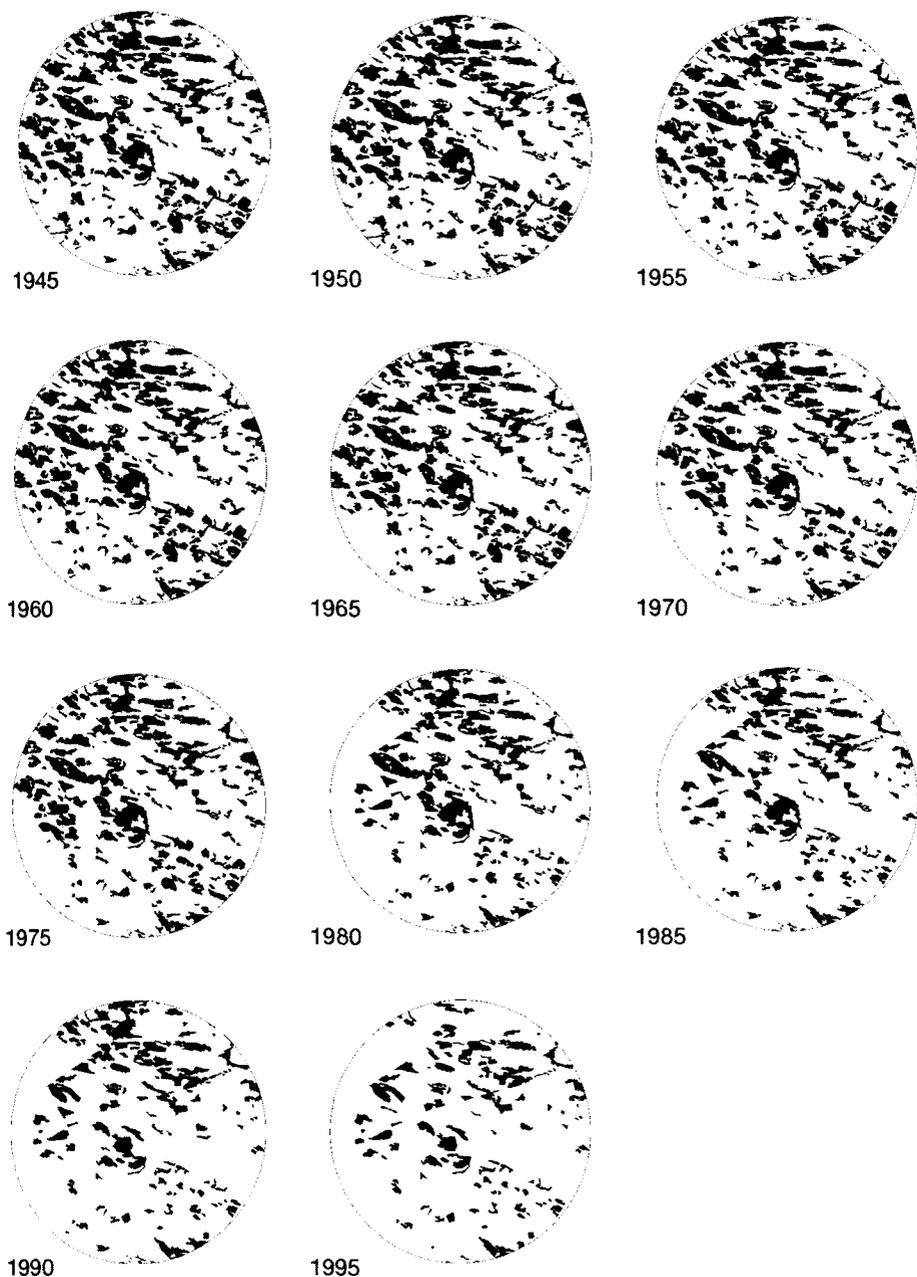


Рис. 4.6. История фрагментации старого елового леса в Кухмо, восточная Финляндия, с 1945 по 1995 г. Радиус круга 5 км. Белые области означают все другие типы местообитания, кроме старого елового леса. (Ориг.)

220 популяций на вид, что дало оценку от 1,1 до 6,6 миллиардов популяций на Земле. Далее были проведены вычисления скорости вымирания популяций, и было предположено, что эта величина — линейная функция утраты местобитаний. Согласно этим вычислениям, в одних лишь тропических лесах ежегодно вымирают 16 миллионов популяций (Hughes et al., 1997). Хотя данные вычисления представляют интерес, нельзя забывать, как эти цифры были выведены. Являются ли две популяции различными по своему генетическому составу или нет, — это зависит от использованных генных маркеров и от размера выборок. Кроме того, требование, чтобы популяции были генетически обособившимися, прежде чем их можно будет признать «настоящими» популяциями, с точки зрения эколога слишком ограничивает возможность применения этого понятия. Более важна их демографическая независимость, которую, к сожалению, невозможно угадать для огромного числа видов на Земле. Просто чтобы поставить цифры из работы (Hughes et al., 1997) в должный контекст, заметим, что в наших исследованиях бабочки обыкновенной шашечницы на Аландских островах мы ежегодно регистрировали около 500, в основном, очень небольших локальных популяций (см. введение к гл. 3). Аландские о-ва охватывают менее 1% — возможно, гораздо меньше — географического ареала этого вида.

Тем не менее, вопрос о скорости вымирания популяций принципиально важен. Более или менее точный ответ на него можно дать лишь для тех видов, по которым имеется особенно обильная информация, — например, для бабочек, сосудистых растений и птиц в хорошо изученных районах умеренного пояса. Вероятно, наиболее изученная обширная область на всем земном шаре — это Британские о-ва, где обстоятельные исследования вышеупомянутых и других групп проводились на протяжении многих десятилетий. К. Томас и др. (Thomas et al., 2004b) провели анализ ареалов видов, основанный на том, какая часть из 2 861 квадратов сетки с шагом 10 км оказалась занятой. Авторы пришли к выводу, что за последние 40 лет уменьшились ареалы 28% местных видов растений. В то же время за прошедшие 20 лет сократились ареалы 54% местных видов птиц и 74% местных видов бабочек, что поразительно много. Но даже эти цифры, вероятно, недооценивают истинные потери, так как пространственное разрешение атласов Великобритании слишком грубо (обычно квадраты со стороной 10 км), и поэтому уменьшение числа занятых квадратов сетки может давать заниженные оценки истинной скорости утраты популяций (Ehrlich, 1995; Daily et al., 2004). Например, Дж. Леон-Кортес и др. (Leon-Cortés et al., 1999) использовали данные, собранные на трансекте для оценки изменений встречаемости обычной бабочки голубянки-икар (*Polyommatus icarus*) на участке площадью 35 км<sup>2</sup> в Уэльсе. Никакого снижения встречаемости нельзя было обнаружить на сетке с разрешением 1 км, и даже на сетке с разрешением 500 м снижение составило всего 7%. Но если анализировать численность этого вида по встре-

220 популяций на вид, что дало оценку от 1,1 до 6,6 миллиардов популяций на Земле. Далее были проведены вычисления скорости вымирания популяций, и было предположено, что эта величина — линейная функция утраты местобитаний. Согласно этим вычислениям, в одних лишь тропических лесах ежегодно вымирают 16 миллионов популяций (Hughes et al., 1997). Хотя данные вычисления представляют интерес, нельзя забывать, как эти цифры были выведены. Являются ли две популяции различными по своему генетическому составу или нет, — это зависит от использованных генных маркеров и от размера выборок. Кроме того, требование, чтобы популяции были генетически обособившимися, прежде чем их можно будет признать «настоящими» популяциями, с точки зрения эколога слишком ограничивает возможность применения этого понятия. Более важна их демографическая независимость, которую, к сожалению, невозможно угадать для огромного числа видов на Земле. Просто чтобы поставить цифры из работы (Hughes et al., 1997) в должный контекст, заметим, что в наших исследованиях бабочки обыкновенной шашечницы на Аландских островах мы ежегодно регистрировали около 500, в основном, очень небольших локальных популяций (см. введение к гл. 3). Аландские о-ва охватывают менее 1% — возможно, гораздо меньше — географического ареала этого вида.

Тем не менее, вопрос о скорости вымирания популяций принципиально важен. Более или менее точный ответ на него можно дать лишь для тех видов, по которым имеется особенно обильная информация, — например, для бабочек, сосудистых растений и птиц в хорошо изученных районах умеренного пояса. Вероятно, наиболее изученная обширная область на всем земном шаре — это Британские о-ва, где обстоятельные исследования вышеупомянутых и других групп проводились на протяжении многих десятилетий. К. Томас и др. (Thomas et al., 2004b) провели анализ ареалов видов, основанный на том, какая часть из 2 861 квадратов сетки с шагом 10 км оказалась занятой. Авторы пришли к выводу, что за последние 40 лет уменьшились ареалы 28% местных видов растений. В то же время за прошедшие 20 лет сократились ареалы 54% местных видов птиц и 74% местных видов бабочек, что поразительно много. Но даже эти цифры, вероятно, недооценивают истинные потери, так как пространственное разрешение атласов Великобритании слишком грубо (обычно квадраты со стороной 10 км), и поэтому уменьшение числа занятых квадратов сетки может давать заниженные оценки истинной скорости утраты популяций (Ehrlich, 1995; Daily et al., 2004). Например, Дж. Леон-Кортес и др. (Leyn-Cortés et al., 1999) использовали данные, собранные на трансекте для оценки изменений встречаемости обычной бабочки голубянки-икар (*Polyommatus icarus*) на участке площадью 35 км<sup>2</sup> в Уэльсе. Никакого снижения встречаемости нельзя было обнаружить на сетке с разрешением 1 км, и даже на сетке с разрешением 500 м снижение составило всего 7%. Но если анализировать численность этого вида по встре-

чам взрослых особей, используя значительно более подробный масштаб с учетом распределения по местообитаниям, то истинное сокращение площади ареала достигало 75%. Этот пример наглядно иллюстрирует, что нынешние оценки утраты популяций даже на крупномасштабных картах, вероятно, сильно недооценивают реальную скорость утраты локальных популяций. Однако аналогичные тенденции были выявлены при анализе утраты популяций млекопитающих и в глобальном масштабе (Ceballos, Ehrlich, 2002), и это, скорее всего, свойственно практически всем живым существам, распределение которых наносится на карты с использованием стандартных методов.

Скорость вымирания локальных популяций должна хорошо коррелировать со скоростью снижения общей численности популяций. На рис. 4.7 представлены 4 обширных набора данных, количественно описывающих времен-

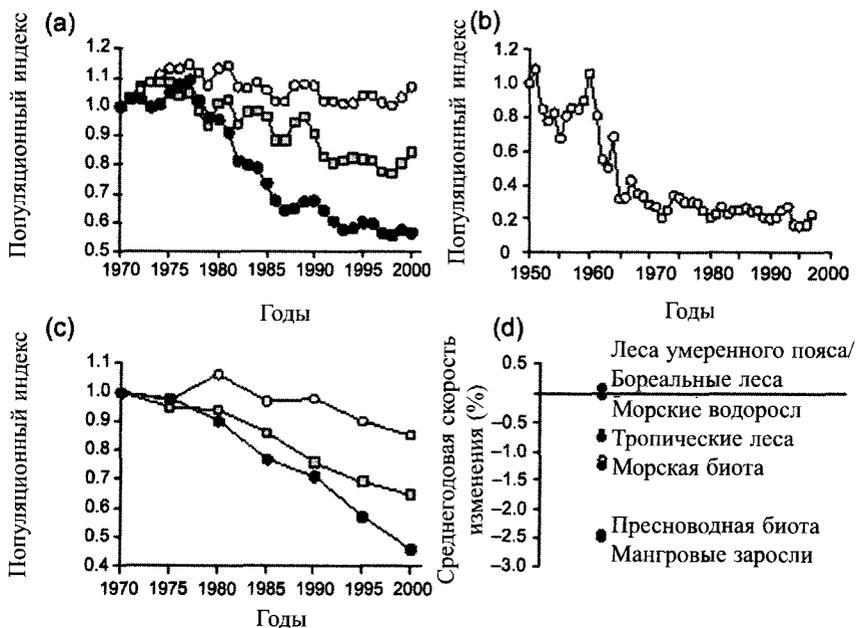


Рис. 4.7. Уменьшение количества популяций различных групп позвоночных на протяжении нескольких десятилетий. (а) Птицы, размножающиеся в Великобритании. Кривые сверху вниз соответственно: все виды (105 популяций), лесные виды (33) и виды, размножающиеся на аграрных территориях (19). (б) Изменение количества популяций земноводных на всех континентах (936 популяций). (с) Изменение количества популяций позвоночных в лесном (282 популяции), пресноводном (195) и морском (217) биомах. (д) Среднегодовая скорость изменения площадей ареалов или обилия позвоночных в шести биомах. (Из работы Balmford et al., 2003).

ные изменения сотен популяций птиц, земноводных и других позвоночных за несколько десятилетий. Эти результаты показывают, что популяции наиболее хорошо изученных позвоночных утрачиваются со скоростью около 1% в год, хотя, понятно, есть значительный разброс значений этой величины от вида к виду и от одного типа ландшафта к другому. Что касается среднесрочных прогнозов, то не имеет особого значения, равна ли эта скорость 0,5 или 1,5% в год; это тот диапазон, в который почти наверняка попадает истинная скорость вымирания для тех видов и ландшафтов, к которым относятся данные на рис. 4.7.

Невозможно и ненужно документировать динамику всех популяций. Общая картина раскрывается при рассмотрении закономерностей утраты местообитаний, вместе с которыми исчезают популяции, населяющие эти местообитания. Необходимо лишь оговориться, что оценка вымирания популяций, полученная на основе анализа утраты местообитания, занижена, поскольку она не учитывает снижение доли занятого местообитания, сопровождающее уменьшение общей площади местообитания. Уменьшение доли занятых местообитаний при возрастании их утраты — один из главных выводов метапопуляционной теории (разд. 4.4).

## 4.2. Цепи вымирания и вымирания в пищевых цепях

Виды взаимодействуют в своих сообществах со многими другими видами. Большинство таких взаимодействий слабые, но некоторые из них оказываются сильными, настолько сильными, что изменение обилия других видов отражается на обилии изучаемого вида. В крайних случаях само существование данного вида зависит от присутствия какого-то другого вида, и вымирание одного вида может привести к вымиранию другого или даже нескольких других видов. Такую зависимость называют цепями вымирания. В своей классической работе Дж. Даймонд (Diamond, 1989) включил цепи вымирания в так называемую «злую четверку», или 4 антропогенных фактора, ответственных за большую часть современных вымираний (остальные три фактора — это чрезмерная эксплуатация природных ресурсов, фрагментация и деградация местообитаний, а также интродукция чужеродных видов). Например, если облигатный опылитель или распространитель семян некоего растения вымирает, то само это растение оказывается в опасности.

Хотя мало кто сомневается в существовании цепей вымирания, убедительные примеры этого явления немногочисленны, — в основном, из-за трудности эмпирической демонстрации. Один из таких примеров — вымирания бабочек в Сингапуре, тропическом регионе, который является исключительным в своем роде благодаря наличию исторических данных и интенсивным

современным экологическим исследованиям, проводимым на небольшой территории. Б. Брук и др. (Brook et al., 2003) оценили, что Сингапур потерял почти 40% видов бабочек в результате утраты 95% лесных местообитаний за 183 года. Изучив вымирание бабочек подробнее, Кох (личное сообщение) нашел, что решающими факторами для прогноза вымирания служат специализация гусениц на определенных кормовых растениях и специализация имаго в отношении определенного местообитания. Кох и его коллеги смогли показать, что вымирание бабочек были непосредственно вызвано вымиранием их специфических кормовых растений. Еще один пример — три вида, изученных А. Комоненом и др. (Komonen et al., 2000) в бореальных лесах восточной Финляндии: трутовик розовый (*Fomitopsis rosea*); моль (*Agnathosia mendicella*), размножающаяся только на этом грибе в бореальном лесу; и мухатахина (*Elfia cingulata*), специфический паразит этой моли. Авторы изучали встречаемость этих трех видов на участках старого леса площадью от 5 до 10 га, изолированных в течение разного времени до момента наблюдения. Среднее число видов в этой пищевой цепи уменьшалось от трех на контрольных участках (все виды наличествуют) до одного-единственного (только гриб) на лесных участках, изолированных в течение наибольшего периода времени. Муха исчезла со всех участков ( $n = 8$ ), которые были изолированы от 12 до 32 лет. Хотя неизвестно, какой вид вымирает первым, эти результаты служат убедительным свидетельством обрыва пищевых цепей, состоящих из видов-специалистов, вследствие утраты и фрагментации местообитания.

Несколько другая ситуация наблюдается, когда цепи вымирания возникают при непрямых воздействиях на цепи из трех или более видов. Это прекрасно иллюстрируется взаимодействиями, в которые оказались вовлечены эндемичные лисы и скунсы на островах Ченнел у побережья Калифорнии (Roemer et al., 2002; Courchamp et al., 2003). Изучение таких взаимодействий очень полезно, поскольку подобные ситуации требуют от специалистов по охране природы принятия непростых решений. Эта история началась, когда беркут, которому также грозит вымирание, поселился на островах Ченнел. Беркуты в основном питались одичавшими свиньями, но когда численность беркутов возросла, они начали нападать на неосторожных лис, причем столь успешно, что два подвида этих лис на разных островах ныне полностью вымерли, а третий подвид близок к вымиранию. Усилия по переселению беркутов оказались успешны, но некоторое их число все же сохранилось на островах, препятствуя восстановлению популяций лис. Ситуация может опять ухудшиться, когда начнется уничтожение одичавших свиней в согласии с общими принципами охраны природы, поскольку остающиеся беркуты, вероятно, сохранятся достаточно долго, чтобы представлять серьезную угрозу популяциям лис и скунсов (Courchamp et al., 2003).

Хотя существование цепей вымирания само по себе очень важно, еще важнее феномен вымирания в цепях питания. Рассмотрим набор видов-специалистов, образующих цепь питания, — наподобие цепочки «гриб – моль – паразитоидная муха», изученной в работе Komonen et al., 2000. Специализированный хищник обязательно вымрет в результате вымирания популяции жертвы, но вероятность вымирания хищника увеличивается и в том случае, когда жертва не вымирает, а просто становится редкой. Еще хуже положение тех хищников, жертвами которых служат другие хищники, — т.е. видов, расположенных очень высоко в пищевой цепи. Правдоподобная гипотеза, объясняющая, чем определяется длина пищевых цепей в природных сообществах, не затронутых влиянием человека, предполагает, что эта длина ограничивается тем, что долговременное выживание гипотетических хищников еще более высокого порядка было бы маловероятным (Pimm, 1991).

В любом случае, одно из последствий воздействия человека на природные сообщества состоит в том, что риск вымирания наиболее высок для видов-специалистов, находящихся на вершине пищевых цепей (виды-генералисты, способные переключаться на другую жертву, когда обилие какой-либо конкретной жертвы падает, находятся в иной ситуации). Одна весьма обширная группа видов, которые с высокой вероятностью оказываются в угрожающем положении, — это насекомые-паразитоиды, составляющие около 10% всех видов живых существ на Земле (Hassel, 1978). Многие из них специалисты, а многие даже такие специалисты, жертвами которых являются также специалисты-паразитоиды, нападающие на растительноядных насекомых-хозяев. Благодаря применению молекулярных методов было выявлено, что уровень специализации паразитоидов в отношении хозяев, вероятно, даже выше, чем считалось ранее, из-за наличия «криптических» видов, очень похожих морфологически, каждый из которых специализирован на одном виде жертв или на группе близкородственных видов. Хорошим примером служит работа M. Kankare (2004) по паразитическим перепончатокрылым рода *Cotesia* (Braconidae), связанным с бабочками-шашечницами.

### 4.3. Пороги вымирания

Теоретически и практически важный вопрос для изучения ускользающего мира — это вопрос о том, какая доля местообитания может быть утрачена, и насколько фрагментированным может быть оставшееся местообитание, чтобы определенный вид все же мог в нем сохраниться. Такой предел называется порогом вымирания. Для локальных популяций, населяющих единственный участок местообитания, часто не существует определенного порога вымирания. Вместо этого риск вымирания постепенно возрастает с

уменьшением размера популяции (рис. 4.2) и площади участка (рис. 4.3). Но в других случаях существует более четко выраженный предел, при достижении которого риск вымирания быстро увеличивается. Такой предел может появиться в результате двух процессов. (1) Успех размножения самок может настолько нарушиться в малых популяциях, что прирост популяции станет отрицательным; например, многие самки могут остаться непокрытыми в небольших или разреженных популяциях, то есть происходит так называемый Алли эффект (Allee effect). (2) На малых участках местообитания удельная скорость эмиграции может стать настолько высокой, что это приведет к локальному вымиранию (разд. 4.1).

Порог вымирания чаще отмечается для метапопуляций, населяющих фрагментированные ландшафты. В этом случае для долговременного выживания необходимо, чтобы скорость возникновения новых локальных популяций была достаточно высока для компенсации неизбежных локальных вымираний на отдельных участках. Это условие может оказаться невыполненным, если участки слишком малы, что ведет к очень высокой скорости вымираний, или если они слишком изолированы, что приводит к слишком низкой частоте повторных заселений (данная идея будет подробнее изучена с помощью метапопуляционных моделей в следующем разделе). Взаимосвязь между динамикой метапопуляции и доступностью местообитания нелинейная, наподобие той, что изображена на рис. 4.8b. В реальности, а также в стохастических моделях, закономерность не столь четкая, поскольку стохастичность до некоторой степени размывает четкий порог вымирания, но даже в этом случае можно ожидать, что риск вымирания резко возрастет при определенном диапазоне размеров оставшегося местообитания и степени его фрагментации. Порог вымирания — это видовое свойство, и разные виды сильно отличаются между собой в этом отношении. Одна крайность представлена

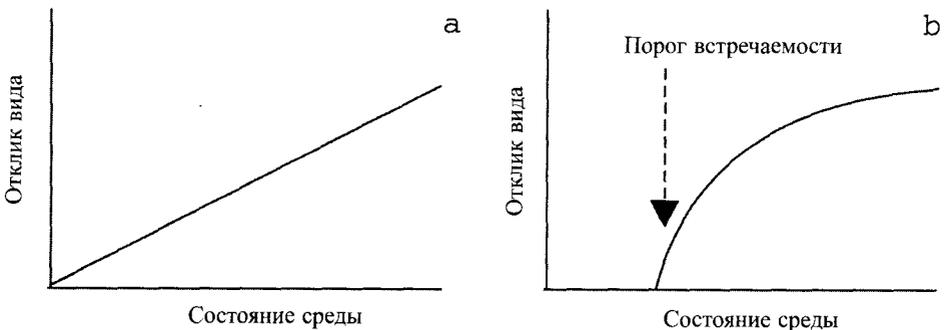


Рис. 4.8. Отклик гипотетического вида на изменение качества местообитания — (а) линейный отклик, и (б) нелинейный отклик с пороговым значением для встречаемости вида. В природе преобладает нелинейный отклик. (Ориг.).

видом, настолько эффективно обнаруживающим и использующим любое оставшееся местообитание, что его популяция будет сохраняться до тех пор, пока не будет утрачен последний клочок местообитания. Это показано линейным откликом на рис. 4.8а. Но типичный характер зависимости нелинейный, как на рис. 4.8б.

В теории проблема порога вымирания касается механизмов, которыми обусловлен этот порог, и вопроса о том, как на значении порога сказываются свойства вида. С практической точки зрения важнее всего знать, где именно на оси уменьшения размера и усиления фрагментации местообитания расположен этот порог. Менеджер должен понимать, какое количество местообитания нужно сохранить, чтобы предотвратить вымирание вида, населяющего это местообитание. И наоборот, когда планируются мероприятия по улучшению среды обитания для повышения шансов выживания вида, минимальное требование состоит в том, чтобы количество (размеры) и качество местообитания выросли бы настолько, чтобы вид оказался выше порога вымирания. Существует ли какое-нибудь общее правило, которым можно было бы руководствоваться? Исследователи предположили, что существует, и рекомендовали сохранять 20% местообитания на уровне ландшафта, - что и было представлено как эмпирическое правило для обозначения порога вымирания (Andrén, 1994; Fahrig, 1997). Как обоснована эта цифра, и насколько можно доверять этому правилу?

В одном из теоретических подходов популяционные последствия утраты местообитания изучаются с помощью гипотетического ландшафта, разделенного на квадратные клетки равной величины. Я описал эту модель в разд. 1.4 при обсуждении разных мер связности. Повторю основные положения: утрата местообитания моделируется с помощью присвоения произвольно выбранным квадратам статуса «непригодные для обитания», так что вид не может расселяться через эти квадраты. Примером может служить лесной вид, неспособный пересечь открытые пространства. Интуитивно понятно, что если уничтожена только малая часть случайно выбранных квадратов, то единственное последствие для вида будет состоять в уменьшении общей площади местообитания, и все оставшееся местообитание будет по-прежнему доступно, если перемещаться в обход разрушенных участков. Но если предположить, что разрушение местообитания продолжается, тогда в некоторой точке этого процесса возрастает вероятность того, что новый разрушенный участок будет расположен рядом с одним или несколькими другими разрушенными участками, и, в конце концов, перемещения, если пересечение разрушенных участков невозможно, окажутся сильно ограниченными. Когда более 40% наугад выбранных участков разрушено, тогда прежде связное местообитание распадается на несколько фрагментов, или кластеров смежных клеток местообитаний (разд. 1.4). Дальнейшее разрушение местообитания уменьшает средний размер фрагментов и увеличивает расстояние до

ближайшего соседнего фрагмента. Изоляция фрагментов возрастает особенно быстро, когда доля оставшегося местообитания в ландшафте становится меньше 20% (Andrén, 1994). Это один из аргументов, обосновывающих правило 20%.

Вышеописанная модель сильно упрощена. Во-первых, утрата местообитаний обычно не происходит на небольших участках, расположенных случайным образом, и участки, не принадлежащие местообитанию, редко образуют непреодолимый барьер для расселения. Р. Гарднер и др. (Gardner et al., 1987) обнаружили, что в реальных ситуациях подходящие местообитания встречаются в виде более крупных и более изолированных фрагментов, чем можно было бы ожидать от случайных процессов, действующих на малых пространственных масштабах. Кроме того, простой регистрации особенностей структуры ландшафта недостаточно для точного прогноза реакций популяции на ее изменение. Когда исследователи моделируют динамику популяций на фрагментированной местности, обычно удается предсказать существование порогов вымирания. Но какое количество местообитания достаточно для выживания? Ответить на этот вопрос очень сложно, поскольку само значение порога вымирания очень сильно варьирует в зависимости от предположений модели и принятых допущений о свойствах видов. Например, насколько хорошо им удастся расселяться на фрагментированных ландшафтах, насколько они уязвимы для локальных вымираний, насколько они подвержены влиянию краевых эффектов, и так далее (Fahrig, 2001; With, King, 2001). Все эти факторы очевидным образом влияют на значение порога вымирания. Это также верно для пространственных закономерностей фрагментации местообитания, как мы увидим в следующем разделе.

Если изучение моделей не дает простых ответов на вопрос о пороге вымирания, то какие ответы можно вывести из эмпирических исследований? Часто цитируемое исследование (Andrén, 1994), посвященное встречаемости птиц и млекопитающих в лесных ландшафтах, на первый взгляд, в целом подтверждает правило 20%. Этот автор обнаружил отрицательное влияние утраты местообитания на плотность и встречаемость птиц и млекопитающих на ландшафтах, где сохранилось до 30% лесных местообитаний. Но этот результат можно принять лишь с оговорками, и вот по каким причинам:

(1) Возможности статистики обнаружить влияние утраты местообитания зависят от его размера (Andrén, 1996) и от степени фрагментации ландшафта.

(2) «Порог», при котором влияние утраты местообитания на плотность популяции и встречаемость вида на отдельных участках впервые становится заметным, это не то же самое, что порог вымирания; последний обычно ниже, чем первый.

Исследование Р. Ланде (Lande, 1987) позволило предположить существование порога на уровне примерно 20% для пятнистой серой неясыти в западной части Северной Америки. В то же время М.-А. Виллард и др. (Villard et

al., 1999) не обнаружили четкой пороговой реакции у ряда лесных видов птиц. И все же другие исследования указывают, что несколько видов лесных птиц, вероятно, вымрут, если лесом исходного типа будет покрыто только от 5 до 10% ландшафта (Rolstad, Wegge, 1989; Eberg et al., 1995; Enoksson et al., 1995; Angelstam, 1997). В итоге, для правила 20% нет никакого убедительного подтверждения. Однако можно вывести более осторожное заключение: влияние фрагментации леса на плотность популяций и заселенность участков птицами-специалистами проявляется, только когда от 10 до 30% ландшафта покрыто лесом, и риск вымирания становится существенным ближе к нижнему концу этого диапазона, когда остается около 10% исходного местообитания.

Исследования, на которые мы ссылались выше, касались лесных птиц и млекопитающих. Для этих видов девственный ландшафт был полностью покрыт подходящим местообитанием. Эти виды — генералисты в отношении выбора лесного макроместообитания. Тот же самый довод «от 10 до 20%» применялся и к более специфическим местообитаниям, вроде леса определенного типа, который исходно покрывает лишь малую часть всего ландшафта. Утверждалось, что охрана от 10 до 20% таких местообитаний обеспечит выживание соответствующих видов. Это утверждение не слишком убедительно. Исходная ситуация могла быть более или менее благоприятной для выживания интересующих нас видов, так как ландшафты бывают разные — на одних больше, на других меньше местообитаний определенного типа. Следует иметь в виду, что существует великое множество видов, которые близки к порогам вымирания на природных ландшафтах, не испытавших никакого ущерба от человека. Хотя можно указать на другие ландшафты, где эти же виды находятся в лучшем положении — в противном случае они бы вымерли. В некоторых ландшафтах утрата половины исходного количества местообитания уже может вызвать вымирание определенных видов.

Аргумент «от 10 до 20%» неприменим также к видам, которые нуждаются в специфических микроместообитаниях. Например, четверть всех лесных видов в бореальных лесах Финляндии зависит от гниющей древесины (Siitonen, 2001), тогда как качество окружающего леса менее значимо для их выживания. На практике, однако, плотность крупных обломков гниющей древесины достаточно высока для присутствия видов-специалистов лишь в природных или несильно нарушенных лесах. Поэтому встречаемость видов-специалистов, нуждающихся в специфических микроместообитаниях, коррелирует с обилием природных лесов на данной территории. Изучая число видов насекомых и грибов, связанных с гниющей древесиной и находящихся под угрозой вымирания в Финляндии, Ю. Сиитонен и др. (Siitonen et al., 2001) обнаружили, что в лесных ландшафтах, расположенных к востоку от Финляндии, встречается вдвое больше соответствующих видов. Но при этом

в Российской Карелии природные леса покрывают 40% ландшафта, а в Финской Карелии только от 9 до 19% ландшафта. В данном случае, исходя из корреляции встречаемости микроместообитаний (крупные обломки гниющей древесины) и макроместообитаний (природный лес), можно сделать вывод, что грубое обобщение, выведенное для птиц и млекопитающих, т.е. для видов-генералистов, может быть применимо также к видам-специалистам, нуждающимся в особых микроместообитаниях.

Для видов, населяющих такие микроместообитания, как гниющая древесина, понятие порога вымирания можно применять наиболее осмысленно, если поставить вопрос о том, какая плотность микроместообитаний необходима для долговременного выживания вида. Каждое отдельное микроместообитание служит небольшим участком местообитания для данного вида, и набор таких участков в ландшафте образует сеть местообитаний, которая описывается метапопуляционной теорией. А теперь обратимся к моделям, которые были разработаны для описания популяционной динамики видов с учетом сети участков местообитаний.

#### **4.4. Утрата местообитания для метапопуляций**

Метапопуляция — это совокупность локальных популяций, населяющих фрагментированный ландшафт, что-то вроде популяции популяций. Такое классическое понятие метапопуляции было первоначально предложено американским биологом Ричардом Левинсом (Levins) в 1969 г. Ныне экологи и популяционные биологи часто используют это понятие в более широком смысле, и метапопуляция может означать практически любой тип пространственно структурированной популяции (Hanski, Simberloff, 1997; Hanski, Gaggiotti, 2004a). Хотя большинство реальных метапопуляций не соответствуют никакому идеальному типу (Hanski, 1999), в том числе и метапопуляции по Левинсу, классическая метапопуляционная теория служит полезным концептуальным инструментом, так как она удачно объясняет и иллюстрирует многие ключевые вопросы, связанные с утратой и фрагментацией местообитаний. И это не только отвлеченная теория, поскольку существует множество видов, которые высоко специализированы к конкретным типам местообитаний и встречаются на сильно фрагментированных ландшафтах, - для таких видов классическая метапопуляционная модель и ее варианты, описанные в настоящем разделе, служат естественным модельным подходом.

Чтобы научиться работать с классической метапопуляционной динамикой, необходимо ознакомиться с простой математической моделью, первоначально предложенной Левинсом (Levins, 1969, 1970). Левинс упростил задачу моделирования, взяв бесконечно обширную сеть одинаковых участ-

ков местообитания. Кроме того, в его модели каждый участок мог находиться лишь в одном из двух статусов: заселенный изучаемым видом или пустующий. При таких предположениях состояние метапопуляции, населяющей сеть участков, можно описать единственным числом, а именно долей участков, заселенных в настоящий момент времени, которая обозначается  $p$ . Динамика метапопуляции, т.е. изменение со временем значения  $p$ , описывается уравнением

$$dp/dt = cp(1 - p) - ep \quad (4.5)$$

В модели предполагается, что доля заселенных участков уменьшается из-за вымирания на них локальных популяций, и одновременно она возрастает из-за колонизации пустующих в данный момент участков. Риск вымирания локальной популяции считается одинаковым для всех участков, поэтому общая скорость вымирания (член  $ep$  в этом уравнении) получается умножением  $p$  на постоянный параметр  $e$ , характеризующий скорость локальных вымираний. Существующие популяции, которые считаются одинаковыми, вносят эквивалентные вклады в общий пул мигрантов (который не моделируется явно). Мигранты расселяются по всей сети участков, — следовательно, они встречаются на своем пути и колонизируют пустующие участки. Колонизация пропорциональна доле пустых участков в их общем количестве. Параметр  $c$  характеризует скорость колонизации и описывает способность вида к заселению пустующих участков. Вымирание происходит совершенно независимо на разных участках, и поскольку пространственное расположение участка не влияет на вероятность его колонизации, в модели Левинса не существует пространственной корреляции между процессами освоения участков. Фактически в этой модели пространственная структура вообще никак не описывается, и неважно, какие допущения мы могли бы сделать относительно пространственного расположения участков местообитания. Это равносильно утверждению, что все участки одинаково связаны с занятыми участками.

Рост метапопуляции ограничен доступностью незанятых участков, подходящих для колонизации. Когда метапопуляция очень мала ( $p$  очень мало), почти все участки незаняты и доступны для колонизации, поэтому скорость колонизации почти равна  $cp$ . Вид может заселить такую сеть, если эта скорость выше, чем скорость вымирания  $ep$ , т.е. если  $cp > ep$ , или просто  $c > e$ . Для удобства обозначим отношение  $e/c$  символом  $d$ , и тогда пороговое условие примет вид  $d < 1$ . Если это условие не выполнено, то метапопуляция вымрет.

Рассмотрим теперь в рамках этой модели, к каким последствиям могла бы привести утрата местообитания. Вслед за Р. Ланде (Lande, 1987) предположим, что доля  $(1 - h)$  участков местообитания стала непригодной для проживания и размножения вида, а доля  $h$  осталась пригодной. При способности к свободной миграции без ограничений на расстояние, которой отличает-

ся моделируемый вид, утрата местообитания снизит скорость колонизации до  $cp(h - p)$ . Поскольку теперь доля  $1 - h$  расселяющихся особей окажется на непригодных участках, то, как предполагается, они должны погибнуть (поэтому модель может наиболее реалистично применяться к видам, которые пассивно переносятся на большие расстояния без всякого выбора местообитания). Модель Левинса с учетом утраты местообитания принимает вид

$$dp/dt = cp(h - p) - ep \quad (4.6)$$

Ясно, что значение  $p$  не может превысить долю подходящих участков местообитания  $h$ . Вместо использования  $p$  удобнее измерять размер метапопуляции долей подходящих участков, которые оказались занятыми, т.е. отношением  $p/h$ , которое я для простоты обозначу символом  $P$ . Наши предыдущие рассуждения показывают, что вид способен колонизировать почти всю незанятую сеть участков местообитания, если  $ch > e$ , что равносильно  $h > \delta$ . Иначе говоря: вид способен заселить сеть участков местообитания, если количество подходящего местообитания  $h$  превышает пороговое значение  $\delta$ , задаваемое свойствами вида (напомню, что  $\delta = e/c$ , а  $e$  и  $c$  выражают подверженность вымиранию и эффективность колонизации как видовые свойства).

Чтобы увидеть, что в данной модели способность к успешной инвазии незаселенных участков сети местообитания гарантирует также выживание вида в этой сети, вычислим равновесный размер метапопуляции. В состоянии равновесия продолжающиеся вымирания и колонизации происходят одинаково часто, а значит, скорость изменения размера метапопуляции равна нулю ( $dP/dt = 0$ ). Следовательно,  $chP(1 - P) = eP$ , — отсюда можно получить значение  $P$  в состоянии равновесия, —  $P^* = 1 - \delta/h$ . Таким образом, мы можем видеть, что если условие порога вымирания  $h > \delta$  выполнено, то равновесный размер метапопуляции положителен. Заметим, что уменьшение количества доступного местообитания ( $h$ ) уменьшает *долю* доступного местообитания, занятую при равновесном состоянии.

Все модели по-своему ограничены. Только что описанная простая модель не составляет исключения. Эта модель предполагает бесконечно большую сеть независимых участков, что приводит к усреднению стохастичности локальных вымираний и колонизаций, которая не проявляется на метапопуляционном уровне. Реальные сети, конечно, не состоят из бесконечно большого числа участков, поэтому локальная стохастичность дает о себе знать в динамике метапопуляции. Текстовая вставка (блок 4.1) объясняет влияние стохастичности при наличии конечного количества участков в сети. Главный вывод состоит в том, что реальная метапопуляция может вымереть из-за неизбежной стохастичности локальных вымираний и колонизаций, даже если выполнено пороговое условие  $h > \delta$ . Ее вымирание тем вероятнее, чем больше отношение  $\delta/h$ , т.е. чем ближе к порогу вымирания находится вид (блок 4.1). Эта форма стохастичности называется стохастичностью вымирания-колонизации (Hanski, 1991), и она полностью аналогична демографи-

ческой стохастичности в одиночной популяции (связанной с неопределенностью рождений и смертей отдельных особей). Другая форма стохастичности, которой подвержены метапопуляции, это региональная стохастичность, сравнимая со средовой (экологической) стохастичностью одиночных популяций. Региональная стохастичность проявляется как пространственная корреляция между событиями вымирания и колонизации вследствие пространственных взаимосвязей между изменениями условий среды.

#### Блок 4.1. Классическая динамика метапопуляций и стохастичность

Реальные метапопуляции встречаются в сетях местообитаний, имеющих конечное количество занимаемых участков. Неизбежная неопределенность таких событий, как вымирание и колонизация, названная стохастичностью вымирания-колонизации (Hanski, 1991), отражена во флуктуации размеров метапопуляции, даже при отсутствии каких бы то ни было изменений в экологических условиях. Рис. В1(а) показывает колебания количества популяций в подобной сети, состоящей из 100 одинаковых крупных участков. Исходное предположение о высокой миграционной активности особей в равной степени связывает эти участки друг с другом. Модель метапопуляции — дискретно-временная версия модели Левинса. Этот и другие примеры, представленные на рис. В1, были получены с помощью программы SPOMSIM (Moilanen, 2004) ([www.helsinki.fi/science/metapop/softa.html](http://www.helsinki.fi/science/metapop/softa.html)). Используя эту программу, исследователь может сопоставлять параметры модели с эмпирическими данными и анализировать собственные результаты, полученные при проведении исследований, связанных с охраной окружающей среды.

Модель Левинса предполагает, что динамики различных локальных популяций независимы друг от друга. В действительности это часто не так, поскольку существование разных локальных популяций определяется одними и теми же экологическими условиями, от которых собственно зависят вымирание и колонизация. Подобные пространственно соотнесенные экологические воздействия и определяют региональную стохастичность (Hanski, 1991), которая приводит к скоррелированному вымиранию и колонизации. Интуитивно ясно, что региональная стохастичность уменьшает жизнеспособность метапопуляции, так как она приводит к корреляции процессов вымирания и колонизации в границах всей территории, и, таким образом, фактическое число популяций уменьшается. Исходя из предположения, что процессы вымирания и колонизации скоррелированы, О. Оваскайнен и И. Хански (Ovaskainen, Hanski 2003a) предложили следующую формулу для определения фактического («эффективного») числа участков местообитаний в сети:

$$n_e = n / [(n-1) \rho + 1] \quad (\text{В } 4.1)$$

где  $n$  — реальное число участков, и  $\rho$  — значение корреляции. Классическая модель предполагает  $\rho = 0$ , при  $n_e = n$ , тогда как при значении  $\rho = 1$  все процессы в локальных популяциях происходят совершенно синхронно и, следовательно, сеть фактически состоит из единственного участка.

Используя те же данные, что и при вычислении результатов, представленных на рис. В1(а), и применяя программу SPOMSIM, я получил график, представленный на рис. В1(б), который иллюстрирует воздействие умеренных уровней региональной стохастичности на метапопуляцию. Следует отметить, что амплитуда колебаний размеров метапопуляции существенно увеличилась из-за региональной стохастичности. Этого и следовало ожидать, поскольку сократилось усредняющее влияние многих независимых популяций благодаря уменьшению фактического числа популяций.

Рис. В1(с),(d) показывают долю занятых участков, рассчитанную на основе усреднения данных, взятых из 10 симуляционных моделей метапопуляций за короткий интервал (100 временных единиц) и более длительный интервал (500 временных единиц) в сетях с меньшим или большим числом участков (значения оси абсцисс). Эти рисунки также показывают количество тех случаев из данных 10 симуляций, когда метапопуляции вымерли до окончания моделирования. Рис. В1(с) показывает только изменчивость процессов колонизации-вымирания, а на рис. В1(д), как и на рис. В1(б), показано также влияние региональной стохастичности. Данные результаты иллюстрируют несколько аспектов классической метапопуляционной динамики:

- Когда сеть участков благоприятствует выживанию метапопуляции (большая метапопуляционная емкость,  $\lambda_m$ , см. основной текст), и/или вид обладает характеристиками, увеличивающими жизнеспособность метапопуляции (маленькая величина  $\delta$  в моделях, приведенных в основном тексте), то большая часть местообитаний занята в любой момент времени. При этом стохастичность не имеет большого значения, если только в какой-нибудь части метапопуляции не возникнет значительного усиления региональной стохастичности. Данная ситуация проиллюстрирована на рис. В1(с), (d) для сетей с большим количеством участков местообитаний. Так, для 80 участков размер метапопуляции остается относительно постоянным в течение длительного времени, при этом результаты сходны для периодов времени в 100 и 500 единиц.

- Кажущееся равновесие в больших сетях, строго говоря, оказывается квазиравновесием, так как в итоге все стохастические метапопуляции с конечным числом популяций вымрут. Однако в благоприятной ситуации метапопуляция может сохраняться очень долгое время в состоянии стохастического равновесия, прежде чем произойдет ее фактическое исчезновение. Математический анализ состояния квазиравновесия приведен в исследовании О. Оваскайнена (Ovaskainen, 2001).

- Ситуация для существования метапопуляции становится менее благоприятной, когда при прочих равных условиях уменьшается число участков местообитания в сети. В конечном счете, при достижении порога вымирания метапопуляция вымирает. В рассмотренных моделях это случается как при 100, так и при 500 временных единицах, когда число участков в сети находится в интервале от 40 до 60.

- При прочих равных условиях необходима большая сеть участков для того, чтобы обеспечить длительное существование метапопуляции.

- Региональная стохастичность условий внешней среды уменьшает жизнеспособность метапопуляции.

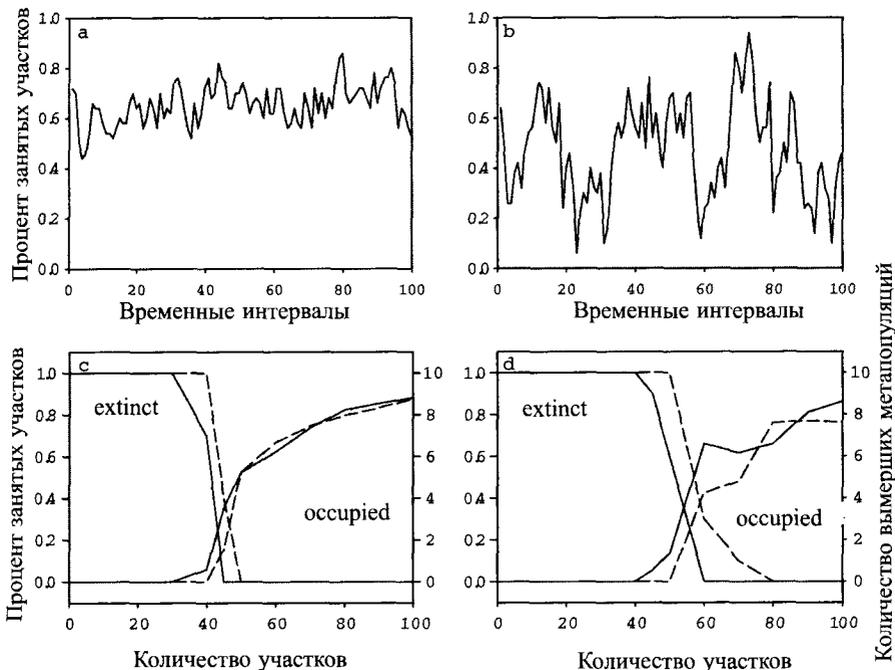


Рис. В1. Динамика метапопуляций, предсказанная стохастическими моделями (дискретно-временная версия модели Левинса). На графиках (а) и (б) показана доля участков местообитаний (от 100%), которая занята с течением времени, — оцененная без учета региональной стохастичности (а), и с ее учетом (б). Следует отметить, что амплитуда колебаний в последнем случае значительно выше. В этой ситуации (б) фактическое количество локальных популяций меньше, поскольку динамика между различными субпопуляциями скорелирована. Графики (с) и (д) показывают долю занятых видом участков (кривые, возрастающие вправо) и предсказанное количество метапопуляций (из 10 возможных), которые вымрут в течение 100 временных единиц (сплошная линия) и 500 временных единиц (пунктирная линия). Эти результаты показаны в зависимости от количества местообитаний в сети (по оси абсцисс). На графике (с) показана ситуация без учета региональной стохастичности, а на графике (д) с ее учетом.

**Пространственно реалистичная теория метапопуляций.** Другой важный недостаток описанной выше модели состоит в том, что она никак не учитывает пространственную конфигурацию местообитания, что не позволяет отдельно оценивать роль утраты и роль фрагментации местообитания при долговременном выживании вида. Здесь ключевым вопросом служит связность участков местообитания и локальных популяций. В модели Ле-

винса все участки считаются одинаково связанными с ныне населенными участками, т.е. считаются возможными миграции на любые расстояния. В действительности большинству видов свойственны ограниченные способности к расселению, и вероятность миграции уменьшается с увеличением расстояния, из чего следует, что пространственная структура сети участков должна учитываться при моделировании динамики. К счастью, существует простой способ усовершенствовать модель Левинса, включив в нее пространственную структуру ландшафта. Эта математическая теория, названная пространственно реалистичной теорией метапопуляций, описана в работах О. Оваскайнена и И. Хански (Ovaskainen, Hanski, 2001, 2002; см. обзоры Hanski, 2001; Hanski, Ovaskainen, 2003; Ovaskainen, Hanski, 2004).

Для начала вместо бесконечной совокупности участков рассмотрим конечную сеть из  $n$  участков. Обозначим символом  $p_i$  вероятность того, что участок  $i$  в данный момент занят. Аналогично модели Левинса (уравнение 4.5), выпишем уравнение, описывающее скорость изменения величины  $p_i$ :

$$dp_i/dt = [\text{скорость колонизации}]_i \times (1 - p_i) - [\text{скорость вымирания}]_i \times p_i \quad (4.7)$$

Для набора из  $n$  участков местообитания эта модель состоит из  $n$  уравнений, которые связаны между собой, поскольку скорость колонизации участка  $i$  должна каким-то образом зависеть от текущего состояния других участков, так как только занятые участки могут продуцировать мигрантов для колонизации участка  $i$ . Эта модель представляет собой остов, который может быть дополнен конкретными допущениями о характерных для каждого участка скоростях колонизации и вымирания. Здесь мы хотим построить модель, в которой скорости колонизации и вымирания зависят от пространственной конфигурации сети участков. Самые разнообразные допущения возможны и пригодны для разных биологических ситуаций. Следующие простые допущения хорошо обоснованы экологическими соображениями и обеспечивают некоторую гибкость при моделировании видов с разными биологическими особенностями (Hanski, Ovaskainen, 2000). Начнем с вымираний. Допустим, что  $[\text{скорость вымирания}]_i = e A_i^{\zeta_{ex}}$ , где  $A_i$  — это площадь участка  $i$ , а  $e$  и  $\zeta_{ex}$  — два параметра. Это допущение пригодно для крупных участков, населенных многочисленными популяциями с небольшим риском вымирания (разд. 4.1). В модели предельной численности из разд. 2.2 риск вымирания локальной популяции грубо аппроксимируется, как пропорциональный  $\sim 1/K^{2r/\sigma^2}$  (блок 2.1). Эта формула выведена при допущении, что параметр  $\zeta_{ex}$  в модели метапопуляции пропорционален удельной скорости роста локальных популяций  $r$  и ее дисперсии  $\sigma_e^2$  (Hanski, 1998a). При этом допущении мы можем моделировать влияние экологической стохастичности на локальные вымирания значением  $\zeta_{ex}$ .

Правдоподобное допущение относительно скорости колонизации дается формулой [скорость колонизации] $_i = cA_i^{\zeta_{im}} \sum_{j \neq i} \exp(-\alpha d_{ij}) A_j^{\zeta_{em}} p_j$ . Она может показаться сложной, но концептуально эта формула проста, и она основана на мере связности, описанной в разд. 1.4. Скорость колонизации участка  $i$  вычисляется как сумма вкладов от всех других участков, с которых могут прибыть мигранты. Вклад участка  $j$  пропорционален его площади, возведенной в степень  $\zeta_{em}$ ; он увеличивается с уменьшением расстояния между участками  $i$  и  $j$ , причем  $1/\alpha$  определяет среднее расстояние миграции, и пропорционален также вероятности занятости участка  $j$ , так как мигранты могут прибыть лишь с занятых в данный момент участков. Кроме того, скорость колонизации участка  $i$  зависит также от его собственной площади  $A_i$ , возведенной в степень  $\zeta_{im}$ , и от значения параметра  $c$ , описывающего способность вида к колонизации при условии, что все прочие факторы одинаковы. Заметим, что модель не учитывает, какие именно участки заняты в настоящий момент, и скорость изменения вероятности занятости участка  $i$  зависит только от соответствующих вероятностей для других участков (технически эта модель является детерминистским приближением соответствующей стохастической модели; см. Ovaskainen, Hanski, 2001; Ovaskainen, 2002a).

Основная идея этой модели состоит в том, что ключевые процессы динамики метапопуляции, т.е. вымирание и колонизация, связаны с ключевыми структурными особенностями фрагментированных ландшафтов, т.е. с площадями и пространственным расположением участков местообитания. Таким образом, эта модель включает в себя информацию о структуре ландшафта, характеризующую участки, и для каждого такого участка она делает прогнозы о присутствии на нем изучаемого вида. Такого рода модели кажутся очень сложными, поскольку динамика метапопуляции описывается системой из  $n$  уравнений. К счастью, основные черты поведения модели хорошо аппроксимируются всего одним уравнением (Ovaskainen, Hanski, 2001, 2002), в котором размер метапопуляции оценивается как взвешенное среднее вероятностей занятости участков  $p_i$ :

$$p_\lambda = \sum V_i p_i \quad (4.8)$$

Веса  $V_i$  ( $\sum V_i = 1$ ) выводятся из относительных вкладов отдельных участков местообитания в способность ландшафта поддерживать метапопуляцию (точнее это будет сформулировано ниже). Поэтому более «важным» участкам сети приписываются большие веса при вычислении этой новой меры размера метапопуляции. Какие же участки считаются важными? Крупным участкам, которые хорошо связаны с другими, присваиваются большие веса  $V_i$ , по сравнению с малыми участками, которые плохо связаны с сетью, поскольку крупным участкам присущ меньший риск вымирания, и они посылают больше мигрантов для колонизации новых участков, особенно если расположены поблизости от других участков.

Эта теория дает нам меру, с помощью которой можно описать способность всей сети участков поддерживать метапопуляцию. Мы обозначили эту меру  $\lambda_M$  и назвали ее метапопуляционной емкостью фрагментированного ландшафта (Hanski, Ovaskainen, 2000; Ovaskainen, Hanski, 2001). Математически  $\lambda_M$  является наибольшим собственным значением ландшафтного матрикса, построенного на основе допущений о том, как площади участков и их связности влияют на вымирания и колонизации. Динамическое уравнение для одномерной аппроксимации исходной  $n$ -мерной модели дается выражением (Ovaskainen, Hanski, 2002)

$$dp_\lambda/dt = c'p_\lambda(1 - p_\lambda) - e'p_\lambda. \quad (4.9)$$

Сравните его с исходной моделью Левинса (уравнение 4.5) и заметьте, что эти две модели имеют один и тот же вид, отличаясь только тем, как измеряется размер метапопуляции, а также более детальной структурой параметров колонизации и вымирания, а именно  $c' = c\lambda_M/\omega$  и  $e' = e/\omega$ , где  $\omega = \sum V_i A_i$ .

Проведя ту же процедуру, что и для исходной модели Левинса, можно вычислить равновесный размер метапопуляции для сети из  $n$  участков местообитания:

$$p_\lambda^* = 1 - \delta/\lambda_M. \quad (4.10)$$

Модель, определенная уравнением (4.9), похожа на уравнение (4.6), с тем отличием, что теперь вместо доли подходящих участков ( $h$ ) используется метапопуляционная емкость  $\lambda_M$  (попутно замечу для интересующихся математикой читателей, что уравнение 4.10 дает равновесный размер метапопуляции для полной  $n$ -мерной модели, а не только для одномерного приближения; см. Ovaskainen, Hanski, 2001). Пороговое условие выживания метапопуляции в пространственно реалистичной модели есть

$$\lambda_M > \delta. \quad (4.11)$$

Иначе говоря, для долговременного выживания метапопуляции ( $p_\lambda^* > 0$ ) необходимо, чтобы  $\lambda_M$  превышало пороговое значение. Чтобы вычислить  $\lambda_M$  для конкретного ландшафта, нужно знать степень связности, задаваемую параметром  $\alpha$  в описанной выше формуле для скорости колонизации, знать показатели степени, описывающие зависимости скоростей иммиграции, эмиграции и вымирания от площади участка ( $\zeta_{im}$ ,  $\zeta_{em}$  и  $\zeta_{ex}$ ), а также знать площади и пространственные расположения участков местообитания. Имея определенные значения параметров  $\alpha$ ,  $\zeta_{im}$ ,  $\zeta_{em}$  и  $\zeta_{ex}$ , которые являются видовыми свойствами, можно применять пороговое условие (4.11) для характеристики нескольких фрагментированных ландшафтов по их способности поддерживать жизнеспособные метапопуляции данного вида, даже если значение  $\delta$  неизвестно: чем выше значение  $\lambda_M$ , тем лучше ландшафт, независимо от значения  $\delta$ . Можно также оценить «важность» отдельных участков по их вкладу в метапопуляционную емкость, которые в уравнении (4.8) обозначены как  $V_i$  (более полный анализ важности участков в пространственно реалистичной метапопуляционной модели см. в работе Ovaskainen, Hanski, 2003b).

**Утрата и фрагментация местообитания в пространственно реалистичных метапопуляционных моделях.** Теперь мы готовы вернуться к вопросам о последствиях утраты и фрагментации местообитания для долговременного выживания метапопуляций. Исследования, основанные на имитационном моделировании, показали, как пространственные аспекты утраты местообитания, а не только общее количество утраченного местообитания, могут повлиять на способность вида выживать на данном ландшафте (Neuhauser, 1998; Hill, Caswell, 1999; With, King, 1999; Ovaskainen et al., 2002). Другими словами, в этих модельных исследованиях на порог вымирания влияют и общая площадь местообитания, и его пространственная конфигурация. Мера метапопуляционной емкости удобна для оценки последствий конкретных пространственных конфигураций утраты местообитаний, и с помощью описанной выше теории эти оценки можно сделать без какого-либо имитационного моделирования (Hanski, Ovaskainen, 2000). На рис. 4.9 приведен пример, в котором три разных закономерности утраты местообитания применялись к гипотетическому фрагментированному ландшафту. Если утрата местообитания происходит случайным образом, т.е. если удаляются взятые наугад участки местообитания, то количество незанятого местообитания остается примерно одинаковым при разных уровнях оставшегося местообитания, поскольку  $\lambda_M$  убывает примерно пропорционально уменьшению количества подходящего местообитания  $h_A$  (рис. 4.9b). Эта ситуация соответствует предсказанию исходной модели Левинса, в которой количество незанятого местообитания постоянно для  $h > d$ . Напротив, если местообитание утрачивается крупными блоками, то  $\lambda_M$  сначала убывает медленнее, чем уменьшается количество местообитания, поскольку метапопуляционная динамика в сохранившейся части местообитания, которая составляет единый блок исходного ландшафта, сравнительно мало нарушается (рис. 4.9d). Поэтому такая неслучайная утрата местообитания менее вредна для выживания метапопуляции, чем случайная утрата местообитания (сравни рис. 4.9a, c). Этот подход можно применять для изучения любой закономерности утраты местообитания, — например, уменьшения площадей существующих участков местообитания, что часто оказывается еще более вредно для выживания метапопуляции (рис. 4.9e), чем случайная утрата участков (рис 4.9a).

Рассмотренная выше теория — это детерминистическая аппроксимация соответствующей стохастической теории, описывающей реальные изменения занятости участков сети, а не вероятности их занятости. Стохастические модели сложнее исследовать аналитически (Ovaskainen, 2002a), но их просто применять, используя численные методы. Одним из примеров стохастических моделей служит метапопуляционная модель функции инцидентности — МФИ (Incidence function metapopulation model — IFM; Hanski, 1994, 1999), применявшаяся для моделирования реальных популяций насекомых,

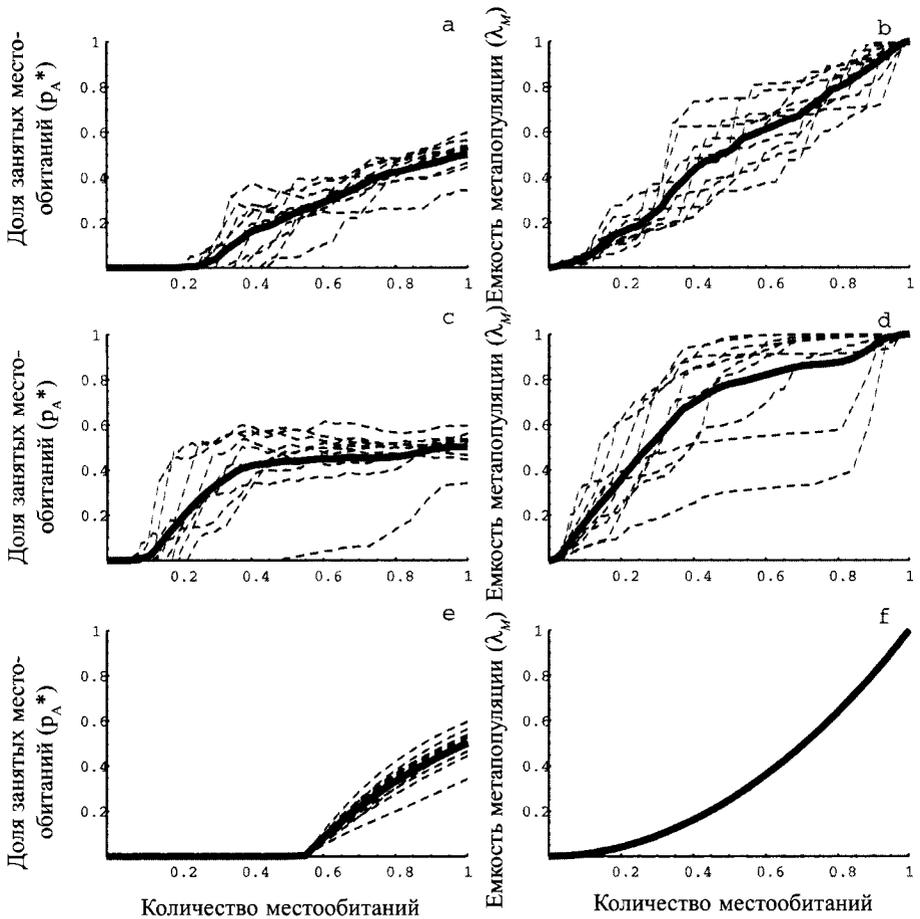


Рис. 4.9. Последствия утраты части местообитания и пороговое значение выживания метапопуляции при трех разных сценариях (3 ряда графиков): (a, b) случайная утрата участков местообитания; (c, d) систематическая утрата участков по краям квадратной области; (e, f) утрата площади каждого из существующих участков. На графиках в левой части рисунка показана доля занятого местообитания ( $p_A^*$ ) как функция доли подходящего местообитания ( $h_A$ ); в правой части — соотношение между  $\lambda_M$  и  $h_A$ , вычисленное для гипотетических ландшафтов со 100 участками, расположенными случайным образом. Площади участков распределены логарифмически нормально. Параметры модели суть  $a = 1$  и  $d = 0,3$ . В каждом случае показаны результаты для 10 прогонов модели, жирная линия показывает среднее значение. Площади участков при повторных прогонах масштабировались, чтобы получить  $\lambda_M = 1$ . (Из работы Hanski, Ovaskainen, 2000.)

мелких млекопитающих и птиц (табл. 4.2; см. обзоры Hanski, 1999, 2001; критические замечания см. Baguette, 2004, а мой ответ на эти замечания в Hanski, 2004). Как и описанные выше модели, модель функции инцидентности (МФИ) описывает занятость отдельных участков в конечной сети фрагментов местообитания с разными площадями и связностями, причем предполагается, что эти параметры влияют на скорости вымирания и колонизации. Параметры модели можно оценить на основе эмпирически наблюдаемых изменений занятости участков (ter Braak et al., 1998; Moilanen, 1999, 2000; O'Hara et al., 2002; ter Braak & Etienne, 2003; Etienne et al., 2004). На самом деле их даже можно оценить на основе информации о занятости участков в какой-то момент времени, поскольку есть корреляция с зависимостью вымираний и колонизаций от площадей и связностей участков (Hanski, 1994, 1999). На рис. 4.5 приведен пример подобного применения МФИ для острова и материка к островным популяциям бурозубок. Однако к оценкам параметров заселенности участков, сделанным при наблюдениях в определенный момент времени, следует относиться с осторожностью из-за малого объема информации, содержащейся в таких наблюдениях (Gosselin, 1999, Etienne et al., 2004). Кроме того, подобные оценки предполагают, что метапопуляция находится в состоянии стохастического квазиравновесия, а это предположение часто может оказаться неверным (Thomas, 1994a).

В табл. 4.2 перечислены исследования с применением МФИ к реальным метапопуляциям. Результаты оказались, по крайней мере, умеренно успешными, но, к сожалению, трудно судить, насколько действительно репрезентативна выборка исследований, приведенных в табл. 4.2. В наиболее информативных работах предсказания модели проверяются независимыми данными, но таких исследований немного (Hanski et al., 1996; Lindenmayer et al., 1999; Thomas, Hanski, 2004), поскольку сбор необходимой информации требует значительного времени. В двух исследованиях успешно предсказан оборот локальных популяций с течением времени с помощью МФИ, параметризованной пространственными данными (Moilanen et al., 1998; ter Braak et al., 1998). Н. Валберг и др. (Wahlberg et al., 1996) нашли, что параметры, рассчитанные на основе данных для одного вида, можно использовать для предсказания распределения другого близкородственного вида бабочек, находящегося под угрозой вымирания. Однако Д. Линденмайер и др. (Lindenmayer et al., 1999), используя параметры, вычисленные для экологически близкого вида, получили противоположный результат, не подтверждающий выводов Н. Валберга и др. (Wahlberg et al., 1996). В нескольких исследованиях МФИ применялась для изучения конкретных экологических вопросов, — например, зависимости риска вымирания от размера тела (Hanski, 1993; Cook, Hanski, 1995), влияние качества ландшафтного матрикса на метапопуляционную динамику (Lawes et al., 2000) и взаимосвязи между демографическими и генетическими метапопуляционными процессами (Appelt, Poethke, 1997).

Таблица 4.2. Применение метапопуляционной модели функции инцидентности (IFM) к реальным метапопуляциям (по данным Hanski 2001, Baguette 2004).

Виды	Комментарии	Источ-ник	
<b>Бабочки</b>	<b>Обыкновенная шашечница</b> ( <i>Melitaea cinxia</i> )	В основу модели легли независимо собранные данные, прогноз отчасти успешный.	1
	<b>Черноватая шашечница</b> ( <i>Melitaea diamina</i> )	Успешный прогноз при использовании параметров, полученных для близкого вида – <i>M. cinxia</i>	2
	<b>Шашечница Авриния</b> (рыжая) <i>Euphydryas aurinia</i>	Модель применялась к случаю с меняющимся ландшафтом	3
	<b>Голубянка аргус</b> ( <i>Plebejus argus</i> )	Краткосрочные исследования, при которых могут быть недооценены популяционные циклы	4
	<b>Голубянка орион</b> ( <i>Scolitantides orion</i> )		5
	<b>Толстоголовка-запятая</b> ( <i>Hesperia comma</i> )	Правильно спрогнозирован рост метапопуляции	6
<b>Прямкры-лые</b>	<b>Кобылка голубок-рылая</b> ( <i>Oedipoda caerulea</i> )	Моделирование проведено с использованием большого количества экологической и генетической информации о метапопуляции	7
	<b>Скачок двухцвет-ный</b> ( <i>Metrioptera bicolor</i> )	Модель была тестирована с использованием полуавтономных данных и сопоставлена с двумя другими моделями	8
<b>Цикадовые</b>	<b>Цикада-пенница</b> ( <i>Neophilaenus albipennis</i> )	Включает ограниченный эмпирический анализ	9
<b>Двукрылые</b>	<b>Пестрокрылка чертополоховая</b> ( <i>Urophora cardui</i> )	Изучение роста метапопуляции	10
<b>Перепонча-токрылые</b>	<b>Бракониды</b> ( <i>Cotesia melitaeorum</i> )	Динамика отношений между паразитоидом и хозяином	11
<b>Земновод-ные</b>	<b>Квакша обыкновен-ная</b> ( <i>Hyla arborea</i> )	Модель, учитывающая вариабельность качества среды обитания, успешный кратко-срочный прогноз распространения	12

	<b>Съедобная лягушка</b> ( <i>Rana esculenta</i> )		13
	<b>Прудовая лягушка</b> ( <i>Rana lessonae</i> )	Медленно изменяющаяся окружающая среда	14
<b>Млекопитающие</b>	<b>Американская пищуха</b> ( <i>Ochotona princeps</i> )	Успешно спрогнозированы циклические изменения в популяции и долгосрочные варианты пространственного распространения	15
	<b>Темная полевка</b> ( <i>Microtus agrestis</i> )		16
	<b>Три вида лесных млекопитающих</b>	В модель включены переменные, описывающие качество матрикса ландшафта	17
	<b>Четыре вида древесных сумчатых</b>	Прогнозы, полученные при использовании автономных данных, сравнивались с комбинированными результатами	18
	<b>Три вида землероек бурозубок</b> ( <i>Sorex spp.</i> )	Материково-островные метапопуляции, прослежена зависимость скорости вымирания от площади острова и размеров особей, характерных для каждого вида	19
<b>Птицы</b>	<b>Птицы на океанических островах</b>	Материково-островные метапопуляции, прослежена зависимость скорости вымирания от площади острова и размеров особей, характерных для каждого вида	20
	<b>Европейский поползень</b> ( <i>Sitta europaea</i> )	Циклика популяции успешно спрогнозирована с учетом пространственного распространения	21

1 — Hanski et al. (1996); 2 — Wahlberg et al. (1996); 3 — Wahlberg et al. (2002); 4 — Thomas et al. (2002); 5 — Hanski (1994); 6 — Thomas et al. (2001); 7 — Appelt, Poethke (1997); 8 — Kindvall (2000); 9 — Biedermann (2000); 10 — Eber, Brandl (1996); 11 — Lei, Hanski (1997); 12 — Vos et al. (2000); 13 — Sjögren-Gulve, Hanski (2000); 14 — Sjögren (1991); 15 — Moilanen et al. (1998); 16 — Crone et al. (2001); 17 — Lawes et al. (2000); 18 — Lindenmayer et al. (1999); 19 — Hanski (1993); 20 — Cook, Hanski (1995); 21 — ter Braak et al. (1998).

Здесь мы сделаем паузу и подытожим, что нам удалось узнать. Экскурс в историю метапопуляционных моделей привел нас к пространственно реалистичной теории, учитывающей влияние площадей и связностей участков местообитания на скорости локальных вымираний и колонизаций. Эти модели можно параметризовать с помощью эмпирических данных по занятости участков, чтобы предсказать динамическое поведение реальных популяций. С помощью таких моделей можно оценить важность конкретных участков и — с большей обобщенностью — значение пространственной конфигурации сети участков для выживания метапопуляции. Иначе говоря, эти модели можно использовать для отыскания значения порога вымирания. Если мы готовы принять допущения, сделанные при построении этих моделей, то на вопрос об относительной важности общей площади и пространственной конфигурации местообитания можно дать точный ответ. В гипотетических примерах на рис. 1.7(b) в гл. 1 проводится сравнение между метапопуляционной емкостью и общей площадью для сети, состоящей из 119 участков местообитания бабочки шашечницы обыкновенной (*Melitaea cinxia*). Метапопуляционная емкость коррелирует с общей площадью местообитания, но имейте в виду, что существуют сети с одной и той же метапопуляционной емкостью, отличающиеся на порядок по общей площади местообитания. Напротив, метапопуляционная емкость гораздо лучше коррелирует со средней связностью участков сети, если связность вычисляется с помощью меры, описанной в разд. 1.4. Мы вернемся к популяционной динамике шашечницы обыкновенной в следующей главе при изучении эмпирических данных о порогах вымирания.

**Отложенное вымирание после достижения порога вымирания.** Теория метапопуляций предполагает, что сеть участков местообитания должна удовлетворять определенным условиям в отношении количества, размеров и пространственного расположения этих участков, чтобы данная сеть могла обеспечить долговременное выживание вида. Порог вымирания позволяет различать сети, удовлетворяющие этим условиям, и не удовлетворяющие этим условиям. Пороговое условие (разд. 4.11) и аналогичные условия для сходных моделей (Ovaskainen, Hanski, 2001) играют важнейшую роль в биологических основах охраны природы и в практике заповедного дела, хотя нужно понимать, что эти условия относятся к равновесному состоянию детерминистической модели, являющейся аппроксимацией соответствующей стохастической модели (в блоке 4.1 объясняется это различие). Требуется некоторое время после изменения структуры ландшафта, особенно если это изменение внезапное, прежде чем метапопуляция отреагирует на него и достигнет нового состояния равновесия. Рассматривая сообщество видов, Тилман и др. (Tilman et al., 1994) ввели термин *отложенное вымирание* (extinction debt) для ситуаций, в которых после утраты местообитания пороговое усло-

вие не соблюдается для некоторых видов, это происходит из-за сравнительно медленной динамической реакции популяций этих видов на изменение среды. Точнее, отложенное вымирание в данный момент времени характеризует количество ныне живущих видов, для которых предсказано, что они обречены на вымирание, поскольку условие (4.11) или аналогичное условие некоторой другой модели не удовлетворяется. Более того, многие редкие виды, для которых детерминистическое условие (4.11) выполнено, также подвержены риску вымирания по стохастическим причинам (Ovaskainen, Hanski, 2003a). Из этой ситуации (отложенное вымирание) есть два выхода: можно позволить всем этим видам вымереть, а можно в достаточной степени улучшить структуру ландшафта, чтобы создать условия для их нормального существования (4.11).

Чтобы сказать что-то более определенное о том, сколько времени потребует достижение нового состояния равновесия, вернемся к первоначальной модели Левинса, задаваемой уравнением (4.5). Пусть исходно была занята доля участков  $p_0$ , однако после быстрой утраты местообитания равновесие

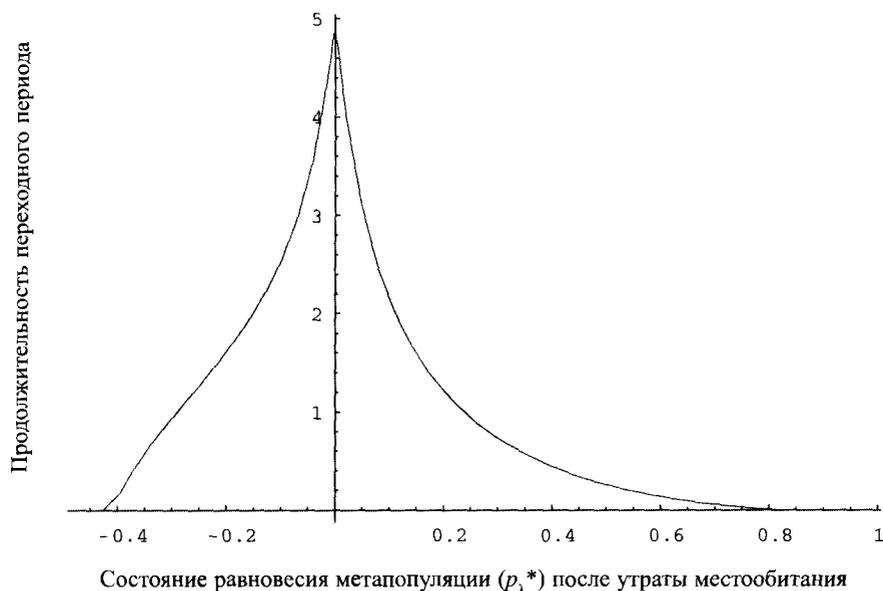


Рис. 4.10. Продолжительность переходного периода при ответе метапопуляции на утрату местообитания как функция доли занятого местообитания в состоянии равновесия после утраты местообитания ( $p_\lambda^*$ ). Значения  $p_\lambda^* < 0$  соответствуют вымиранию метапопуляции ( $p_\lambda^* = 0$ ), однако отрицательные значения  $p_\lambda^*$  (полученные из соотношения  $p^* = 1 - \delta/\lambda_M$ ) нанесены на график, чтобы показать, насколько ниже порога вымирания находится популяция. (Из работы Ovaskainen, Hanski, 2002.).

сместилось к значению  $p^*$ . В детерминистической модели, наподобие той, что задана уравнением (4.5), потребуется бесконечно много времени для точного достижения нового равновесия, так что необходимо задать некоторое значение  $p_1$ , близкое к  $p^*$ . Когда метапопуляция достигнет значения  $p_1$  после изменения среды, будем считать, что она практически достигла нового равновесия. Ниже я пользуюсь значением  $|p^* - p_1| = 0,05$ .  $T(p_0, p_1)$  обозначает время, необходимое для того, чтобы метапопуляция перешла из состояния  $p_0$  в состояние  $p_1$  после внезапной утраты местообитания в момент времени  $t$ . В работе (Ovaskainen, Hanski, 2002) представлено математическое исследование длительности этого переходного времени и описана аппроксимация  $T(p_0, p_1)$ . На рис. 4.10 приведен пример, иллюстрирующий важное положение: переходное время особенно велико, когда новое равновесие  $p^*$  близко к нулю, т.е. когда ландшафт после утраты местообитания чуть лучше или чуть хуже, чем требуется для выживания согласно пороговому условию. Результат, показанный на рис. 4.10, применим к пространственно реалистичным моделям метапопуляций, если параметры интерпретировать, как описано в предыдущем разделе (Ovaskainen, Hanski, 2002).

Результат, показанный на рис. 4.10, важен для понимания механизмов отложенного вымирания в сообществах видов. Рассмотрим гипотетическое сообщество, в котором значения  $\delta$  для разных видов имеют нормальное распределение (рис. 4.11а). Поскольку  $p_\lambda^* = 1 - \delta/\lambda_M$ , то распространение видов, измеряемое параметром  $p_\lambda$ , также распределено нормально (рис. 4.11б), при-

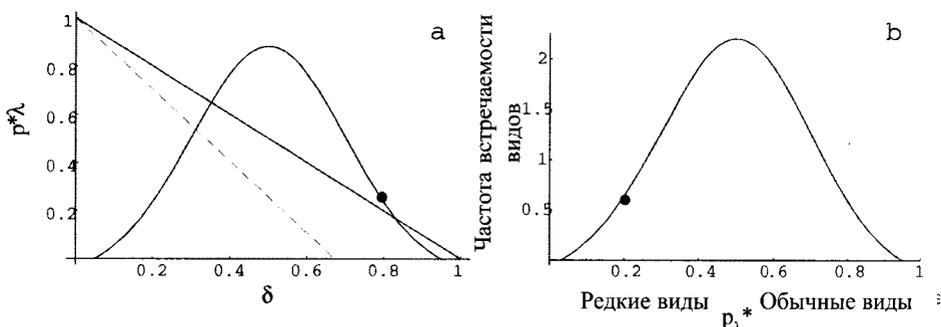


Рис. 4.11. (а) Распределение значений  $\delta$  в гипотетическом сообществе. Прямые линии показывают размер метапопуляции (из соотношения  $p_\lambda^* = 1 - \delta/\lambda_M$ ) до (непрерывная линия) и после (штриховая линия) утраты местообитания. Заметим, что в первом случае пороговое условие (уравнение 4.11) удовлетворяется для всех видов, тогда как после утраты местообитания это условие не выполняется для значительной доли видов (для которых  $\delta > 0,67$ ). (б) Соответствующее распределение размеров метапопуляций ( $p_\lambda^*$ ). Положение одного вида выделено черным кружком (●), чтобы подчеркнуть, что редким видам соответствуют большие значения  $\delta$ . (Из работы Ovaskainen, Hanski, 2002).

чем обычные виды характеризуются малым  $d$ , а редкие, напротив, — большим  $d$ . Предположим, что до утраты местообитания значение  $l_M$  ландшафта было достаточно велико, чтобы все виды могли выживать неограниченно долго. Утрата и фрагментация местообитания уменьшили  $l_M$  до  $2/3$  исходного значения, и теперь пороговое условие  $l_M > d$  уже не удовлетворяется для некоторых видов (Ovaskainen, Hanski, 2002).

На рис. 4.12 показано, как с течением времени изменяется ранее предсказанное распределение видов, имеющих разный уровень встречаемости. Хорошо видна начальная стадия изменения распределения: частота редких видов (малые  $p_\lambda$ ) сильно возрастает, хотя по прошествии времени лишь немногие из них вымирают. Первоначальное увеличение доли редких видов связано с длительными переходными периодами в их реакции на новые равновесные состояния, которые оказываются близкими к порогу долговременного выживания. Чтобы получить представление о том, какое время на самом

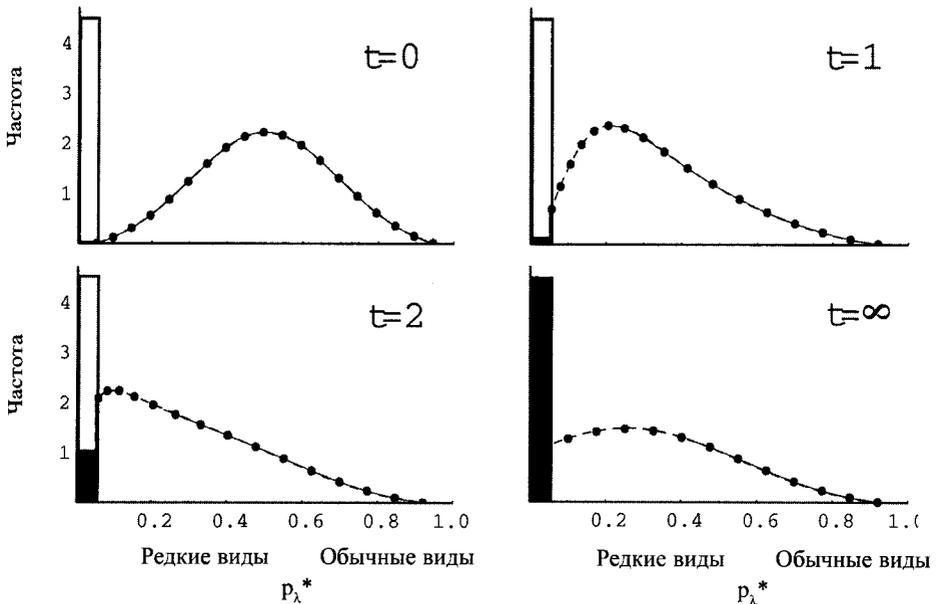


Рис. 4.12. Изменения в течение интервала времени размерного распределения метапопуляций ( $p$ ) в сообществе видов, показанного на рис. 4.11, после утраты местообитания в момент времени  $t = 0$ . Кружки (вначале равномерно распределенные вдоль горизонтальной оси) показывают сдвиг в сторону редкости и в конечном итоге — в сторону вымирания наиболее редких видов. Столбик слева показывает отложенное вымирание (белый) и число видов, уже вымерших (черный). Виды с  $p^* < 0,05$  считаются вымершими (ширина столбика соответственно равна 0,05). Значение параметра:  $e = 2$ . (Из Ovaskainen, Hanski, 2002.)

деле требуется, чтобы распределение видов по их встречаемости достигло нового равновесия, можно вычислить время оборота метапопуляции в сети после утраты местообитания (рис. 4.12). В нашем примере оно было равно  $1/\tilde{e} = \omega/e = 0,29$ . Следовательно, в моменты времени  $t=1$  и  $t=0$  на рис. 4.12 типичный участок местообитания претерпел несколько (но не десятки) случаев вымирания и повторной колонизации. На этом этапе значение отложенного вымирания остается высоким, поскольку этот процесс затрагивает около 20% видов исходного сообщества.

## 4.5. Метапопуляции, падающие с порога вымирания

Самое важное предсказание теории метапопуляций, рассмотренной в предыдущем разделе, касается влияния количества подходящего местообитания на уровне ландшафта на выживание вида, зависящего от этого местообитания. Теория предсказывает, что доля занимаемого видом местообитания будет сокращаться по мере уменьшения его количества и, в конце концов, достигнет порогового значения количества местообитания. В этой точке вид не сможет поддерживать положительный баланс между локальными вымираниями и колонизациями и поэтому станет регионально вымершим, даже если некоторое количество пригодного местообитания все еще сохранится. Цель этого раздела — обзор эмпирических свидетельств в пользу существования такого порогового значения в динамике метапопуляций.

Первоначальные исследования (Lande, 1988; Carlson, 2000) были основаны на сделанной Р. Ланде (Lande, 1987) модификации модели Левинса (уравнение 4.6). Р. Ланде (Lande, 1988) изучал пороговое условие выживания метапопуляции северной пятнистой неясыти (*Strix occidentalis*) на западе Северной Америки, а А. Карлсон (Carlson, 2000) — белоспинного дятла (*Dendrocopos leucotos*), вымирающего вида в Швеции и Финляндии. Оба обнаружили, что расчетное значение порога было близко к соответствующим значениям, которые можно было вывести из эмпирических данных. Однако эти расчеты оказались очень приблизительными, так как от модели Левинса, игнорирующей пространственное распределение местообитания и, следовательно, фактическую пространственную динамику видов, нельзя ожидать подлинно количественной и убедительной оценки порога вымирания. Эти недостатки исходной модели были впоследствии устранены в пространственно реалистичной теории метапопуляций, вкратце описанной в предыдущем разделе. В этой теории количество местообитания во фрагментированном ландшафте при расчете пространственной динамики вида измеряется его метапопуляционной емкостью, т.е. мерой, учитывающей и количество подходящего местообитания, и его фрагментацию.

Метапопуляционная емкость была использована при изучении порога вымирания метапопуляции шашечницы обыкновенной (*Melitaea cinxia*), описанного во вступлении к гл. 3. Напомню, что эта бабочка встречается в обширной сети из примерно 4 000 сухих лугов, расположенных на площади 50 × 70 км, со значительной региональной изменчивостью среднего размера и плотности лугов. Сеть из 4 000 лугов была разделена на более мелкие сети, населенные относительно независимыми метапопуляциями этой бабочки (Hanski et al., 1996). В пределах этих полунезависимых сетей перемещения отдельных бабочек с одного участка на другой были сравнительно частыми, тогда как перемещений между сетями отмечено не было (Hanski et al., 1996). На оси абсцисс на рис. 4.13а показаны метапопуляционные емкости для 25 таких сетей на западе Аландских островов. На оси ординат отложены размеры соответствующих метапопуляций, основанные на полевых исследованиях занятости участков и на присвоении занятым участкам определенной «ценности», в соответствии с теорией (разд. 4.4). Очевидно, что эта бабочка не встречается в сетях, для которых метапопуляционная емкость ниже значения  $-1$  (рис. 4.13а), тогда как в остальных сетях обилие бабочек возрастает с увеличением метапопуляционной емкости, как и предсказано теорией. Это и есть порог вымирания. С. Булман (Bulman, 2001; см. также Thomas, Hanski, 2004) исследовала в Англии и Уэльсе шашечницу рыжую (*Euphydryas aurinia*), близкий вид к шашечнице обыкновенной. Она измеряла доступность местообитания и метапопуляционную емкость на 12 квадратных участках, каждый размером 16 км<sup>2</sup>. На 6 квадратах рыжая шашечница вымерла за последние 15 лет. Остальные квадраты были расположены неслучайным образом в местах, которые по-прежнему считаются густонаселенными, т.е. лучшими для этого вида районами в пределах изучаемых территорий Уэльса и Англии. Квадраты с выжившими метапопуляциями имели метапопуляционную емкость  $>2,8$ , за одним исключением (1,5), тогда как квадраты с вымершими популяциями имели метапопуляционную емкость  $<1,2$ , с одним исключением (2,0; Bulman, 2001). Метапопуляционная емкость различала эти два вида сетей местообитаний лучше, чем число отдельных участков или общая площадь местообитания в данной сети (табл. 20.1 в Thomas, Hanski, 2004).

На рис. 4.13b показано региональное обилие вымирающего вида — трёхпалого дятла (*Picoides tridactylus*), в восьми лесных районах на юге Финляндии, и метапопуляционные емкости каждого из этих районов. В данном случае ландшафт не является физически структурированным на дискретные участки; скорее, «участками» служат непрерывные лесные массивы, а «площади» этих массивов определяются качеством данного массива для дятла (Pakkala et al., 2002). Результаты вновь демонстрируют четкую закономерность — рост обилия вида с увеличением метапопуляционной емкости, а

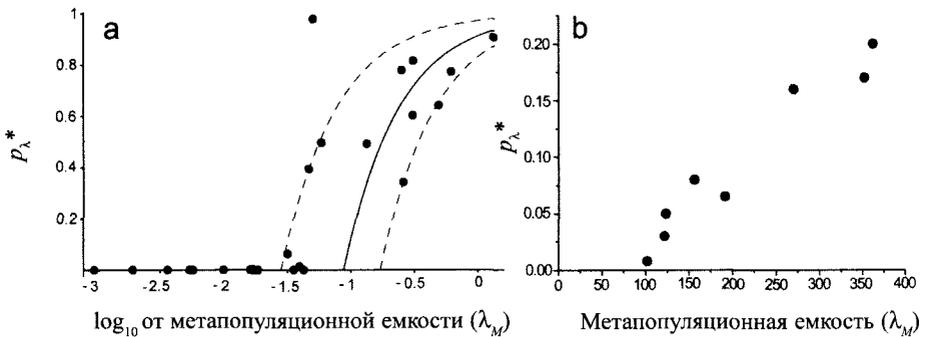


Рис. 4.13. (а) Размер метапопуляции шашечницы обыкновенной (*Melitaea cinxia*) как функция логарифма метапопуляционной емкости для 25 сетей участков местообитания на Аландских островах. Размер метапопуляции ( $p_\lambda^*$ ) был вычислен на основе площадей участков, их пространственного расположения и встречаемости бабочки на участках в 1993 г. (Hanski, Ovaskainen, 2000). Для каждой сети участков с  $p_\lambda^* > 0,3$  пороговое значение выживаемости было рассчитано по формуле  $\delta = \lambda_M (1 - p_\lambda^*)$ , согласно пояснениям, данным в разд. 4.4. Сплошная кривая получена посредством усреднения вычисленных значений  $\delta$ ; штриховые кривые дают минимальную и максимальную оценки за исключением двух сетей, давших самые крайние значения. (б) Аналогичный график для трехпалого дятла (*Picoides tridactylus*) в восьми лесных районах южной Финляндии (из работы Pakkala et al., 2002).

также ясно указывают на порог вымирания, хотя отсутствуют данные для лесных районов, в которых метапопуляционные емкости должны быть ниже очевидного порога вымирания на рис. 4.13 (б).

Эти результаты воодушевляют и предполагают, что метапопуляционная емкость служит практической мерой для фрагментированных ландшафтов, которая адекватно отражает влияние структуры ландшафта на выживание вида. Особенно полезно располагать мерой, которая одновременно численно подытоживает влияние как количества местообитания, так и степени его фрагментации на жизнеспособность популяции. Для применения этого положения на практике, однако, нужно понимать, что именно предсказывается: эта модель предполагает детерминистическую закономерность занятости участков в состоянии равновесия. Для реальных метапопуляций стохастические эффекты склонны делать выживание менее вероятным, чем предсказывается детерминистическими моделями (блок 4.1), — особенно для редких видов с низким уровнем занятости участков (Ovaskainen, Hanski, 2003а). Тот факт, что предсказывается именно равновесное состояние, означает, что реальные метапопуляции могут отклоняться от предсказаний модели, если они недавно были выведены из равновесия. Пример шашечницы обыкновенной на рис. 4.13а основан на данных, собранных в тот период вре-

мени, когда на западе Аландских островов метапопуляция считалась близкой к равновесию (Hanski et al., 1996). Менее четкая закономерность получилась для объединенного набора данных за много лет, который отражает ситуацию на всем Аландском архипелаге (Ovaskainen, Hanski, 2003a), хотя свидетельства существования порога вымирания остаются вполне весомыми. Пример с трехпалым дятлом на рис. 4.13b пока еще не подкреплен подробным анализом пространственных масштабов динамики, который необходим для критической оценки роли связности и, стало быть, пространственной конфигурации местообитания. Тем не менее, хотя подробное моделирование с большим количеством данных необходимо для количественных предсказаний динамики конкретного вида, эти примеры весомо поддерживают общее теоретическое предсказание существования порога вымирания. Метапопуляционная емкость особенно полезна тем, что позволяет ранжировать набор из нескольких фрагментированных ландшафтов по их способности поддерживать метапопуляции.

На порог вымирания влияет не только количество и пространственная конфигурация местообитания, но и его качество. Так, Р. Бютлер и др. (Bütler et al., 2003, 2005) в Швейцарии и П. Ангелстам и др. (Angelstam et al., 2002) в Польше изучали встречаемость трёхпалого и белоспинного дятлов в зависимости от количества сухостойной древесины на гектар леса. Г. Микушиньски и др. (Mikusicki et al., 2001) считают эти два вида индикаторами для близких к природным хвойных и листопадных лесов соответственно. Оба вида дятлов, скорее всего, должны встречаться на лесных участках с площадями 100 га, в которых количество сухостойной древесины превышает 20 м<sup>3</sup>/га (см. также Angelstam et al., 2003). Эта величина составляет примерно одну пятую количества мертвой древесины в природных лесах, но она в 5–10 раз выше количества мертвой древесины в эксплуатируемых лесах Финляндии и Швеции (Siitonen, 2001).

**Сети микроместообитаний.** Теория метапопуляций лучше всего применима к сильно фрагментированным ландшафтам, в которых участки подходящего местообитания невелики или относительно невелики и покрывают лишь небольшую долю общей площади ландшафта. Многие микроместообитания, рассмотренные в разд. 1.5, соответствуют теории, образуя сети участков местообитания для видов-специалистов. Поскольку такие участки, как правило, мало отличаются друг от друга размерами, а использующие их виды часто бывают весьма подвижны, достаточно соотнести встречаемость некоего вида с общей плотностью подходящих для него микроместообитаний в ландшафте. Например, в бореальных лесах упавшие древесные стволы представляют одно из ключевых местообитаний (разд. 1.5). На рис. 4.14а показана доля подходящих упавших еловых стволов, заселенных жуком стафилином (*Olisthaerus substriatus*) в нескольких десятках лесных массивов Фин-

ляндии, в зависимости от количества подходящих стволов в м<sup>3</sup>/га. На рис. 4.14b приведено число вымирающих видов трутовиков в лесных массивах в зависимости от количества упавших стволов. В обоих случаях есть четкие доказательства существования порогового значения, примерно равного 20 м<sup>3</sup>/га. Как я уже упоминал, эта величина существенно выше, чем количество мертвой древесины в эксплуатируемых бореальных лесах Финноскандии, а именно 3 м<sup>3</sup>/га (Siitonen, 2001). Неудивительно поэтому, что сотни сапроксильных видов (видов, специализирующихся на мертвой древесине), оказались вымирающими (Rassi et al., 2001). Любопытно, что такое же пороговое значение — около 20 м<sup>3</sup> мертвой древесины на гектар — было выведено для трехпалого дятла и белоспинного дятла, которые добывают насекомых, обитающих в мертвой древесине. Хотя в данном случае совпадение пороговых значений случайно, эти исследования указывают на четкие рекомендации по охране природы: чтобы сохранить виды, так или иначе зависящие от мертвой древесины, необходимо охранять лесные участки площадью около 100 га с количеством мертвой древесины около 20 м<sup>3</sup>/га или больше. Сколь много таких участков площадью 100 га необходимо охранять в более крупных регионах — это уже другой вопрос, подлежащий изучению.

Порог вымирания для больших пространственных масштабов, который я люблю приводить в пример, содержится в работе Ю. Сиитонена и П. Мартикайна (Siitonen, Martikainen, 1994). Эти авторы собирали жуков на 240 еще стоящих, но погибших или погибающих крупных осинах в восточной Финляндии и русской Карелии, по обе стороны от межгосударственной границы в очень похожих лесах. Это микроместообитание особенно богато видами: только в Финляндии насчитывается около 500 видов жуков, из которых около 40 являются специалистами (J. Siitonen, личное сообщение). Леса в Фин-

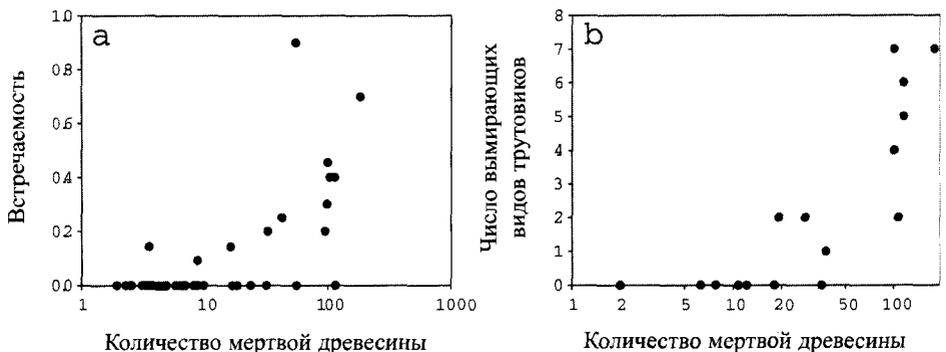


Рис. 4.14. (а) Встречаемость жука стафилина *Olisthaerus substriatus* на участках елового леса в зависимости от количества мертвой древесины (из работы Siitonen, Hanski, 2004); (б) число вымирающих видов трутовиков на лесных участках в зависимости от количества мертвой древесины (из работы Penttilä et al., 2004).

ляндии уже давно интенсивно эксплуатируются и расчищаются, а в России вплоть до недавнего времени не практиковалось интенсивное лесное хозяйство, и большое количество гниющей древесины остается в эксплуатируемых лесах. Одинаковое число похожих деревьев было обследовано по обе стороны границы. В финские сборы попали 5 видов, считающихся в Финляндии редкими, но не попало ни одного вида, занесенного в этой стране в списки вымирающих или находящихся под угрозой вымирания. В сборах на территории России было обнаружено 18 редких видов жуков, из которых 2 вида были внесены в списки вымерших, 4 внесены в списки вымирающих и 1 внесен список видов, находящихся под угрозой вымирания в Финляндии. Поскольку похожие экземпляры осин были обследованы по обе стороны границы, такое различие в результатах можно объяснить только разницей в обилии крупных гниющих осин. Раньше осины в Финляндии считались лесниками чем-то вроде сорняков, поэтому они вырубались или уничтожались гербицидами. С российской стороны границы крупные осины специально никто не уничтожал. Древесные стволы служат участками местообитания для видов-специалистов, которые в течение многих поколений могут использовать для существования один единственный ствол. В конце концов, ствол полностью сгнивает, и локальная популяция неизбежно вымирает. В Финляндии обилие подходящих деревьев-хозяев, видимо, оказалось ниже порога вымирания для многих видов.

Пренебрежение пространственной динамикой популяций и порогами вымирания приводит к тому, что управленческая практика лишена всякой научной основы, и за этим кроется нежелание принимать более действенные меры. Нынешнее лесное хозяйство Финляндии служит тому примером. Новые рекомендации лесоводам и лесопромышленникам, подкрепленные лесным кодексом, требуют охраны ключевых лесных местообитаний, которые определены как лесные участки, явно отличающиеся от окружающего леса (подробнее об этом см. в разд. 5.3). Ожидается, что охрана ключевых местообитаний может эффективно сохранить лесное биоразнообразие, поскольку некоторые из них представляют типы местообитаний, подходящие для многих исчезающих видов (Annala, 1998). Однако ключевые лесные местообитания по определению невелики, их средняя площадь составляет всего 0,5 га (Yrjönen, 2004); более крупный участок местообитания того же типа не считается ключевым местообитанием. Плотность ключевых местообитаний около 0,6 на 1 км<sup>2</sup> (Yrjönen, 2004). У нас есть серьезные основания относиться весьма скептически к предположению, что столь редкая сеть крохотных участков местообитания с выраженными краевыми эффектами (Aune et al., 2005) способна сохранить метапопуляции вымирающих видов. В своем недавнем эмпирическом исследовании Ю. Пайкяля (Pukälä, 2005) повторно проанализировал встречаемость 190 мелких локальных популяций 15 вымирающих видов лишайников на площади 278 км<sup>2</sup> в южной Финляндии.

Многие из этих популяций были найдены в ключевых местообитаниях, однако за десятилетний период 40% локальных популяций исчезло, и практически ни одной новой популяции не было обнаружено (J. Pykälä, личное сообщение). Эти 190 популяций возникли за предыдущее десятилетие, когда весь лесной ландшафт был более благоприятен для этих видов. И хотя эффективность ключевых местообитаний в сохранении биоразнообразия не подтверждается ни теорией, ни эмпирическими результатами, их, к сожалению, продолжают использовать в качестве предлога при отрицании необходимости более действенных мер по охране лесного биоразнообразия.

**Время до вымирания.** Публикации М. Суле и др. (Soulé et al., 1998), а также Т. Брукса и др. (Brooks et al., 1999), цитировавшиеся в разд. 4.1, показали, что после изоляции участков местообитания число видов, оставшихся на этих участках, постепенно уменьшается вследствие вымирания соответствующих популяций. Аналогично, для метапопуляций, обитающих на больших территориях, требуется большее или меньшее время после утраты и фрагментации местообитания, прежде чем они достигнут нового стохастического квазиравновесия, которое может оказаться вымиранием метапопуляции. Ключевой вывод теории, описанной в разд. 4.4, состоял в том, что переходное время особенно продолжительно для видов, находящихся после пертурбации вблизи порога вымирания. Это переходное время приводит к отложенному вымиранию для метасообществ.

К сожалению, трудно предъявить убедительные примеры отложенного вымирания, потому что собрать необходимое для этого количество информации на обширных территориях и за продолжительные отрезки времени — задача практически невыполнимая. Но тем не менее такие примеры есть и один из них, — вымирающий в Швеции жук пестряк-отшельник (*Osmoderma eremita*) (Hedin, 2003). Этот вид обитает в больших и дуплистых листопадных деревьях, особенно в дубах, на севере Европы. Единственным фактором, объясняющим современное распространение пестряка-отшельника, оказалась плотность старых поврежденных деревьев, наблюдавшаяся в 1820–1822 гг.; для этого периода времени существуют исторические данные по численности и размещению дубов. Другими словами, встречаемость жуков лучше объяснялась не современной плотностью дубов, а их плотностью в прошлом, что свидетельствует о замедленной реакции популяции на изменение местообитания. Исследуя лишайники и трутовики, Г. Берглунд (Berglund, 2004) выбрал в качестве объекта природный сильно фрагментированный лесной ландшафт в Швеции, на котором участки девственного леса размерами от 0,17 до 12 га были окружены открытыми заболоченными территориями. Поскольку природная среда одинаково фрагментировалась в течение очень длительного времени, разумно предполагать, что все виды в этом ландшафте находятся в состоянии долговременного равновесия. Используя

набор экологических переменных, зарегистрированных для данных участков леса, а также показатели обилия лишайников и грибов, Г. Берглунд (Berglund, 2004) разработал прогностическую модель. Эта модель была применена к 32 участкам старого леса, которые стали изолированными на протяжении прошлого столетия. Для лишайников, но не для грибов, в остаточных фрагментах старого леса наблюдалось больше видов, чем предсказывала модель, что указывает на отложенное вымирание; число видов казалось «слишком большим», потому что не прошло достаточно времени для установления равновесия, соответствующего изолированному состоянию этих участков. Такое объяснение было вполне приемлемо как для лишайников, так и для грибов, поскольку различие между наблюдаемым и предсказанным количеством видов на участках старого леса убывало со временем, истекшим после изоляции этих участков. Такая же ситуация сложилась и на тех участках, которые стали изолированными сравнительно недавно, последние 25 лет.

Отложенное вымирание может быть проиллюстрировано анализом распространения исчезающих видов жуков в бореальных лесах Финляндии. Финские леса очень интенсивно эксплуатируются, и площади природных лесов в южной Финляндии составляют ныне лишь 0,5% от покрытой лесом территории (Virkkala, Toivonen, 1999). Зная эту ситуацию, не следует удивляться, что около 60 видов лесных растений и животных уже вымерли на территории страны, и около 9% лесных видов классифицированы как находящиеся в более или менее критическом положении (Rassi et al., 2001). И. Хански и О. Оваскайнен (Hanski, Ovaskainen, 2002) изучили встречаемость 101 вымирающего вида жуков-специалистов в бореальных хвойных лесах. Оказалось, что доля регионально вымерших видов была >50% в юго-западном прибрежном районе, где воздействие человека на лес было долгим и сильным. Напротив, на востоке Финляндии большинство видов, классифицированных как вымирающие, все еще встречались, и лишь от 10 до 20% из них уже вымерли регионально. Эта закономерность региональных вымираний не отражает современного состояния лесов, поскольку в районах восточной Финляндии, где доля регионально вымерших видов незначительна, лесов, близких к природным лесам, так же мало, как и в юго-западной части страны (Hanski, Ovaskainen, 2002). Но интенсивное лесное хозяйство началось в восточной Финляндии лишь после Второй мировой войны, поэтому отложенное вымирание видов, приспособленных к обитанию в природных лесах, к настоящему времени еще не завершилось. Даже на юге отложенное вымирание не завершено окончательно, так как жалкие остатки почти природного леса до сих пор еще содержат большое число редких видов.

Предполагается, что популяции вечнозеленых видов растений могут произрастать еще долгое время после того, как ландшафт станет непригодным для их долговременного существования. Поэтому их сообщества, как пра-

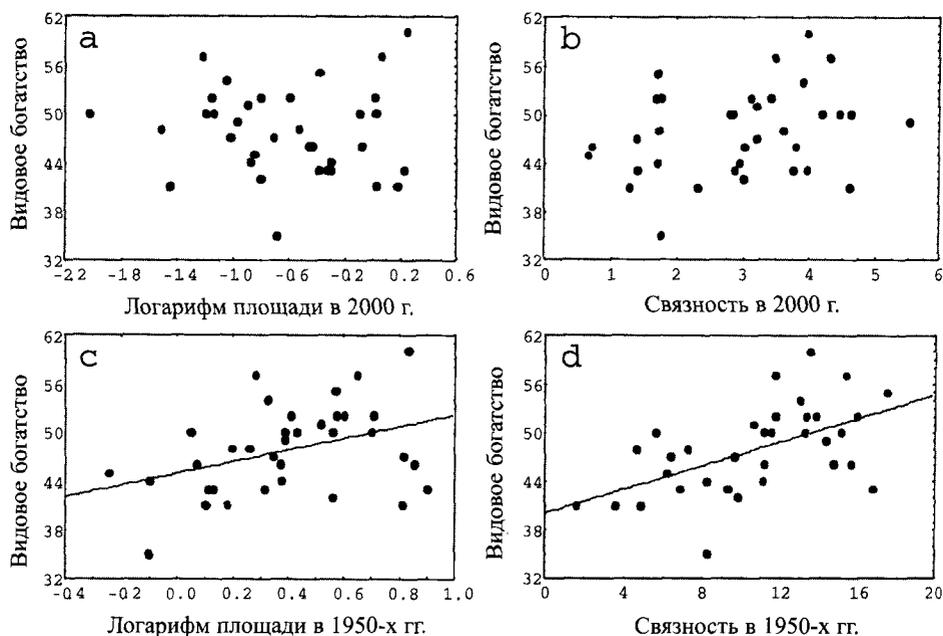


Рис. 4.15. Современное число видов растений на лугах-альварах на острове Сааремаа, Эстония, объясненное: (а) современной площадью и (б) современной связностью, а также (с) площадью и (д) связностью, которые были 50 лет тому назад. Лишь последние две зависимости статистически значимы (множественная регрессия объясняет 42% дисперсии числа видов, влияние исторических значений площади и связности значимо на уровнях  $p = 0,01$  и  $0,001$  соответственно). (Helm, 2003).

вило, могут реагировать на изменения окружающей среды с большой временной задержкой (Eriksson, 1996; Ouborg, Eriksson, 2004). А. Хелм (Helm, 2003) описал ситуацию, весьма ясно указывающую на возможность отложенного вымирания у растений, обитающих на специфических лугах (альварах) крупного эстонского острова Сааремаа в Балтийском море. Для этих лугов характерны слабо развитые почвы, покрывающие выходы известняков, но если на них не пасутся овцы, луга исчезают под толстым покровом зарослей можжевельника. Хелм показал, что нынешнее число видов на отдельных альварах не соотносится с их современными площадями и связностями, а может быть объяснено лишь их площадями и связностями, какими они были 50 лет тому назад (рис. 4.15). Это очень хороший пример отложенного вымирания, из тех, какие только возможно получить, не располагая полными историческими записями изменений среды и набора видов.

## **4.6. Что особенно важно для практических мероприятий по охране природы: качество местообитания, сокращение его площади или фрагментация?**

Разрушение местообитания обычно включает ухудшение качества местообитания для изучаемых видов, сокращение площади подходящего местообитания и усиление фрагментации в смысле увеличения расстояний между остающимися участками местообитания. Все эти изменения обычно происходят одновременно, хотя можно найти примеры, в которых ведущим является один из перечисленных выше факторов:

- *Ухудшение качества местообитания.* Эксплуатация бореальных лесов в Финляндии и повсюду в северной Европе ухудшает качество местообитания для огромного числа видов, незначительно влияя на площадь и фрагментацию лесного покрова (хотя остающиеся небольшие участки природного леса становятся изолированными). Аналогично, широко распространенное осушение торфяников в Финляндии, происходившее в 1960-х и 1970-х гг., когда около 250 000 га осушалось ежегодно (Wahlström et al., 1992), представляет собой массивное ухудшение качества местообитания для болотных видов без каких-либо изменений площади или фрагментации.
- *Сокращение площади местообитания (Потеря количества местообитания).* Это происходит всякий раз, когда площадь участка леса или участка какого-либо другого местообитания уменьшается в результате преобразования части этого участка во что-то другое. Публикация Т.М. Брукса и др. (Brooks et al., 1999), обсужденная в разд. 4.1, была посвящена последствиям уменьшения площади 6 изолированных участков тропического леса в Восточной Африке.
- *Увеличение фрагментации.* Экологи провели исследования последствий фрагментации местообитания, экспериментально изменяя степень фрагментации на небольших участках, при этом общая площади местообитания не изменялась. Например, Р.А. Имс с соавт. (Imms et al., 1993), изучали поведение и демографию полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) на экспериментально фрагментированных лужайках внутри огороженной территории.

В последнее время было опубликовано много экологических работ, в которых утверждается, что роль качества местообитания при объяснении встречаемости видов часто недооценивается, тогда как важность пространственной конфигурации местообитания, напротив, переоценивается. В перечисленных выше и в других исследованиях делается вывод, что общая площадь местообитания в пределах какого-то более или менее крупного района обычно бывает важнее для выживания видов, чем степень его фрагментации. Часто такие оценки выдвигаются в ответ на исследования метапопуляций, харак-

теризующих структуру ландшафта с помощью площадей и связности дискретных участков местообитания (разд. 4.4), и поэтому может показаться, что последние исследования подчеркивают количество и фрагментацию, а не качество и общую площадь местообитания. Поскольку я лично принимал участие в разработке теории метапопуляций, меня особенно интересуют эти вопросы. Ниже я сначала прокомментирую, как качество местообитания можно учитывать в моделях метапопуляций, а затем обсужу результаты эмпирических исследований, в основном посвященных бабочкам. Бабочки служат удобными «морскими свинками» для такого рода исследований, поскольку изучение бабочек проводилось с применением как «подхода местообитания», так и «метапопуляционного подхода». Уже более двух десятилетий известно, что неприметные различия в качестве местообитания могут оказаться решающими для судьбы локальной популяции бабочек (Thomas, 1984), однако другие исследования показали, что пространственная динамика бабочек на больших территориях может быть успешно предсказана метапопуляционными моделями (Thomas, Hanski, 2004).

**Качество местообитания в метапопуляционных моделях.** Применяя теорию метапопуляций к видам, населяющим фрагментированный ландшафт, — в научно-исследовательской работе, в природоохранных мероприятиях, или для сельскохозяйственных целей, — необходимо выделять подходящие участки местообитания, окруженные неподходящим ландшафтным матриксом. Такие определения, как «подходящее» и «неподходящее», указывают на то, что при этом учитывается качество местообитания. Поэтому ошибочно думать, будто метапопуляционные модели рассматривают только площади участков.

Первые исследователи метапопуляций бабочек делали попытки учитывать качество местообитания количественным образом. В частности, они применяли статистические пороговые критерии для выделения участков (Harrison et al., 1988). Изменение качества местообитания было признано движущей силой динамики вымирания и колонизации для метапопуляций бабочек и многих других таксонов (Warren, 1987; Thomas, 1994b,c, 1996; Hanski, 1999; Wahlberg et al., 2002).

При выделении участков местообитания необходимо учитывать его качество, однако, как справедливо отмечали некоторые критики, в метапопуляционных моделях не принимают в расчет то, что качество это изменчиво. Впрочем, нужно уточнить, что изменчивость качества местообитания игнорируют не при конкретном применении метапопуляционных моделей, а в самих моделях как таковых. При моделировании неизбежны упрощающие допущения, и одно из них состоит в том, что площади участков местообитания играют ключевую роль в локальных вымираниях и повторных колонизациях. Возможность такого допущения рассматривалась в разд. 4.4. Когда

изменчивость качества местообитания метапопуляции в конкретном ландшафте достаточно существенна, мы можем без особых проблем включить ее в модель или в анализ данных.

Раньше (Hanski, 1994) я уже отмечал возможность заменять при моделировании истинные площади участков на эффективные площади, делая поправки на изменчивость качества местообитания (см. также Moilainen, Hanski, 1998; Thomas, Hanski, 2004). Участки с низким качеством местообитания будут эффективно меньше для целей моделирования, чем высококачественные участки. Впрочем, это решение нельзя назвать оптимальным, потому что оно игнорирует, в частности, возможное влияние физического размера участка на скорости иммиграции и эмиграции (разд. 2.2; Hanski et al., 2000; Ovaskainen, 2004). Но все эти эффекты будут учтены, если включать в модель как площадь участка (количество), так и емкость участка (качество). Эта простая поправка, вероятно, применима для многих моделей. Настоящей проблемой является не столько наша неспособность включить в модели изменчивость качества местообитания, сколько трудность получения необходимых эмпирических данных о пространственной изменчивости качества для большого числа участков местообитания.

Есть и другие причины, по которым учет качества местообитания в метапопуляционных исследованиях, вероятно, останется трудной задачей. Во-первых, разграничение между подходящим местообитанием и неподходящим ландшафтным матриксом можно проводить по-разному. Ныне ненаселенное местообитание, которое рассматривается как пригодное, может оказаться местообитанием-стоком (разд. 3.3), и, стало быть, неподходящим в рассматриваемом смысле. Обширная литература по популяциям и метапопуляциям бабочек содержит множество поучительных примеров (в качестве обзора см. Thomas, Hanski, 2004). Еще одна проблема — то, что качество местообитания с течением времени меняется, особенно для видов, встречающихся в сукцессионных местообитаниях (Harrison, 1991; Thomas, 1994b,c). На ландшафтном уровне часто встречаются как сокращающиеся (скажем, из-за изменения местообитания), так и расширяющиеся (скажем, благодаря изменению климата) сети участков местообитания (Thomas, Hanski, 2004). Метапопуляционные модели можно применять к таким динамическим ситуациям, если известно, как изменилась сеть участков местообитания (документированная фрагментация), или если возможно предсказывать эти изменения (на основе, скажем, изменений климата или динамики сукцессий). Опять же, главная трудность для включения качества местообитания и его постепенного изменения в метапопуляционные модели состоит не в каких-либо принципиальных ограничениях самих моделей, но в ограниченности нашего знания о качестве местообитания для крупных районов, не говоря уже о нашей неспособности предсказать будущие изменения качества местообитания. Те же самые замечания относятся к изменению качества ланд-

шафтного матрикса, которое, как правило, сильно варьирует в пределах одного ландшафта (Sutcliffe, Thomas, 1996; Ricketts, 2001; Keyghobadi et al., 2003) и может быть включено даже в базовые метапопуляционные модели, как фактор, модифицирующий связность участков (Moilanen, Hanski, 1998).

**Качество местообитания или площадь участка: эмпирические результаты.** Представление о том, что существует важное различие между «подходом, изучающим местообитания» и «метапопуляционным подходом», породило множество исследований, пытавшихся сравнить результаты упомянутых подходов на практике. Предполагалось, что эти различия особенно существенны для понимания закономерностей распределения видов в пространстве и в популяционной динамике видов. Для такого сравнения нужно выбрать определенный вид или набор видов и конкретный фрагментированный ландшафт. Затем нужно измерить площади участков и их связность, а также набор переменных, характеризующих качество местообитания. Обычно требует объяснения занятость участков в определенный момент времени, хотя можно также объяснять изменения в плотности популяций, вероятности вымирания и так далее. Стандартный подход — использовать некую статистическую модель, вроде логистической регрессии, чтобы дать исчерпывающее объяснение изменениям занятости участков или иной зависимой переменной с помощью интерпретирующих переменных.

Благодаря такому подходу в нескольких недавних работах был сделан вывод, что изменение качества местообитания важнее, чем изменения площадей участков и их связностей (Dennis, Eales, 1999; Fleishman et al., 2002; Thomas et al., 2002). Р. Деннис и др. (Dennis et al., 2003) выступили наиболее категорично — они практически отвергли понятие местообитания и осудили нынешние метапопуляционные модели как «шаг назад». Они отстаивают так называемый «ресурсовый подход», включающий подробное описание всех ресурсов, используемых изучаемым видом, а также подробное пространственное распределение этих ресурсов. Подобная позиция демонстрирует широко распространенное непонимание того, почему бесполезно просто каталогизировать все возможные факторы и процессы. Такие подходы появляются тогда, когда сама проблема исследования плохо сформулирована.

Нельзя отрицать практическую пользу хорошо спланированных полевых исследований, цель которых — определить сравнительное значение качества местообитания, площадей участков и любых других измеряемых переменных. Но при этом очень важно знать, насколько общими будут результаты таких исследований. Всякое эмпирическое исследование может охватить лишь ограниченное количество участков местообитания и прочих переменных для одного или многих видов, — к тому же необходимо учитывать, какие именно участки включены в исследование. Если в исследование будет включено значительное число участков с очень низким качеством, тогда, ско-

рее всего, возрастет относительное значение качества местообитания среди других факторов, объясняющих занятость участков. Включение в исследование крохотных участков (которые, как правило, не могут считаться участками, поддерживающими локальные популяции), увеличит «важность» площадей участков. А включение некоторых сильно изолированных участков приведет к возрастанию роли связности и, следовательно, фрагментации местообитания.

Дело в том, что на подобные вопросы нет, и не может быть общих ответов. Результаты исследований, полученные при изучении конкретных видов и ландшафтов, могут быть полезны для управления именно этими видами и ландшафтами. Если десять исследований выявили важность качества местообитания, отсюда вовсе не следует, что роль пространственной конфигурации местообитания, площадей участков или связностей для динамики видов во фрагментированных ландшафтах незначительна. Сам я склонен доверять общим доводам, изложенным в разд. 4.4, о влиянии площадей и связностей участков местообитания на скорость вымирания и повторной колонизации при прочих равных условиях. Все прочие условия, как правило, не являются равными, но это значит, что если изменчивость качества участков велика, то качество местообитания следует включить в наши исследования и модели. Следует повторить: это не означает, что общие доводы о площадях участков, основанные на пороговых значениях размеров популяции ниже, которых происходит вымирания, и общие доводы относительно связности, основанные на зависимости миграции и колонизации от расстояния, не состоятельны.

**Фрагментация или общая площадь местообитания.** Теперь обратимся к аналогичному вопросу о том, важна ли вообще фрагментация местообитания, или же — как утверждают Л. Фариг и др. (разд. 3.4) — выживание вида на фрагментированном ландшафте зависит в первую очередь от общей площади местообитания. Суть вопроса в том, имеет ли какое-либо значение связность популяции для распределения и пространственной динамики вида, населяющего более или менее фрагментированные ландшафты. Другими словами, зависит ли то, что происходит на некоем участке местообитания, от пространственного расположения этого участка по отношению к существующим локальным популяциям? Если учесть, что для подавляющего большинства видов перемещение особей ограничивается расстояниями, то следует априори ожидать, что связность и фрагментация играют важную роль. Почему же тогда многие эмпирические исследования не могут выявить заметного влияния связности (Fleishman et al., 2002; Thomas et al., 2002; J. Рёуру, не опубликовано)? Тому есть несколько возможных причин:

- *Малые пространственные масштабы исследования.* Если исследование было проведено на таких малых масштабах, что особи изучаемого вида могли легко перемещаться с одного участка местообитания

на любой другой в пределах изучаемого района, то нет никаких причин ожидать, что связность и фрагментированность окажутся важны. Это может объяснить, почему К. Мак-Гаригал и У. Мак-Комб (McGarigal, McComb, 1995), Л. Фариг (Fahrig, 1997) и другие обнаружили незначительное влияние уменьшения связности участков леса на встречаемость перелетных птиц в лесах умеренного пояса (однако см. Villard et al., 1999). Исследуя бабочку-перламутровку (*Speyeria nokomis*), Е. Флейшман и др. (Fleishman et al., 2002) не обнаружили никакого влияния связности на занятость участков. Однако обследованная ими территория была настолько мала (3 км в поперечнике) по сравнению со способностью к полету этого мощного летуна, что здесь и не следовало ожидать хоть сколько-нибудь заметного влияния связности.

- *Неудачная мера связности.* К сожалению, в большинстве эмпирических исследований продолжается применение упрощенной меры связности, т.е. расстояния до ближайшей популяции или даже расстояния до ближайшего участка местообитания, — хотя относительно этой меры было показано, что она лишена прогностической силы и приводит к искаженным результатам. С помощью мета-анализа А. Моиланен и В. Ниёминен (Moilanen, Nieminen, 2002) обнаружили, что в тех исследованиях, где в качестве меры связности используется расстояние до ближайшего соседа, меньше шансов обнаружить значимое влияние связности, чем в исследованиях, применяющих лучше обоснованную меру связности, описанную в разд. 1.4.

- *Ландшафт не был сильно фрагментирован.* Если большая часть ландшафта служит подходящим местообитанием для изучаемого вида, а значит, степень фрагментации мала, то нет оснований полагать, что эмпирическое исследование обнаружит статистически значимый эффект фрагментации. Иначе говоря, мы не ожидаем сильного влияния фрагментации, если ландшафт сильно не фрагментирован.

- *Изучался комплекс несходных видов.* Часто влияние связности изучается на большой выборке видов, не все из которых могут быть специфичными для изучаемого типа местообитания. Повсеместное присутствие видов-генералистов может маскировать реакцию на фрагментацию сравнительно малочисленных видов-специалистов. Именно так произошло в нашем проекте, когда мы анализировали встречаемость лесных жуков в двух ландшафтах, — один из этих ландшафтов был фрагментирован сильнее другого (G. Várkonyi et al., не опубликовано).

- *Неадекватное описание структуры ландшафта.* Некоторым видам требуется два разных типа местообитания для завершения их развития. Классическим примером служат многие виды лягушек, которым нужны пруды для размножения, но также подходящие наземные летние местообитания поблизости от прудов. С. Поуп и др. (Pope et al., 2000) описали

случай с северной леопардовой лягушкой (*Rana pipiens*), когда буферная мера связности с окружающими прудами не объясняла плотности популяции лягушек в изучаемом пруду. Тем не менее, если в анализ включались наземные местообитания, то появлялся статистически значимый эффект связности.

- *Меняющаяся среда.* Современная встречаемость видов в некоем ландшафте может в значительной степени отражать те условия среды, включая степень фрагментации, которые имели место в прошлом, поэтому любая мера связности, вычисленная для современной структуры ландшафта, может вводить в заблуждение. Такого «ложного» отсутствия влияния связности, в первую очередь, следует ожидать для долгоживущих организмов, вроде многолетних растений на лесных участках (Eriksson, Ehrlip, 2001). В нашем исследовании, посвященном распространению четырех вымирающих видов трутовиков на 23 небольших участках старого леса (Gu et al., 2002), современная связность не объясняла встречаемость ни одного вида на этих лесных участках. Однако смоделированная мера связности, включавшая воздействие изменяющейся среды, имела значимое влияние на встречаемость трех видов (разд. 4.1; см. также рис. 4.5, посвященный растениям на лугах-альварах в Эстонии).

Последний пример подчеркивает потенциальную важность моделирования пространственно-временных закономерностей утраты и фрагментации местообитания при эмпирических исследованиях фрагментации. К сожалению, этот подход применим лишь тогда, когда мы располагаем исторической информацией об изменении структуры ландшафта, а такая информация часто бывает недоступна. Но даже если мы не имеем записей о границах местообитания в прошлом, моделирование может быть полезно, так как укажет нам, какого рода эффектов следует ожидать от фрагментации при тех или иных допущениях. Перечень обстоятельств, при которых не стоит ожидать существенного влияния связности, может показаться столь длинным и всеохватывающим, что перечень обратных случаев, когда связность важна, выглядит коротким и малозначимым. Но отсюда не стоит делать поспешных выводов. Есть великое множество видов, встречающихся в ныне сильно фрагментированных ландшафтах, для которых связность, скорее всего, важна. К сожалению, проводить изучение редких видов на больших территориях нелегко, поэтому исследователи склонны избегать ситуаций, в которых можно ожидать существенного влияния связности. Наконец, важно осознавать огромную практическую важность наших выводов о влиянии фрагментации местообитаний на жизнеспособность популяций и метапопуляций. Если влияние связности игнорируется, менеджеры начинают в итоге реализовывать совершенно неадекватные природоохранные меры, — наподобие чрезвычайно редкой сети крохотных ключевых местообитаний в эксплуатируемых бореальных лесах.

#### 4.7. Соотношение виды – площадь

Теперь сменим тему и от рассмотрения динамики метапопуляций одного вида обратимся к статистическому описанию пространственной встречаемости сообществ многих видов. Эти два направления исследований потенциально связаны, так как можно вывести закономерности пространственного распределения встречаемости многовидовых сообществ, суммируя данные закономерности для образующих эти сообщества отдельных видов. Закономерность, интересующая нас в настоящем разделе, — это число видов в сообществе, зависящее от площади изучаемого участка, или *соотношение виды – площадь* (SAR, Species–Area Relationship). Это соотношение хорошо известно экологами, по крайней мере, в течение столетия. Первый пример SAR (рис. 4.1) был документирован британским ботаником Г. Уотсоном (Watson, 1859; по: Rosenzweig, 1995) в том же году, когда Чарльз Дарвин опубликовал свой труд по естественному отбору. SAR часто описывают как один из поистине универсальных «законов» экологии, наряду с широтной встречаемостью видов, распределению видов по их обилию и так далее (Lawton, 1999). Существуют буквально сотни исследований, в которых SAR было получено для некоторых конкретных сообществ — или на настоящих островах, или на изолированных местообитаниях, или же на произвольно выделенных площадях (Rosenzweig, 1995).

SAR иногда связывают с динамической теорией островной биогеографии, предложенной Робертом МакАртуром и Эдвардом О. Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1963, 1967). Эта теория открыла новые горизонты в 1960-х гг., выдвинув предположение, что распределение видов на островах не является статичным, а представляет собой поток непрерывных изменений. На островах возникают новые популяции благодаря особям, осуществляющим опасные миграции через водные преграды, а существующие популяции, как и вообще все популяции, подвержены некоторому риску вымирания (табл. 4.1). Этот риск может быть невелик, как обычно и бывает с популяциями на крупных островах, но он, тем не менее, всегда существует. Динамическая теория островной биогеографии дополнительно принимает разумное допущение, что вероятность появления нового вида выше для островов, расположенных ближе к матерiku, т.е. к источнику расселяющихся особей, чем для удаленных островов. Анализируя роль размеров острова, эта теория прогнозирует, что на крупных островах будет обитать больше видов, чем на мелких островах. Это происходит по той же причине, по которой метапопуляционные модели предсказывают более высокую вероятность встречаемости конкретного вида на крупных, чем на мелких участках. Крупные острова и участки местообитания, как правило, населены более многочисленными популяциями, имеющими меньший риск вымирания, чем мелкие острова и мелкие участки. Сходство между этими двумя моделями столь велико, что можно вывести модель

для островов из основной метапопуляционной модели (Hanski, 2001). Рассмотрим уравнение (4.7), базовую модель пространственно реалистичной теории метапопуляций, и предположим, что имеется  $R$  видов в материковой совокупности видов, которая определяет набор видов, теоретически способных встречаться на островах. Умножим обе части уравнения (4.7) на  $R$  и предположим, что все виды похожи друг на друга в том смысле, что обладают одинаковыми значениями скоростей колонизации и вымирания, а значит, одной той же вероятностью  $p_i$  встречаемости на острове  $i$ . Полагая, что все колонисты прибыли с материка, получим модель для ожидаемого числа видов на острове  $i$ ,  $S_i = Rp_i$ :

$$dS_i/dt = c(R - S_i) - eS_i \quad (4.12)$$

что представляет собой модель Мак-Артура–Уилсона, выраженную в форме дифференциального уравнения. Полагая далее, что параметр скорости вымирания  $e$  убывает с увеличением площади острова, эта модель предсказывает, что число видов в состоянии равновесия, даваемое выражением  $S_i^* = cR / (e + c)$ , возрастает с увеличением площади острова (уменьшением  $e$ ). С этой точки зрения странно, что экологи и специалисты по охране природы обычно воспринимают теорию островной биогеографии и теорию метапопуляций как построения, представляющие разные парадигмы в популяционной экологии (обсуждение этого вопроса см. в Hanski, Simberloff, 1997).

Теория островной биогеографии придала дополнительную привлекательность эмпирическим исследованиям SAR в 1960-х и 1970-х гг., и считалось, что документирование SAR внесет вклад в подтверждение этой теории. Это неверно, поскольку SAR можно также объяснить механизмами, совершенно отличными от тех, что описываются теорией островной биогеографии (Connor, McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995; Hubbell, 2001). В самом деле, за многие годы экологи предложили много объяснений SAR, ни одно из которых не стало общепризнанным. Это неудивительно, поскольку несколько возможных механизмов, действуя одновременно, могут способствовать тому, что большее число видов встречается на более крупных площадях. Динамика вымирания–колонизации наверняка играет в этом важную роль, — особенно в случае небольших и сравнительно удаленных островов, изолированных местообитаний и даже в случае произвольно выделенных территорий есть многочисленные свидетельства, которые демонстрируют возрастание риска вымирания с уменьшением размера популяции (рис. 4.2), зависимой от площади участка местообитания (рис. 4.3). Площадь участка также, вероятно, влияет на скорость колонизации, поскольку крупные острова оказываются лучшими мишенями для мигрирующих особей. Это точно установлено для бабочек, перемещающихся из более мелких в более крупные участки местообитаний (Hanski et al., 2000; Petit et al., 2001; Whalberg et al., 2002).

Вторая важная причина, по которой на обширных площадях встречается больше видов, как правило, связана с большим разнообразием природных

условий, в том числе более широким диапазоном микро- и макроместообитаний, характерным для более обширных площадей. На малых участках просто меньше вероятность случайно встретить достаточное количество специфических сочетаний факторов природной среды, которые делают возможным выживание популяций видов-специалистов на более обширных площадях. Эти два объяснения, гипотеза *площади как таковой* и гипотеза *разнообразия местообитаний* (Ricklefs, Lovette, 1999), могут также применяться совместно. Ожидается, что больший размер популяции на обширных площадях снижает риск вымирания, но большая неоднородность среды в пределах крупных областей еще больше снижает риск вымирания, делая менее вероятным, что временные неблагоприятные изменения условий среды подействуют на всех особей одновременно (Hanski, 1999). Даже без какой-либо неоднородности среды виды, обитающие на больших площадях, часто представляют собой наборы локальных популяций, что фактически превращает популяции на крупных островах в метапопуляции (Holt, 1992, 1997), что должно повысить их шансы на долговременное выживание. На больших территориях маловероятно, что ареалы всех видов покроют целиком всю изучаемую площадь. М. Ней-Нифл и М. Мангель (Ney-Nifle, Mangel, 1999, 2001) разработали модели SAR, основанные на распределении размеров ареалов видов и уровня занятости этих ареалов в сообществе. Еще одно объяснение SAR возникло из теории *нейтральности биоразнообразия*, которую выдвинули Г. Белл (Bell, 2001) и С.П. Хаббелл (Hubbell, 2001).

Оставим на время фактические механизмы, которые могут породить SAR, и опишем простыми формулами соотношения между количеством видов и площадью. Есть две такие формулы, которые особенно широко применялись экологами. Первую обычно приписывают шведскому экологу О. Аррениусу (Arrhenius, 1921): степенной закон виды – площадь

$$S = kA^z \quad (4.13)$$

где  $S$  — число видов,  $A$  — площадь, а  $k$  и  $z$  — две постоянные. Степенной закон SAR обычно выражают в логарифмической форме,  $\log S = \log k + z \log A$ , которая часто воспроизводится в графической форме, при этом по оси ординат откладывается  $\log S$ , а по оси абсцисс  $\log A$ , с наклоном  $z$ . Первый пример SAR, приведенный Г.К. Уотсоном, изображен в таком виде на рис. 4.1. Другая распространенная формула, приписываемая американскому экологу Г.А. Глисон (Gleason, 1922), отличается лишь тем, что не использует логарифмического преобразования числа видов:  $S = a + b \log A$ . Эта форма называется полулогарифмическим SAR. Есть и другие формы, применявшиеся экологами (например, Williams, 1995), но сейчас нет необходимости интересоваться ими.

Относительно формул, описывающих соотношение виды – площадь, можно задать три важных вопроса, выраженных в терминах статистики. (1) Подходит ли эта формула для большого количества эмпирических данных? (2)

Можем ли мы вывести эту формулу исходя из каких-то более фундаментальных экологических соображений? (3) Вопрос, связанный с предыдущим: какова экологическая интерпретация параметров, определяющих угол наклона,  $z$  и  $b$ ? Начнем с первого вопроса. Ответ на него положительный: да, степенной закон и полулогарифмическая форма SAR хорошо аппроксимируют эмпирические данные, обычно объясняя, по меньшей мере, 50% различий в числе видов (или логарифма числа видов) между разными островами, хотя это значение сильно зависит от того, в каком размерном диапазоне находятся площади этих островов. В качестве широкого обобщения степенной закон, по-видимому, работает несколько лучше (Connor, McCoy, 1979; см. их табл. 1), хотя различие столь невелико, что я не стал бы тратить время на выяснение, какая формула лучше.

**Наклон прямой при графическом изображении соотношения виды–площадь, выведенный из свойств отдельных видов.** Даже если эмпирические данные не поддерживают достаточно убедительно ни одну из предложенных формул, некоторая формула все же может быть предпочтительнее по теоретическим соображениям. Существует способ выразить параметры наклона  $z$  и  $b$  через свойства отдельных видов, что указывает на возможность вывести разные SAR из популяционной динамики одного вида (Ovaskainen, Hanski, 2003c). Чтобы это сделать, еще раз вернемся к уравнению (4.7), модели для пространственно реалистичной теории метапопуляций. Положим, как это сделали Р. Мак-Артур и Е. Уилсон в теории островной биогеографии, что колонизация происходит с материка, и в этом случае скорость колонизации для острова  $i$  не зависит от заселенности других островов. Считаем, что скорости колонизации и вымирания зависят от площади острова; тогда инцидентность (вероятность присутствия) вида  $i$  на острове с площадью  $A$  выражается как  $p_i(A) = C_i(A) / [C_i(A) + E_i(A)]$ . О. Оваскайнен и И. Хански (Ovaskainen, Hanski, 2003c) показали, что

$$z(A) = \sum_i p_i(A) [1 - p_i(A)] x_i(A) / \sum_i p_i(A), \quad (4.14)$$

где  $x_i(A) = -d \log[E_i(A)/C_i(A)]/d \log A$ . Этот результат выглядит сложным, но на самом деле он прост. Если полагать, что скорости колонизации и вымирания являются степенными функциями площади острова, как мы это делали в моделях метапопуляций в разд. 4.4, то член  $x_i$  пропорционален тангенсу угла наклона зависимости инцидентности  $p_i(A)$  от логарифма площади ( $\log A$ ) в точке, в которой  $p_i = 0,5$ ; другими словами, «крутизне» специфичной для данного вида функции инцидентности. Уравнение (4.14), таким образом, показывает, как определенные свойства видов из сообщества усредняются, чтобы получить некое свойство сообщества, а именно наклон  $z$  степенного закона SAR. Другой тип среднего значения дает наклон полулогарифмической формы SAR:

$$b(A) = \sum_i p_i(A) [1 - p_i(A)] x_i(A). \quad (4.15)$$

Наклоны этих двух форм SAR могут быть, таким образом, объяснены свойствами рассматриваемых видов, хотя на этом основании нельзя сказать, какая из формул лучше. На самом деле можно выдвинуть доводы в пользу того, что полулогарифмическая SAR представляет собой предельный случай степенной SAR (Ovaskainen, Hanski, 2003c). Теория, тем не менее, помогает интерпретировать разные SAR. Наклон зависит от видоспецифичных функций инцидентности (значений  $x_i$ ) и от скорости, с которой новые виды появляются на острове при увеличении его площади, но в случае, когда  $p_i(A) = 0,5$ , то данную площадь можно назвать критической площадью для вида  $i$ . Если логарифмы критических площадей для разных видов имеют экспоненциальное распределение, мы получаем степенной закон SAR, если эти логарифмы имеют равномерное распределение, мы получаем полулогарифмическую форму SAR (Ovaskainen, Hanski, 2003c).

Не существует общепринятой интерпретации наклонов SAR в экологической литературе (Connor, McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995; Ovaskainen, Hanski, 2003c). Это неудивительно, поскольку описанная выше теория указывает, что значение наклона зависит как от среднего значения, так и, в меньшей степени, от дисперсии видоспецифичных значений  $x_i$ , а также от характера распределения критических площадей для разных видов. Только если какой-нибудь из этих факторов постоянен, можно надеяться объяснить наклон вторым фактором. Вот один пример. Предположим, что скорость вымирания есть степенная функция площади острова,  $E_i = e/A_i^{\zeta_{ex}}$ , но что скорость колонизации от площади не зависит. В этом случае  $x_i = \zeta_{ex}$  (Ovaskainen, Hanski, 2003c), а значит, согласно интерпретации  $\zeta_{ex}$ , рассмотренной в разд. 4.4, усиление стохастичности среды приведет к более низким значениям  $x_i$  (Hanski, 1998a). С. Маттер и др. (Matter et al., 2002) вычислили наклон кривой SAR у крупных и мелких птиц отдельно для четырех групп островов в океане. Идея этого сравнения состояла в том, что мелкие виды позвоночных более подвержены негативному влиянию стохастичности среды, нежели крупные (Pimm, 1991), поэтому мелким видам должны быть присущи меньшие значения  $x_i$ , чем крупным. Более ранние результаты (Hanski, 1993; Cook, Hanski, 1995) подтверждали это предсказание. А поскольку С. Маттер и др. изучали мелких и крупных птиц на одних и тех же островах, можно полагать, что распределение критических значений площадей островов было примерно одинаковым, и значит, наклон SAR должен по существу определяться значениями  $x_i$ . В подтверждение этого авторы нашли, что наклоны были меньше для сообщества мелких видов птиц.

Соотношение виды – площадь получают, суммируя сначала число отдельных видов, встречающихся на островах, на изолированных местообитаниях или на произвольно выделенных площадях, а затем строя регрессию этих сумм относительно соответствующих площадей. Те же самые данные по

встречаемости отдельных видов на островах приводят к другому универсальному соотношению. Вначале мы вычислим количество островов, на которых встречается каждый вид, а затем нанесем на график по оси ординат эти данные (число занятых каждым видом островов), а по оси абсцисс — средние обилия соответствующих видов на тех островах, где они встречаются. Мы получим соотношение распространенность–обилие (Hanski, Gyllenberg, 1997). Важное эмпирическое наблюдение состоит в том, что широко распространенные виды, как правило, локально более обильны, чем виды с ограниченной распространенностью (Hanski, 1982; Brown, 1984). Чтобы не отклоняться далее от основной темы этого раздела, замечу, что эти два соотношения, похоже, дополняют друг друга. Если соотношение виды–площадь порождается динамикой вымирания–колонизации, то реалистичный наклон получается, только когда этот же процесс порождает положительное соотношение распространенность–обилие (Hanski, Gyllenberg, 1997; Leitner, Rosenzweig, 1997). Предполагая, что имеются различия в обилии разных видов, например, из-за различий в доступности необходимых им ресурсов (емкости среды), — виды с крупными локальными популяциями, вероятно, должны иметь широкое распространение, потому что благодаря многочисленности их локальных популяций им свойственны низкие скорости вымирания и высокие скорости колонизации. Сообщества обычно состоят из небольшого числа видов с высокой плотностью популяций и большого числа редких видов (Williams, 1964). Исходя из этих наблюдений, можно ожидать, что в пределах обширных территорий для многих видов (локально редких) характерно ограниченное распространение, тогда как лишь немногие виды (локально обычные) широко распространены. Эти различия в размерах ареалов видов могут быть порождены также и другими процессами. Теоретические исследования (Ney-Nifle, Mangel, 1999, 2000) показали, что наклон SAR мал, когда многие виды имеют небольшие ареалы, и в этом случае необходимо охватить выборкой обширный район, чтобы обнаружить большинство видов. Этот результат согласуется с результатами эмпирических исследований, показавших, что наклон обычно круче в масштабах континентов, чем в масштабах меньших территорий (Rosenzweig, 1995). На сравнительно небольших пространствах, обычно изучаемых экологами, у большинства видов достаточно обширные ареалы, покрывающие всю изучаемую площадь, тогда как на самых крупных территориях большинство видов имеют ограниченные ареалы.

**Применение соотношения виды–площадь для предсказания вымираний.** Соотношение виды–площадь применяется в природоохранной биологии для предсказания уменьшения числа видов в ответ на уменьшение площади местообитания. Основные расчеты просты. Согласно степенному закону SAR, ожидаемое число видов, встречающихся в области площадью

$A_0$ , есть  $S_0 = kA_0^z$ . Вопрос ставится так: «Каким будет число выживших видов, если площадь области  $A_0$  сократится до  $A_1$ , составляющей долю  $x$  от исходной площади,  $x = A_1/A_0$ ?» Ответ:  $S_1 = kA_1^z = k(xA_0)^z = x^z S_0$ . В словесной форме: новое и меньшее число видов получаем, умножая исходное число видов, соответствующее исходной площади  $A_0$ , на коэффициент уменьшения площади ( $x$ ), возведенный в степень  $z$ . Принимая  $z = 0,25$ , что является частым итоговым результатом эмпирических исследований островов (McArthur, Wilson, 1967; Connor, McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995), получаем, что если площадь уменьшилась до одной десятой исходного значения ( $x = 0,1$ ), то новое число видов составляет примерно половину исходного их числа (точное значение равно  $0,1^{0,25} = 0,56$ ). Именно так было выведено эмпирическое правило, с которым мы впервые столкнулись во вступлении к настоящей главе.

Очевидно, что это эмпирическое правило дает лишь приблизительное представление об отложенном вымирании. Сообщества состоят из видов, сильно отличающихся по своей экологии и по тому, как они реагируют на утрату местообитания. Реальная модель, показывающая весь механизм последствий утраты местообитания, состояла бы из совокупности моделей популяций и метапопуляций для разных видов или групп родственных видов. А прогноз на уровне сообщества возник бы как сумма предсказаний для отдельных видов, с учетом также межвидовых взаимодействий, которые могут приводить к цепной реакции видов на изменения, произошедшие с другими видами, и, в конечном счете, к вымиранию (разд. 4.2). К сожалению, построение такой модели невозможно из-за отсутствия необходимой информации.

Вот и всё, что можно сказать о теории. Теперь рассмотрим способы, которыми пользовались исследователи, на практике применяя SAR для предсказания вымираний. Эти вычисления часто приводят к разногласиям, как мы видели во вступлении к настоящей главе в связи с вымиранием птиц на о. Пуэрто-Рико. Важно обратить пристальное внимание на детали, на, так сказать, «мелкий шрифт» в расчетах вымираний. Одна из этих деталей — как вычислять исходное число видов  $A_0$ , необходимое для предсказания вымираний с помощью SAR. Этот вопрос вызвал споры в случае с вымиранием лесных птиц на востоке Северной Америки, как сообщили С. Пимм и Р. Аскинс (Pimm, Askins, 1995). В этом регионе насчитывается около 160 видов лесных птиц. Большинство лесов было сведено после колонизации региона европейцами, однако было зарегистрировано лишь четыре вымирания: странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*), каролинский попугай (*Conuropsis carolinensis*), белоклювый дятел (*Campephilus principalis*) и червеедка Бахмана (*Vermivora bachmanii*). Эти цифры представляются противоречащими теории. Если считать, что  $z$  имеет значение 0,25, которое вполне обосновывается данными (Pimm, Askins, 1995), то предсказанное число вымерших видов должно быть равно 25 в случае утраты половины площади исходных

лесов, что служит минимальной оценкой лесного покрова в 1870 г. (с тех пор на значительных площадях леса восстановились). Ясно, что число 25 не является успешным предсказанием, если истинное число вымерших видов составляет всего 4. Однако, как объяснили С. Пимм и Р. Аскинс (Pimm, Askins, 1995), эти четыре вида вымерли глобально на всей Земле, тогда как 25 — это предсказанное число регионального вымирания на востоке Северной Америки. Следует отметить, что все эти виды могли не успеть вымереть за тот краткий период, когда лесной покров был минимальным (см. разд. 4.4 о времени отклика метапопуляций на изменение среды). Число, к которому следует применять предсказание SAR, — это число видов, ареалы которых более или менее ограничены лесами на востоке Северной Америки, а это число равно 21 (Pimm, Askins, 1995). Теперь вычисление приводит к ожидаемому числу вымираний 3,3, — это настолько близко к 4, насколько вообще можно было ожидать. Такие же успешные предсказания были сделаны для лесных птиц на атлантическом побережье Южной Америки (Brooks, Balmford, 1996) и для птиц и млекопитающих на крупных тропических островах в Юго-Восточной Азии (Brooks et al., 1997, 1999). Но в этих случаях теоретические расчеты сравнивались с числом вымирающих видов, а не видов, которые уже вымерли. Взять, например, значения, полученные в работе (Brooks, Balmford, 1996), для Атлантического лесного района Бразилии, где сохранилось 12% леса и 214 эндемических видов птиц, из которых согласно прогнозу 88 видов должно исчезнуть. Действительно, 60 видов в настоящее время находятся под угрозой вымирания. В эту группу включают виды, которые имеют высокую вероятность вымереть в среднесрочной перспективе.

С помощью той же методики я вместе с Юхой Сиитоненом подсчитал ожидаемое число вымираний видов вследствие утраты природных лесов в Финляндии (Siitonen, Hanski, 2004). Эти расчеты сопряжены с рядом дополнительных сложностей по сравнению с расчетами для птиц. Причины этого следующие. (1) Информация для большинства прочих таксонов более скудная по сравнению с информацией о птицах, хотя много разнообразных видовых групп в Финляндии и других странах северной Европы изучено сравнительно хорошо. (2) Нас интересовало региональное, а не глобальное вымирание видов; к счастью, нынешняя Красная книга Финляндии (Rassi et al., 2001), в которой перечислены вымершие и вымирающие виды, вероятно, не менее исчерпывающая, чем любая другая национальная Красная книга. (3) Мы рассматривали утрату природных лесов, а не лесного покрова вообще, что вносит дополнительную сложность, поскольку существует «серая зона» лесов, более или менее похожих на природные и создающих подходящие местообитания для некоторых групп видов, адаптированных к природным лесам.

Мы проводили наши вычисления исходя из того, что общее число лесных видов в Финляндии было оценено цифрой 20 000, включая животных,

растения и грибы (Siitonen, Hanski, 2004), из которых примерно 50% встречаются лишь в южной части страны. В двух хорошо изученных группах (жуки и трутовики) число лесных видов и доля видов, ограниченных природными лесами, составляют соответственно 2 000 видов и 8% для жуков, и 215 видов и 22% для трутовиков. Считая эти цифры репрезентативными, можно оценить, что число видов, ограниченных природными лесами, составляет что-то между 500 (5% из 20 000 лесных видов, встречающихся в Финляндии) и 2 000 видов (20%). Доля видов, ограниченных природными лесами и встречающихся лишь в южной Финляндии, составляет около 6% (от общего числа лесных видов) и для жуков, и для трутовиков. Так что будем полагать, что истинное значение лежит в диапазоне от 5 до 10%. Сохранившаяся площадь природных и полуприродных лесов составляет около 1% в южной Финляндии и 10% в северной Финляндии. Применяя три заведомо не завышенные значения  $z$ , равные 0,05, 0,1 и 0,2, мы можем предсказать число вымираний лесных видов для Финляндии в целом. На рис. 4.16 показано предсказание для 18 сочетаний значений объясненных выше параметров (3 значения для  $z$ , а также 2 и 3 оценки для видов, встречающихся только в природных южных лесах и для широко распространенных лесных видов). Самая низкая оценка — это 270 видов, самая высокая — 2 100 видов, со средним 900 видов. Как эти цифры выглядят в сравнении с наблюдаемым количеством вымерших и вымирающих видов? П. Расса и др. (Rassi et al., 2001)

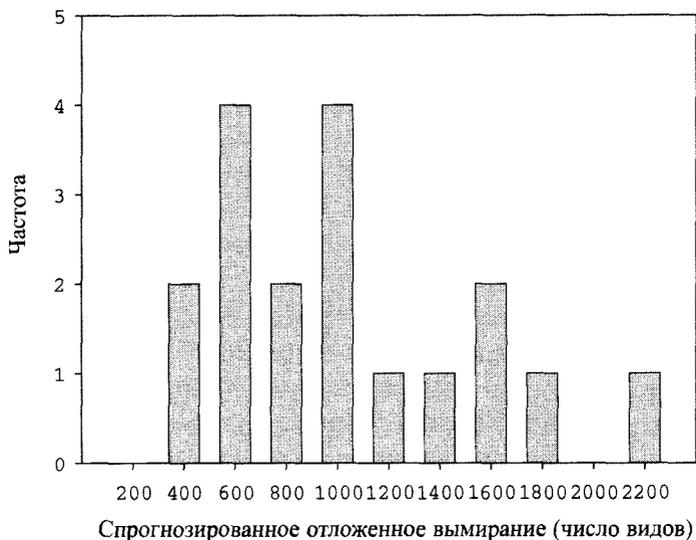


Рис. 4.16. Число лесных видов, которые должны исчезнуть (отложенное вымирание) в Финляндии. Прогноз построен на основании соотношения виды-площадь. На рисунке показано предположение для 18 комбинаций параметров, см. объяснение в тексте (Ориг.).

упоминают о 62 лесных видах, считающихся вымершими в Финляндии, и о 564 видах, находящихся под угрозой. Вместе это составляет 626 видов, но это наверняка заниженная оценка, поскольку мы можем успешно классифицировать лишь примерно 7 000 видов из общего числа 20 000. Разумное допущение состоит в том, что уровень угрозы одинаков для обеих групп видов — для тех, которых можно классифицировать, и для тех, систематика которых разработана ещё недостаточно, что увеличивает число вымерших и вымирающих видов примерно до 1 800. Кто-то может возразить, что эта оценка несколько завышена, поскольку она включает виды, которые не являются специфически зависимыми от природного леса. Однако большая часть вымирающих видов как раз зависит от природных лесов — в противном случае они не находились бы под угрозой вымирания, поскольку лесной покров как таковой имеется в изобилии. Не придавая излишнего значения второй значащей цифре предсказанного числа видов, мы можем заключить, что расчет, основанный на соотношении виды-площадь, дал оценку, сопоставимую с современным уровнем угрозы лесным видам в Финляндии.

## 4.8. Вымирания видов

Начиная с 1970-х гг., Международный союз охраны природы (International Union for Conservation of Nature, IUCN) вместе с другими организациями и с помощью многочисленных групп специалистов составляет всемирные Красные книги животных и растений. Списки видов, занесенных в эти книги, ныне основаны на критериях, принятых в 1994 г. (IUCN, 1994). По сравнению с применявшимися ранее методами оценки статуса видов, находящихся под угрозой исчезновения, новые правила основаны на количественных критериях, характеризующих текущую численность и ареалы популяций, а также их изменения в прошлом. Эти новые критерии были введены для того, чтобы оценить вероятность вымирания за определенный период времени, например, за последующие 20 лет. Виды классифицируются по трем категориям: практически исчезнувшие (*critically endangered* — CR), исчезающие (*endangered* — EN) и уязвимые (*vulnerable* — VU). Например, вид классифицируется как исчезающий, если он соответствует хотя бы одному из следующих критериев: размер популяции уменьшился, по крайней мере, на 50% за последние 10 лет или за три поколения (выбирается тот период, который продолжительнее); площадь ареала менее 5 000 км<sup>2</sup>, и популяция сильно фрагментирована, или же прогнозируются уменьшение численности популяции и сокращение ареала; популяция насчитывает менее 2 500 особей и уменьшилась, по меньшей мере, на 20% в течение последних 5 лет или двух поколений, или же прогнозируется уменьшение числа размножающихся особей; численность популяции менее 250 особей, или ареал менее 50 км<sup>2</sup>; количе-

ственный анализ жизнеспособности популяции предсказывает, что вероятность вымирания больше или равна 20% в течение 20 следующих лет или пяти поколений (выбирается более продолжительный период). Как видно из данного перечня, критерии эти вполне исчерпывающие и могут дать ясное представление об уровне угрозы вымирания в последующие десятилетия, если, конечно, имеется необходимая информация для надлежащего применения этих критериев.

В табл. 4.3 подытожена информация о числе видов позвоночных и растений, вымерших с 1600 г., а также о числе видов, которым грозит вымирание. Информация о беспозвоночных столь скудна и неадекватна, что цифры по ним не стоит даже приводить. Напротив, млекопитающие и птицы столь хорошо изучены, что почти все известные науке виды были оценены по их природоохранному статусу. Цифры, которые стоит запомнить: от 1 до 2% видов вымерло за последние 400 лет, а еще от 10 до 20% видов ныне относят к группе, которой грозит глобальное вымирание, но млекопитающих в последней группе вдвое больше, чем птиц (табл. 4.3). Среди позвоночных животных (без млекопитающих и птиц) и растений лишь около 5% видов достаточно хорошо изучены для того, чтобы можно было классифицировать степень угрожающей им опасности. Среди классифицированных видов доля вымерших составляет от 1 до 5%, но доля видов, которым угрожает исчезновение, крайне высока, от 40 до 70% (табл. 4.3). Эти последние цифры могут быть выше, чем неизвестные цифры для всех видов, включая

Таблица 4.3. Процент вымерших и находящихся под угрозой исчезновения видов позвоночных животных и растений.  
Источник: МСОП (IUCN 2003; см.: [www.redlist.org](http://www.redlist.org)).

Группы видов	Число известных видов	Процент видов, для которых был оценен природоохранный статус	Процент вымерших видов <sup>а</sup>	Процент видов, находящихся под угрозой исчезновения <sup>а</sup>
Млекопитающие	4842	99	2	24
Птицы	9932	100	1	12
Рептилии	8134	6	5	62
Земноводные	5578	7	2	39
Рыбы	28100	5	6	49
Растения	287655	3	1	69

<sup>а</sup> Эти проценты подсчитаны исходя из количества видов, для которых был оценен природоохранный статус (см. третий столбец).

те, что не были классифицированы, поскольку виды, встречающиеся на островах в океане, изучались более детально, чем материковые виды, а островные виды часто бывают уязвимыми из-за их малых ареалов и численностей популяций. За отсутствием лучшей информации мы можем полагать, что доля исчезающих видов среди млекопитающих и птиц применима к позвоночным в целом.

Я уже отмечал, что наши знания о беспозвоночных, хотя они и составляют большинство видов, настолько малы, что никаких оценок глобальной скорости вымирания получить невозможно. Дж. Томас и др. (Thomas et al., 2004b) проанализировали сокращение ареалов птиц, сосудистых растений и бабочек в Великобритании. Они обнаружили, что скорость сокращения ареалов за последние 20 лет была выше среди бабочек (71% видов сократили свои ареалы), чем среди птиц (54%) и растений (28% за 40 лет). Если считать, что причины этого упадка в Великобритании те же самые, что и во всем мире, то результат Томаса и соавторов означает, что бабочки и другие насекомые могут сокращать свои ареалы, по крайней мере, так же быстро, как птицы и растения. Следовательно, можно ожидать, что скорость вымирания насекомых примерно та же, что и у птиц.

Современную скорость вымирания видов можно приблизительно подсчитать исходя из цифр, приведенных в табл. 4.3, следующим образом. Среди наиболее изученных групп животных, например, млекопитающих и птиц около 200 видов вымерло за последние 400 лет, а всего на нашей планете их обитает 15 000 видов. Таким образом, среднюю вероятность вымирания вида за 400 лет можно оценить величиной 0,013. Эта цифра соответствует 33 вымираниям на один вид за 1 млн. лет. Время жизни вида млекопитающих, согласно палеонтологической летописи, составляет около 2 млн. лет (M. Fortelius, личное сообщение), поэтому следует ожидать 0,5 вымирания на вид за 1 млн. лет. Эти расчеты показывают, что скорость вымирания за последние 400 лет была в 66 раз выше, чем естественная скорость вымирания. Эта скорость не велика, но она скорее всего занижена, поскольку интенсивность вымирания в настоящего времени увеличивается. За последние 100 лет вымирание видов птиц происходило почти вдвое чаще, чем в период с 1600 по 1900 г. (Groombridge, 1992). Важно отметить, что если скорость утраты тропических лесов останется на современном уровне (около 1% в год, разд. 2.3), то, учитывая, что большинство видов на Земле специализированы к обитанию именно в тропических лесах и не могут выжить где-либо еще, читатель может быстро подсчитать, что предсказанная скорость вымирания должна быть намного выше, чем указывают исторические записи по птицам и млекопитающим. Скорость глобального вымирания, выраженная в процентах видов, вымирающих за десятилетие, была оценена от 1 до 5% на основе ожидаемой утраты тропических лесов (Reid, Miller, 1989; Wilson, 1989; Reid, 1992). Совершенно ясно, что если уничтожение тропических лесов в

ближайшее время не прекратится, то значительная часть видов на Земле будет утрачена уже к концу 21-го столетия.

Существенную часть среди вымерших видов составляют такие, о которых нам ничего не известно, даже то, что они существовали. Е. Уилсон (Wilson) назвал вымирание таких неописанных видов центинеланским. Название происходит от горного хребта Центинела в Эквадоре у подножия Анд, где тропические леса были сведены после освоения этого района людьми. Подобные инциденты должны постоянно происходить в тропических лесах, где значительная часть видов, в особенности насекомых и других беспозвоночных, до сих пор не описана учеными. Но центинеланские вымирания происходят также и в лесах умеренного пояса, особенно в Северной Америке, где фауна остается значительно менее изученной, чем в Европе. Н. Винчестер и Р. Ринг (Winchester, Ring, 1996) описали массивную выборку более 600 000 членистоногих, собранных на острове Ванкувер в Британской Колумбии (Канада). На идентификацию всех собранных экземпляров уйдут многие годы, но авторы уже смогли сообщить о 30 видах панцирных клещей и 8 видах жуков-стафилинид, ранее неизвестных науке. Любопытно, что половина новых клещей была найдены в высокоствольном старом лесу, где они населяли наземный покров, состоящий из трех видов мхов. Но никаких новых видов не было найдено за пределами старого леса.

**Сокращение материковых ареалов.** Общая закономерность в географическом распределении видов состоит в том, что плотности популяций обычно убывают от центральных частей ареала к его периферии, и популяции на периферии часто бывают более фрагментированы и более подвержены временным колебаниям численности, чем популяции в центральных частях ареала (Brown, 1995; Maurer, 1999). Когда численность и ареал вида сокращаются, следует ожидать, что периферийные популяции будут наиболее уязвимыми, тогда как популяции в центральных частях ареала окажутся наименее пострадавшими. Для проверки этого предположения о сокращении ареалов Р. Чэннел и М. Ломолино (Channell, Lomolino, 2000) проанализировали данные, относящиеся к 245 видам, представляющим разные систематические группы на нескольких материках. Они обнаружили четкую закономерность, однако прямо противоположную той, которая ожидалась: большинство видов, для которых произошло существенное (и часто быстрое) сокращение ареала, сохранились на периферии, а не в центре их исторического ареала (на рис. 4.17 приведены некоторые примеры). Почему же Р. Чэннел и М. Ломолино получили такой неожиданный результат — и был ли этот результат действительно неожиданным? Теоретическое предсказание исходит из предположения, что снижение распространенности и обилия происходит по причинам, существенно не меняющим окружающую среду. Разумеется, это не то, что происходит в современном мире. Главная причина со-

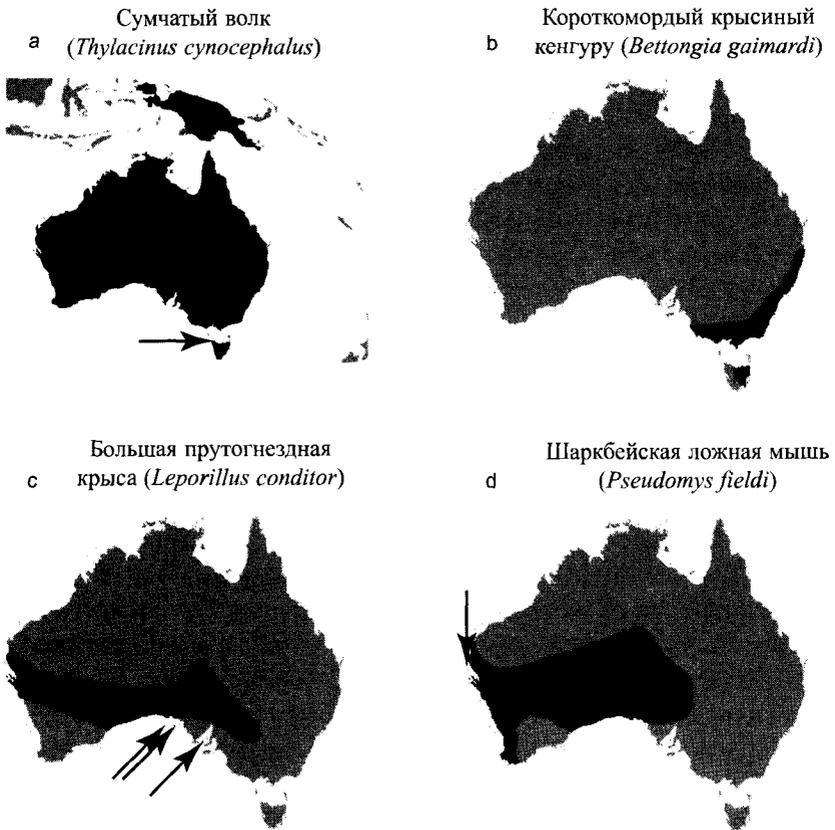


Рис. 4.17. Особенности сокращения ареалов 4 австралийских видов, исторические ареалы которых включали как острова, так и гораздо более обширные территории на австралийском материке. (a) Сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*), (b) Короткомордый крысиный кенгуру (*Bettongia gaimardi*), (c) Большая прутогнездная крыса (*Leporillus conditor*) и (d) Шаркбейская ложная мышь (*Pseudomys fieldi*). Исторические ареалы показаны темно-серым, современные ареалы черным или стрелками. (Из работы Channell, Lomolino, 2000).

кращения ареалов — это утрата местообитаний. Следовательно, пространственные аспекты этой утраты, а не естественные популяционные процессы, — вот что определяет закономерности сокращения ареалов. По-видимому, сохранившееся местообитание чаще бывает расположено на окраинах материков или в периферических частях биомов, что и объясняет результат, полученный в работе (Channell, Lomolino, 2000).

Большое количество хорошо документированных случаев вымирания птиц и представителей других групп животных на океанических островах может создать впечатление, что островные виды особенно подвержены вымиранию.

ям, тогда как виды, населяющие обширные территории сравнительно менее уязвимы. Но результаты только что цитированной работы (Channell, Lomolino, 2000), приводят к противоположному выводу. Л. Манне и др. (Manne et al., 1999) специально сравнивали вымирания птиц на островах и на обеих материках Нового Света. Они обнаружили, что при схожих размерах ареалов виды на материке находятся в более уязвимом положении, чем виды на островах. Суть дела в том, что материковые виды могут быть так же уязвимы, как и островные. Закономерности, документированные Р. Чэннелом и М. Ломолино (Channell, Lomolino, 2000), показывают, что разнообразные антропогенные факторы зачастую приводят к исчезновению видов, которые некогда встречались повсеместно на огромных пространствах материков.

Случаи исчезновения видов, описанные в работах (Channell, Lomolino, 2000; Manne et al., 1999), связаны с утратой и деградацией местообитаний, но также, возможно, и с такими факторами, как воздействие чужеродных видов, завезенных людьми, прямое преследование и так далее. В будущем еще один фактор вызовет огромные изменения видовых ареалов и увеличит риск глобального вымирания видов: изменение климата. Дж. Томас и др. (Thomas et al., 2004a) предположили, что подходящие местообитания, доступные для многих видов, быстро исчезают из-за изменений климата. Они изучили выборку, в которую вошло более 1 100 видов, обитающих в ряде регионов, которые покрывают 20% поверхности суши Земли, и заключили, что от 15 до 37% видов будут «подвержены вымиранию» в течение 50 лет. Иными словами, эти виды окажутся под угрозой исчезновения, с большим или меньшим риском вымереть в течение 100 лет. Хотя некоторые допущения, лежащие в основе работы Дж. Томаса и др. (Thomas et al., 2004a), могут быть поставлены под сомнение, итоговый вывод остается тем же — и это страшно, поскольку изменение климата до 2050 года практически невозможно предотвратить. Меры, направленные на борьбу с изменением климата, абсолютно необходимы, и то, насколько быстро и эффективно они будут реализованы, в значительной степени определит, наряду с другими факторами, будущее Земли. Но мы должны также признать необходимость мер, способных смягчить последствия изменения климата, которое неизбежно в следующие десятилетия. Я вернусь к этим вопросам в следующей главе при обсуждении стратегий выбора охраняемых территорий.

#### **4.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить**

**Метапопуляции.** Метапопуляция — это совокупность из более или менее обособленных локальных популяций, связанных миграцией и генными потоками. Метапопуляционная структура особенно распространена среди видов, населяющих сильно фрагментированные ландшафты, а также среди

беспозвоночных, населяющих дискретные микроместообитания. Классические метапопуляции регионально выживают благодаря стохастическому равновесию локальных вымираний и повторных колонизаций. Пространственно реалистичная теория метапопуляций включает допущения о влиянии площади участков местообитания и их связности на скорости локального вымирания и повторной колонизации, и эта теория предсказывает условия, при которых метапопуляция может выживать во фрагментированном ландшафте.

**Локальное вымирание: размер популяции и площадь участка.** В сотнях эмпирических исследований было показано, что независимо от фактической причины вымирания его риск для популяции увеличивается с уменьшением размера популяции. Риск локального вымирания также возрастает с уменьшением площади участка местообитания, поскольку мелкие участки обычно населены небольшими популяциями. Исчезновение локальных популяций связано с быстро убывающим биоразнообразием в большинстве экосистем. Каталог «Живая Планета» (Living Planet Index), вобравший в себя информацию о трендах популяций сотен лесных, пресноводных и морских видов, показывает общее сокращение биоразнообразия на 37% в период с 1970 по 2000 г. Глобальное вымирание видов необратимо и потому наиболее опасно для биоразнообразия нашей планеты, тогда как локальные и региональные вымирания видов наносят ущерб многим прямым и косвенным выгодам, которые можно было бы получить от биоразнообразия.

**Порог вымирания и отложенное вымирание.** Для долговременного существования метапопуляции необходимо, чтобы скорость возникновения новых локальных популяций была достаточно высока и компенсировала бы локальное вымирание. Но этого не происходит, если участки местообитания очень малы, что обуславливает высокую скорость вымирания, или если эти участки сильно изолированы, что снижает скорость повторных колонизаций. Порог вымирания — это тот случай, когда повторные колонизации едва восполняют локальное вымирание; ниже порога вымирания метапопуляция вымрет, даже если некоторое количество подходящих местообитаний все еще сохраняется в данном ландшафте. Те виды, которые находятся ниже порога вымирания, но еще не успели вымереть, оказываются в состоянии «отложенного вымирания» и составляют определенную категорию для данного видового сообщества. Эти виды вымрут, если только качество среды не улучшится в достаточной степени для того, чтобы они вновь поднялись выше порога вымирания.

**Соотношение виды – площадь.** Когда площадь местообитания увеличивается, число видов в сообществе, населяющем это местообитание, тоже увеличивается. Для такого соотношения виды – площадь имеется несколько причин. Одна из них — это высокий риск вымирания немногочисленных популяций, обитающих на небольших площадях. Другая причина — довольно большое разнообразие условий среды, характерное для обширных террито-

рий, что способствует встречаемости большего разнообразия видов. Логарифм числа видов имеет тенденцию линейно возрастать как функция логарифма площади, причем значение угла наклона 0,25 часто выявляется для островов и подобных островам изолированных местообитаний. Такое соотношение «виды – площадь» приводит к эмпирическому правилу, согласно которому, когда утрачивается 90% площади местообитания, около половины видов соответствующего сообщества в итоге вымирает.

**Вымирания видов.** Долговременный тренд за последние 500 млн. лет состоял в постепенном эволюционном развитии все более разнообразной биоты. Естественная скорость вымирания видов отчасти обусловлена эволюционным преобразованием старых видов в новые, а не исчезновением целых филогенетических линий. Для млекопитающих в палеонтологической летописи имеется множество данных, позволяющих оценить естественную скорость вымирания видов, — было вычислено, что современная скорость вымирания в 100–200 раз выше естественной. Оценки, основанные на других данных, указывают, что современная скорость глобального вымирания выше естественной от 100 до 1 000 раз. Прогнозируется, что скорость вымирания будет быстро возрастать в текущем столетии из-за утраты местообитаний и изменения климата.

# ГЛАВА 5. УСКОЛЬЗАЮЩИЙ МИР

## Вступление

8 июня 2003 г. Солнечно. Утром я покинул город Турку, расположенный на юго-западе Финляндии, и направился на север по дороге № 204. Пейзаж представляет собой мозаику бореальных лесов, возделываемых полей и пастбищ. Люди живут в небольших деревнях и хуторах. Безлесные участки невелики, — в основном, не больше нескольких десятков гектаров. Это север, 60° с.ш.; большинство жителей Земли сочли бы здешние места непригодными для продуктивного сельского хозяйства. Однако, не считая нескольких голодных лет, случившихся до 2-й половины XIX в., финны все же смогли безбедно прожить здесь в течение последних столетий. Здешние леса не радуют взор большим разнообразием, видов деревьев немного: ель, сосна, два вида березы, осина. Многие европейцы посчитали бы такой лес почти нетронутым, но в действительности это далеко не так. Хотя деревья и не высажены рядами, практически весь лес интенсивно используется.

Цель моего приезда — Пуккипало, участок старого леса в 50 км на север от Турку, в Национальном парке Курьенрахка (Kurjenrahka). На сайте Службы лесов и парков сообщается, что этот парк — самый большой и самый разнообразный по видовому составу комплекс торфяников на юго-западе Финляндии. То, что этот заповедник площадью в 2540 га — самый крупный охраняемый торфяник на юго-западе Финляндии, страны, где более 1/3 территории занято торфяными и другими типами болот, составляющими в общей сложности 10 млн. га, — само по себе говорит о многом. В Курьенрахка торфяник занимает площадь в 2 000 га. Остальные 500 га — это леса, из которых 50 га — старый лес Пуккипало. Ханну Ормио (Hannu Ormio), мой друг из Службы лесов и парков, прислал мне комплект карт с детальной информацией о старом лесу Пуккипало. Он выглядит как небольшой прямоугольник, 900 × 600 м. На всех картах леса делятся на участки неправильной формы, с относительно однородным составом и структурой. Лес в Пуккипало разделен на 20 таких участков. Из этих карт наиболее впечатляет та, на которой показан возраст деревьев. Участки с возрастом >150 лет закрашены красным, и видно, что большинство участков на прилегающей территории имеют возраст <60 лет, — такие леса изображены вплоть до обреза карты. Таким образом, Пуккипало — это совершенно изолированный участок старого леса. Объём древесины составляет 220 м<sup>3</sup>/га. К сожалению, нет карты с указанием объемов мертвой древесины, которые невозможно рассчитать по аэрофотоснимкам и снимкам со спутника. На большинстве участков преобладает сосна, но встречаются участки с доминированием ели и участки со смешанным древостоем.

Вчера вечером я изучал аэрофотоснимки, показывающие лесную дорогу, ведущую в самый южный уголок Пуккипало. Эту дорогу я и выбрал. На аэрофотоснимках были видны соседние участки с полянами, на которых стояли отдельные деревья. Для исследователя вроде меня просто замечательно иметь всю эту информацию. Я хорошо представляю себе, что именно увижу, и еще не побывав на месте, могу сравнить экологические характеристики данного леса с тем, что мне известно о многих других лесах. Фактически такая информация охватывает все леса Финляндии, а это более 20 млн. га. Информационная технология стала неотъемлемой частью промышленного лесоводства. Количество древесины и виды деревьев в пределах каждого гектара можно оценить по информации из космоса. Леса расчищаются специальной техникой (харвестерами), которая оборудована компьютерами. Каждое срубленное дерево измеряется в процессе разделки, а информация о нем дополняет и без того обширную базу данных. Лесовозы, собирающие бревна по всей огромной сети лесных дорог (а это около 140 000 км в Финляндии), пользуются спутниковой навигацией, чтобы не пропустить даже небольшие штабеля бревен. Сложные компьютерные алгоритмы применяются при расчетах наименее затратных маршрутов для этих лесовозов. Такой объем информации и возможность учесть практически каждое крупное дерево на всех 20 млн. га леса делают мир более тесным. Эти 20 млн. га леса покажутся огромной территорией туристу, который попробует ее пересечь, но в базе данных эти 20 млн. га — пустыки для человека с подходящим набором компьютерных программ и умением ими пользоваться.

Я вхожу в лес. Граница между участком молодого сосняка и охраняемой частью леса видна отчетливо, но сама структура этого старого участка довольно обычна. Преобладают сосны, как и рассказали мне карты, а на скалистых обнажениях имеется несколько открытых участков. Пни отсутствуют, и не заметно следов прежнего лесопользования, хотя небольшая табличка у входа сообщает посетителю о вырубке в прошлом отдельных крупных деревьев. Пройдя несколько метров, я оказываюсь на участке с преобладанием ели. Везде встречается сухостой, но количество упавших стволов меньше, чем я ожидал. Нет явных следов прошлых лесных пожаров. Я перехожу через старый ров. Давным-давно кто-то пытался осушить небольшой заболоченный ельник. И вдруг все кончается: я прошел старый лес всего за несколько минут.

Страница на сайте Службы лесов и парков сообщает, что Пуккипало отличается высоким видовым разнообразием клопов и жесткокрылых, в том числе видов, находящихся под угрозой исчезновения, — вроде клопа подкорника раскрашенного (*Aradus pictus*), клопа подкорника березового (*Aradus betulinus*) и жука-щитокрылки (*Calitys scabra*). Жаль, что меня не сопровождает никто из коллег, хорошо разбирающихся в жуках. Далее на этом сайте сообщается: «Пуккипало имеет самый богатый набор видов сапрофитных

грибов, включая такие формы, как трутовик розовый (*Fomitopsis rosea*) и трутовик лапландский (*Amylocystis lapponica*). Это означает, что гниющая древесина присутствует здесь постоянно, причем по региональным меркам очень давно». Я знаю эти виды, но не могу их найти, — возможно, они есть на том конце участка, который я не посетил. Если они еще сохранились здесь, им некуда отсюда мигрировать, так как другие подходящие для этих видов местообитания находятся слишком далеко.

\* \* \*

Я выхожу из старого леса, и передо мною снова современный пейзаж — леса интенсивно используются человеком, болота осушены. Но день еще не закончен. Пуккипало расположен всего в 25 км от того места, где Карл Рейнгольд Зальберг (Carl Reinhold Sahlberg), профессор экологии и ботаники в 1828 г. или несколько раньше собирал типовые экземпляры жука *Pytho kolwensis*. Личинки этого жука несколько лет назад показал мне Лаури Сааристо (Lauri Saaristo) в северо-восточной Финляндии, и об этом я писал во вступлении к главе 1. К сожалению, типовые экземпляры тех самых жуков, которых собрал и описал как новый для науки вид сам профессор Зальберг, утеряны. Их не увидишь в музеях естественной истории Хельсинки и Турку, где хранятся коллекции Зальберга. А мне хотелось бы посмотреть на эти маленькие черные создания и испытать то особое чувство, какое испытываешь, созерцая оригиналы Рембрандта. В музее г. Турку в качестве типовых хранятся два экземпляра *P. kolwensis* из той же местности; их отловил Иоганн Рейнгольд Зальберг, внук Карла Зальберга, профессор энтомологии (традиции ценились в те времена: сын, внук и даже правнук Карла Зальберга — все они были профессорами энтомологии). Иоганн Зальберг жил с 1845 по 1920 г., и жуки эти, вероятно, собраны после 1865 г.

Я наводил справки о том месте, где были собраны типовые экземпляры. Никаких достоверных свидетельств не сохранилось. В ту эпоху энтомологи не сообщали подробных сведений о том, где именно и когда были обнаружены насекомые, которых они собирали. Возможно, тогда казалось, что в нашем мире все настолько стабильно, что такие сведения не имеют значения. Однако Ильпо Маннеркоски (Про Mannerkoski) из Финского института окружающей среды, исходя из существующих данных, все же сделал вывод о том, что первоначально этот вид был обнаружен на участке леса, называвшемся Кольва (Kolva), — отсюда и научное название жука. Ильпо заключил, что самым вероятным местом его обнаружения был некий квадрат площадью 1 км<sup>2</sup> у юго-западного берега озера Пихайярви (Pyhäjärvi). Карл Зальберг владел в здешних местах солидным поместьем и даже частью этого леса (Kontkanen, 1929). Мне потребовалось менее часа, чтобы проехать по небольшим дорогам из Пуккипало к тому месту, где, по всей вероятности, Карл Зальберг нашел типовые экземпляры *Pytho kolwensis* 175 лет назад.

Существует краткое описание того, как выглядела местность Кольва (Kolva) в мае 1828 г., оставленное самим профессором Зальбергом. Уунио Саалас (Uunio Saalas), правнук Карла Зальберга, нашел это описание среди бумаг покойного отца и благоразумно законспектировал их в 1932 г. (Saalas, 1932). Вот выдержка из описания Карла Зальберга: «Наблюдателя поражает природа этого леса [Кольва]. Сначала удивительная прогулка по темному участку леса, в котором лишь редкие дуновения ветра и проблески дневного света достигают лесной подстилки. А затем энтомолог, преследуя убегающее насекомое, натывается на ужасное нагромождение древесных стволов, поваленных бурями и лесными пожарами, через которые почти невозможно пробраться. В этих древних лесах можно встретить всевозможных редких обитателей северных стран». Далее Карл Зальберг приводит два перечня видов жуков, собранных им самим и его коллегами за два дня пребывания в лесу Кольва и окрестностях. Первый список из восемнадцати видов, собранных 19 мая 1828 г., по мнению Зальберга, заслуживает особого внимания. Он действительно замечательный, так как содержит не только названия видов, но также количество особей каждого вида, обнаруженных за 6 часов, — количественная выборка жуков, собранных в 1828 году! Эти записи напоминают мне исследования по естественной истории в сельской местности Англии, проведенные Гилбертом Уайтом (Gilbert White) и опубликованные в «Естественной истории Сельборна» (Selborne). О них писал Джон Лоутон (John Lawton, 2000) во второй своей книге из серии «Лучшие работы по экологии» («Excellence in Ecology»). Список из 18 видов, составленный Зальбергом, скорее всего, включал 19 видов, так как одну пару видов не различали в начале 1800-х гг., и оба этих вида, как известно, встречались в местах сбора материала. Из 19 видов один в настоящее время исчез на территории всей страны, и еще четыре находятся под угрозой исчезновения. Кроме того, считается, что около половины этих видов (8) исчезло в ряде районов на юге Финляндии, или же их численность чрезвычайно сократилась (I. Mannerkoski, личн. сообщ.).

Я приезжаю на берег озера Пихайарви и посещаю Хувитус (Huvitus) — деревушку, где располагается центр реабилитации детей и подростков. Нескольким небольшим бревенчатым хижинам, которые, наверно, используются как амбары, должно быть более 100 лет, а, возможно, они намного старше. Эти постройки принадлежали профессору Карлу Зальбергу 150 лет назад. Покинув свою кафедру в Хельсинки, он переехал в 1841 г. в загородный особняк и примерно в 1850 г. разбил здесь, у озера Пихайарви (Puhajarvi), большой фруктовый сад. Это было нелегкое предприятие. Земля считалась подходящей, но каменистой; потребовалось 5 000 человеко-дней, чтобы убрать камни. Зальберг все завершил, посадив 1 227 яблонь, слив и груш — тогда это был, очевидно, самый большой фруктовый сад в стране (Kontkanen, 1929). Небольшой яблоневоый сад и до сих пор существует в Хувитусе.

Склоняясь над картой, я ищу поблизости лесные массивы с преобладанием ели. Этот лесной район уже более нельзя считать нетронутым; я видел небольшие поля и пастбище с дюжиной лошадей недалеко от Хувитус, а пейзаж вдоль дороги представлял собой обычную мозаику из вырубок, молодого леса и деревьев с возрастом от 60 до 80 лет. Отъехав не более одного км, я выбираю небольшую дорогу, ответвляющуюся от главной между Хувитус и берегом озера Пихайарви. Останавливаюсь там, где ели кажутся самыми высокими. Войдя в лес, я приятно удивлен. Подстилка покрыта мхом, травами, папоротниками, а многие деревья, должно быть, старше 100 лет. Что еще удивительнее, много крупных упавших и оставленных на месте стволов. Я смотрю на один такой ствол и вспоминаю, что рассказывал мне Лаури Сааристо о необходимых условиях, которым должно отвечать местообитание жука трухляка (*Pytho kolwensis*) (см. вступление к главе 1). Насколько я могу судить, ствол, лежащий передо мной, как раз отвечает этим условиям. Голыми руками я отрываю кусочки гниющей коры. Я уверен, что с точки зрения *P. kolwensis* ствол вполне подходящий. Вскоре я нахожу еще три таких же ствола. Пройдя 100 м, я попадаю на лесную делянку, где производятся санитарные рубки. Небольшой участок леса, в который я по счастливой случайности забрел, имеет площадь всего несколько гектаров. Здесь я обнаруживаю кое-что еще — небольшой знак, сообщающий, что этот крошечный пятчок — охраняемая территория. Кто-то из частных владельцев решил не расчищать свой лес, предпочтя оставить его таким, каков он есть.

Я не нашел личинок жука трухляка (*Pytho kolwensis*), но мне встретилось множество личинок жука усача рагия ребристого (*Rhagium inquisitor*) — его спутника в лесах северо-восточной Финляндии, где Лаури Сааристо показал мне этот вид. Со времен Карла Зальберга ареал *P. kolwensis* отступил на 500 км к северу, при этом в центральной Финляндии известна только одна его популяция, полностью изолированная от тех нескольких, что еще существуют на северо-востоке, — одну из которых я и посещал. И все же этот вид ассоциирован с елью, доминирующим видом деревьев по всей Финляндии. Он весьма обычен для природных лесов. Трудно себе представить, как этот вид мог почти полностью исчезнуть на такой большой территории.

## 5.1. Утрата местообитаний и вопросы их сохранения

Утрата местообитаний — самая значимая причина вымирания популяций и видов (Wilkove et al., 1998), и вследствие этого охрана местообитаний является первоочередной задачей. Хотя связь между количеством и качеством местообитаний и жизнеспособностью популяций представляется сегодня такой очевидной, а многие местообитания в большинстве частей света под-

вергались значительному влиянию человеческой деятельности в течение сотен и даже тысяч лет, — только в последние десятилетия острота этой проблемы стала ясно осознаваться. Одна из причин такого позднего осознания — то, что биологические основы охраны живой природы выделились в отдельную дисциплину только в 1970-е гг. (Simberloff, 1988).

Исторически законодательная деятельность, относящаяся к вопросам природных популяций и видов, была направлена на сохранение ценных биоресурсов или на охрану охотничьих угодий аристократов и других землевладельцев. Законы о земле короля Магнуса Эриксона (Magnus Ericsson) в Швеции (1347 г.) и короля Баварии Кристофера (Christpher) запрещали охотиться на дичь и пушных зверей на землях, являвшихся собственностью других землевладельцев (Vuorisalo, Laihonen, 2000, см. ссылки там же). Исключения составляли крупные хищные млекопитающие, на которых можно было охотиться всюду. Соответствующие законы в Швеции (в состав которой в то время входила и Финляндия) приказывали убивать «вредных» животных. Примечательно, что указ короля Карла IX запрещал охоту на тетеревиных токах еще в 1608 г. (Haltia, 1950), хотя и в последующие столетия такая охота была весьма распространена. Очевидно, в северной Европе уже в позднем средневековье существовала озабоченность последствиями воздействия человека на ценных охотничьих животных. Подобным же образом интенсивное сведение лесов фермерами, применявшими рубки и выжигания, вызывало тревогу в северной Европе еще в XVII и XVIII вв., — правда, сохранить стремились не местообитания, а лесные ресурсы, необходимые для более важных целей, например, для заготовки крепежного леса и пиломатериалов (Kuisma 1993). Охраняемые территории существовали в Индии с IV в., а в Океании и на других островах были леса, объявленные «табу», что успешно защищало эти территории в течение столетий (Groombridge, 1992).

Эпоха сохранения местообитаний началась в северной Европе и др. местах в XIX в. Изначально такие действия обосновывались необходимостью защитить живописные ландшафты и нетронутую природу. В Финляндии первым примером охраны живописных ландшафтов был указ императора Александра I от 1802 г., запрещающий рубку деревьев в лесу Пункахарю Эскер (Punkaharju Esker) (Borg, 1984). При этом идея создания национальных парков как образцов нетронутой природы была озвучена знаменитым шведским исследователем А.Э. Норденшельдом только в 1880 г. Следует отметить, что Йеллоустонский национальный парк США был создан еще в 1872 г., — в первую очередь благодаря уникальной геологии этой территории. Количество охраняемых территорий быстро возрастало после Второй Мировой войны, а сейчас их площадь составляет 11,5% поверхности суши (Chape et al., 2003). Площадь эта не так уж мала, но следует отметить, что только 35% охраняемых территорий относятся к двум высшим категориям в соответствии с классификацией охраняемых территорий Международного

союза охраны природы (МСОП). Это — заповедники со строгим режимом охраны нетронутой природы и национальные парки. Остальные 65% составляют памятники природы, природные резервации, в которых возможна хозяйственная деятельность человека, а также охраняемые ландшафты и сырьевые заказники, где такая деятельность подвержена лишь некоторым ограничениям. Более того, значительная часть общей площади охраняемых территорий I и II категории, признанных заповедниками и национальными парками, находится в непродуктивных и бедных видами экосистемах. Самая большая в мире охраняемая территория в северо-восточной Гренландии занимает около 1 млн. км<sup>2</sup>, и она одна составляет 17% общей мировой площади охраняемых территорий категории I и II. Тем не менее, обнадеживает то, что общая площадь охраняемых территорий постоянно увеличивалась на протяжении последних 100 лет.

Охрана природы как наука зародилась в середине 1970-х гг. по двум основным причинам: (1) беспокойство о том, что мелкие популяции могут потерять свою жизнеспособность из-за инбредной депрессии и падения генетического разнообразия и (2) применение динамической теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1967) к наземным заповедникам (Simberloff, 1988; Hanski, Simberloff, 1997). До этого времени заповедники и др. природоохранные территории создавались либо для охраны действительно уникальных природных объектов, либо в тех регионах, где поддерживать режим сохранения было чрезвычайно легко - в основном, в непродуктивных экосистемах. Теперь же островная теория поставила перед экологами вопрос: «Что предпочтительнее при прочих равных условиях, — взять под охрану данную территорию как одно целое и создать несколько крупных заповедников, или же создать большое число малых заповедников?» Дебаты относительно SLOSS обсуждались нами в разд. 3.4. Это был новый подход, но практически неприменимый к обширным территориям, которые в первую очередь интересовали сторонников охраны природы. На Земле очень мало территорий, где экологические, экономические и социальные ограничения позволили бы сделать реалистичный выбор между одним крупным заповедником и несколькими малыми. Тем не менее, дискуссии в рамках SLOSS позволили поставить вопрос о разных способах охраны местообитаний на основе популяционной биологии, и, таким образом, подготовили почву для последующего рассмотрения проблемы выбора заповедных территорий, обсуждаемой в разд. 3.4. И хотя до сих пор научные критерии выбора заповедных участков почти не повлияли на практику создания новых заповедников, это положение может измениться в будущем.

Основная цель, которой руководствуются специалисты при выборе территории для заповедника, — это обеспечение охраны максимального числа видов на территории, предназначенной для сохранения среды обитания (разд. 3.4). А. Родригес и др. (Rodrigues et al., 2004) попытались установить, ареа-

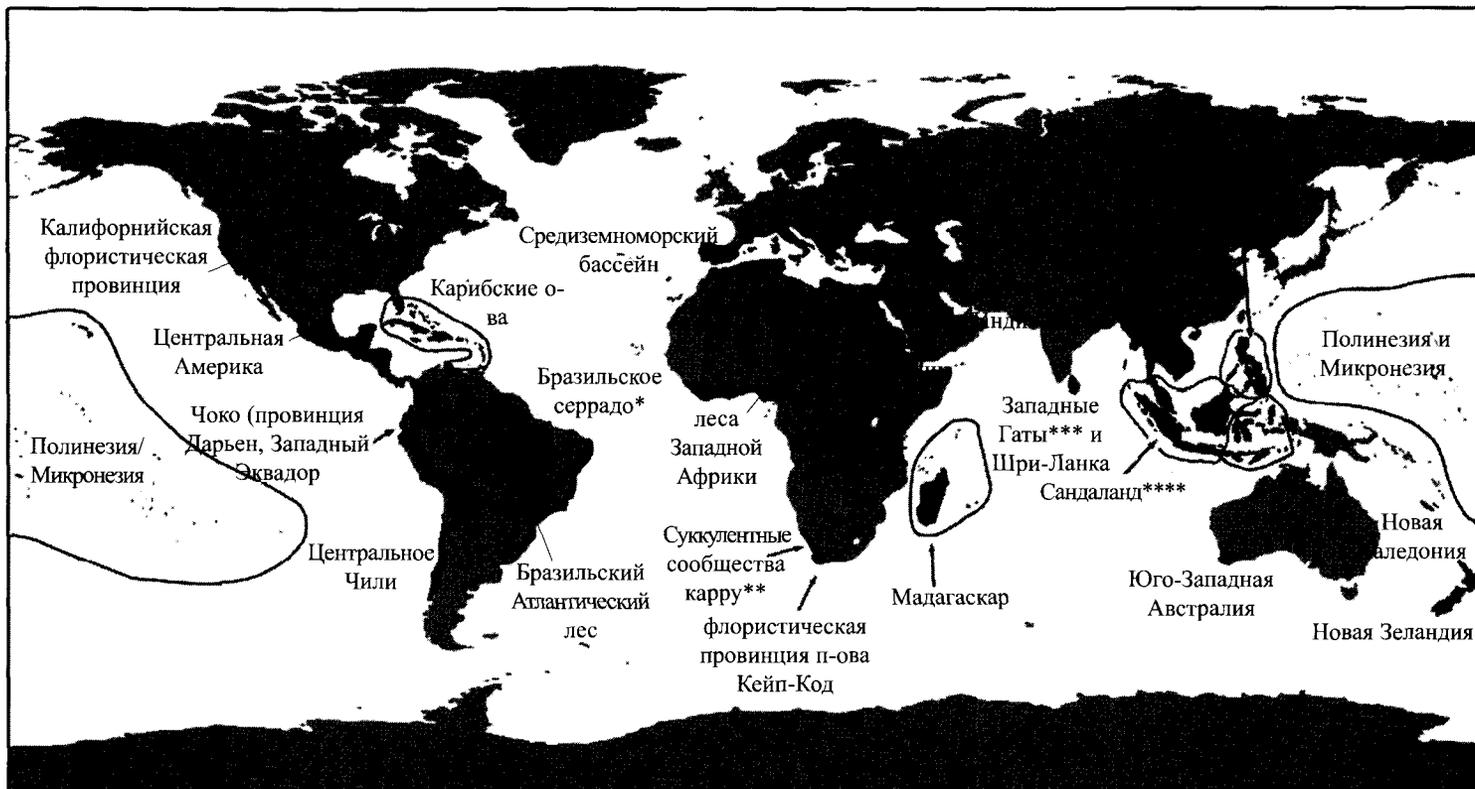


Рис. 5.1. Карта 25 центров биоразнообразия планеты (Myers et al., 2000).

\* серрадо (serrado) — равнина с травянисто-злаковой растительностью, расположенная среди густых лесов. — Прим. пер. \*\* карру (karoo) — плато, покрытое полупустынной растительностью из низкорослых кустарников — Прим. пер. \*\*\* Гаты (ghat, ghaut) — горная цепь, тянущаяся вдоль западного побережья п-ова Индостан — Прим. пер. \*\*\*\* Сандаланд (Sundaland) — запад Индо-Малайского архипелага. — Прим. пер. \*\*\*\*\* Валласеа (Wallacea) — о-в Сулавеси и Восточная часть Индонезийского архипелага. — Прим. пер.

лы скольких видов, обитающих на Земле, попадают в глобальную сеть охраняемых территорий, охватывающую 11,5% всей поверхности суши (Chape et al., 2003). Они определили, что в выборке, составляющей более чем 11 тыс. видов млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий, — 12% видов не были представлены ни на одной из охраняемых территорий (так называемые «выпавшие виды»). Если рассматривать только охраняемые территории площадью более чем 1 000 га, поскольку популяции на меньших территориях менее жизнестойки, то процент выпавших видов удваивается до 25%. Главной причиной, почему так много видов остается за пределами охраняемых территорий, оказывается нехватка заповедников в определенных частях планеты, где распространены эндемичные виды. Существующая сеть охраняемых территорий работает лучше, чем гипотетическая сеть, равномерно покрывающая Землю, но несколько хуже, чем альтернативная сеть с такой же общей охраняемой площадью, но с предпочтительным размещением заповедников в тропических регионах (Rodrigues et al., 2004). Несомненно, сеть охраняемых территорий с имеющейся на данный момент общей площадью была бы особенно эффективна, если бы она охватывала 25% признанных наиболее значимыми по биоразнообразию мест земного шара (рис. 5.1; Myers et al., 2000). Такие места, составляя только 1,4% всей поверхности суши, включают 44% видов сосудистых растений, 35% птиц, млекопитающих, рептилий и амфибий. Кроме того, авторы (Myers et al., 2000) представили цифры затрат на охрану очень важных в плане биоразнообразия территорий: 500 млн. евро в год. Даже если бы эта цифра была в десять раз занижена, охрана особо важных для биоразнообразия территорий требует ничтожной доли от прибылей мировой экономики. То обстоятельство, что на практике эта задача совсем не тривиальна, показывает недостаточное внимание к сохранению биоразнообразия.

В последние годы возникла новая проблема, о которой исследователи, работающие над стратегией выбора территорий для заповедников, раньше не задумывались. Это изменение климата, которое подвергло сомнению ключевое предположение о том, что выбор заповедников на больших территориях может осуществляться без учета динамики пространственного распределения видов (разд. 3.4). Анализируя состояние восьми крупных национальных парков США, К. Барнс и др. (Burns et al., 2003) предсказали вымирание до 20% видов млекопитающих этих парков из-за изменившейся географии их местообитаний. Можно ожидать, что в дальнейшем виды будут исчезать из-за взаимодействий аборигенных видов и видов, которые начнут проникать в национальные парки с более южных территорий. Изменение климата — очень серьезная проблема, поскольку оно неизбежно и будет настолько сильно воздействовать на большую часть природных местообитаний, что в той или иной степени наверняка повлияет на большинство видов. Проведенный анализ (Thomas et al., 2004a) предсказывает, что четверть видов, существующих на

Земле, может оказаться под угрозой к 2050 г., так как изменение климата по существу уничтожит большую часть местообитаний (разд. 4.8). В некоторых биомах воздействие будет особенно сильным. С. Уильямс и др. (Williams et al., 2003), основываясь на прогнозе Межправительственного Совета по изменению климата (Houghton et al., 2001), пришли к выводу, что повышение температуры на 5 °C вполне возможно. Но такое потепление вызовет исчезновение более половины из 65 эндемичных видов позвоночных, как это следует из модели, созданной авторами применительно к влажным тропическим лесам Австралии. Понятно, что если изменение климата сокращает площадь доступных местообитаний практически до нуля, то выбор альтернативных территорий для создания заповедников не поможет. Единственным спасением будет быстрое эволюционное изменение самих видов.

Биологи-эволюционисты зарегистрировали возрастающее число примеров быстрого эволюционного изменения видов (разд. 3.7). Но не стоит надеяться, что такие изменения создадут реальную альтернативу исчезновению видов, которое последует за исчезновением их местообитаний. К счастью, не все виды в равной степени обречены подвергнуться вышеуказанному воздействию. Важно помнить, что хотя сейчас мы уже не можем повлиять на предсказанные изменения климата к 2050 г., пока ещё не поздно принять соответствующие меры, которые могут дать эффект к 2100 г. Во всяком случае, это гораздо лучше, чем ничего не делать (Anonymous, 2001).

Прогнозируемые сценарии изменения климата ведут к таким радикальным изменениям местообитаний во многих частях земного шара, которые неизбежно окажут воздействие на географические ареалы большинства видов. Для большей части мира это не является чем-то новым во временном диапазоне десятков тысяч лет, так как ледниковые периоды вызывали даже более драматичные изменения в распределении видов. Новым для последующих 100 лет окажется большая скорость изменений окружающей среды и, соответственно, необходимость для видов «двигаться» быстрее при освоении благоприятных местообитаний. Кроме того раньше никогда не было такой сильной фрагментации многих ландшафтов, усложняющей дальние миграции. Анализ изменений ареалов у бабочек в Великобритании за последние 30 лет демонстрирует наглядный пример подобной ситуации.

Исследования на территории всей Европы показали, что северная граница распространения многих видов бабочек за последние десятилетия сместилась на север (Parmesan et al., 1999). То, что эти изменения, скорее всего, связаны с потеплением климата, отражено в детальных исследованиях и доказано посредством моделирования динамики конкретных видов с учетом известных для них требований к окружающей среде (для ознакомления см. Hill et al., 2002, Thomas, Hanski, 2004). Вся территория Великобритании была поделена на квадраты со стороной в 10 км, и волонтеры отмечали на картах места обнаружения различных видов бабочек в каждом квадрате. Результа-

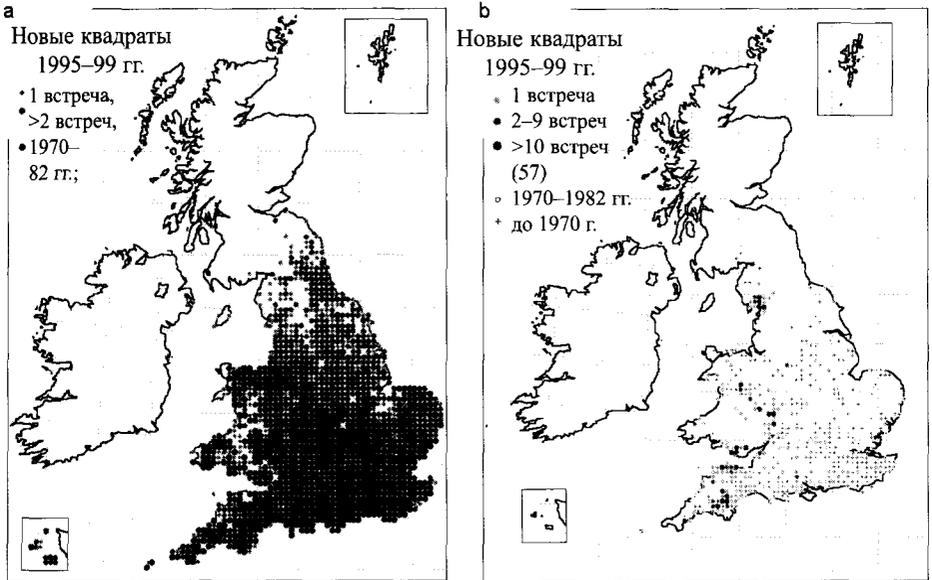


Рис. 5.2. Изменения ареалов: (а) углокрыльницы С-белое (*Polygonia c-album*), вида-генералиста, и (б) перламутровки красной или адиппа (*Argynnis adippe*), вида-специалиста в Великобритании и Ирландии с 1970 по 1982 г. и с 1995 по 1999 г. (Карты любезно предоставлены «Центром охраны чешуекрылых» и «Центром регистрации биоты». В них использованы данные из проекта «Бабочки в новом тысячелетии»).

том их стараний стала уникальная по детализации база данных, отражающая изменения в распространении и численности видов. М. Уоррен и др. (Warren et al., 2001) дали оценку изменений, произошедших в распространении 46 видов бабочек, обитающих на юге Великобритании. Для этого было проведено сравнение результатов двух широкомасштабных исследований, которые проводились в период с 1970 по 1982 г. и с 1995 по 1999 г. Прогнозировалось, что все эти виды распространятся еще дальше на север вследствие улучшения климатических условий. В действительности почти все стено-топные виды и половина эвриотопных видов сократили свои ареалы как раз в эти периоды 1970–1982 гг. и 1995–1999 гг. из-за потери местообитаний (ср. два вида на рис. 5.2). Благодаря значительному сокращению пригодных местообитаний специализированные виды оказались неспособны изменить свои ареалы при изменении климата. Эти виды как бы застревают на своей территории и, что еще хуже, размеры их локальных популяций сокращаются из-за произошедших в прошлом и происходящих в настоящее время потерь местообитаний и их фрагментации.

Основная идея стратегии охраны окружающей среды и выбора заповедных территорий состоит в том, чтобы заострить внимание на сохранении

пространственной связности местообитаний при изменениях климата и тем самым минимизировать потери видов при исчезновении местообитаний и их фрагментации. Можно предвидеть, что успешно работающие системы заповедников в будущем будут вытянуты вдоль главных осей градиента изменений окружающей среды, каковыми являются широтный и высотный градиенты. Сеть заповедников с достаточно широкомасштабной связностью предоставит видам какую-то возможность передвигаться при изменении климатических условий. В Европе сеть «Natura 2000» составляет основу природоохранных мер, но, к сожалению, в проекте этой сети не обращалось внимания на широкомасштабную связность, с учетом или без учета воздействий, связанных с изменением климата. Фактически сеть «Natura 2000» отражает устаревшие взгляды, когда главная цель состояла в сохранении репрезентативных «образцов» - избранных местообитаний и экосистем. Такая концепция легко приводит к тому, что упор делается на региональные или национальные редкие местообитания, и при этом фактически игнорируется эффект связности! Напротив, концепция широких коридоров, пересекающих континенты, как предполагается в проекте Wildlands – «Дикая природа» — в Северной Америке (разд. 3.5), более совместима с новыми требованиями, которые климатические изменения предъявляют к проектированию заповедников и к широкомасштабному сохранению биоразнообразия.

**Обычные виды в обычных ландшафтах.** Усилия по охране природы часто сосредоточены на определенных видах, угроза вымирания которых очень велика. Для этого имеются две веские причины: вид, который потерян, потерян навсегда, но пока остаются хотя бы несколько особей, есть надежда его спасти. Известны также захватывающие истории со счастливым концом, когда вид, находившийся на грани исчезновения, был спасен. Примером тому служит история эндемика пятнистого сокола (*Falco punctatus*) (Jones et al., 1995). Почти полная потеря лесов на острове Маврикий (98% первичного покрова к 1930 г.) была первоначальной причиной сокращения ареала этого вида, а интенсивное использование хлорорганических пестицидов в период с 1948 по 1970 г. практически полностью уничтожило этот вид. В 1974 г. в естественных условиях жило только 4 особи. Хотя ситуация казалась безнадежной, тем не менее программа по восстановлению вида была принята, и в данном случае она сработала. Популяция сокола восстановилась от одной способной к размножению пары, а к началу 2000-х гг. уже насчитывалось от 500 до 800 особей (Nicoll et al., 2003). Неудивительно, что популяция потеряла более половины аллельного разнообразия и гетерозиготности, пройдя через «бутылочное горлышко» низкой численности (Groombridge et al., 2000), но она все же выжила, и в настоящее время вымирание этому виду не грозит. Естественно, можно воспринимать этот и другие замечательные успехи скептически, принимая во внимание, что многие

другие подобные популяции и виды вымерли, несмотря на значительные усилия по их охране. По нескольким удачным мероприятиям нельзя делать поспешных выводов. Тем не менее, при достаточном уровне знаний и ресурсов можно спасти и такие виды, вероятность вымирания которых очень высока. Однако не стоит надеяться, что даже при неограниченных ресурсах можно организовать крупные спасательные операции для каждого отдельного вида, которому грозит вымирание.

Альтернативой проектам по охране единичных видов, находящихся под угрозой исчезновения, выступает проект, обращенный на те виды, которые можно было бы назвать «обычными», обитающими в обычных фрагментированных ландшафтах. Существуют веские причины обратить пристальное внимание на обычные виды:

(1) Чтобы остановить массовое сокращение биоразнообразия (разд. 4.1), весьма важно позаботиться, чтобы виды, еще не находящиеся под угрозой вымирания, имели минимальные шансы стать вымирающими в будущем.

(2) Внимание к обычным видам в обычных ландшафтах требуется для сохранения разнообразия популяций и стабильности экосистем, которые нельзя сохранить даже при гарантии выживания последней популяции каждого вида, находящегося под угрозой полного исчезновения.

(3) Необходимо развивать планирование ландшафтов в таком направлении, которое даст возможность большему числу людей общаться с природными сообществами и их обитателями. Без такого общения представления людей о живой природе и их отношение к ней неизбежно изменятся — местообитания будут потеряны в реальном мире, потому что они исчезнут из сознания людей (разд. 5.6). А. Бэлмфорд и др. (Balmford et al., 2003) высказывают сходную идею, согласно которой сохранение местообитаний и популяций сделает природоохранные мероприятия более привязанными к привычным для обывденного мышления масштабам времени (включая время, необходимое для получения позитивных результатов). Такие масштабы времени обычно используют политики при принятии решений.

Поворот от глобального к малым региональным масштабам приводит к появлению новых проблем в деле сохранения биоты вообще и создания охраняемых территорий в частности. Понятие «охраняемая территория» в этом контексте не обязательно означает заповедники или другие типы традиционных охраняемых территорий, — это понятие может включать любые участки, которые значимы для биоразнообразия и которым не угрожает исчезновение из-за быстрых перемен в природопользовании. На небольших территориях плохо работает характерное для традиционных подходов к выбору охраняемых территорий предположение, согласно которому виды неограниченно долго существуют там, где они встречаются в настоящее время. Малые популяции на небольших участках местообитаний подвержены реальному риску вымирания (рис. 4.2 и 4.3). Поэтому для сохранения максималь-

ного числа видов в сети охраняемых территорий в региональных и национальных масштабах требуется обязательно принимать во внимание динамику пространственного распределения видов. По сути, требуется слияние проекта создания сети заповедников с моделированием метапопуляции. О вышесказанном дает четкое представление пример, приведенный в главе 3 (рис.3.5). Сложность состоит в том, что никогда не будет достаточной информации для моделирования динамики пространственного распределения всех видов в больших сообществах. Поэтому приходится делать несколько упрощающих допущений, — например, допущение, что сообщество состоит из групп экологически похожих видов (видов, похожих в экологическом смысле). Стратегия выбора заповедников, проводимая без учета динамики пространственного распределения видов, может потерпеть крах в региональных масштабах.

Примером национальной стратегии по охране природы, которая оказалась неудачной для сохранения биоразнообразия, являются мероприятия по охране различных типов болот в Финляндии. Первоначально 1/3 всей поверхности суши в Финляндии была заболочена, но широкомасштабная программа по осушению в 1960–1970-х гг. уничтожила значительную долю моховых, низинных и других типов болот на всей территории страны (Wahlstrom et al., 1992). Программа сохранения заболоченных местностей была инициирована в конце 1970-х гг., с упором на некоторые, лучше всего сохранившиеся заболоченные участки. В это время по-настоящему осознали невозможность их потери. Меры по охране, таким образом, были в основном сосредоточены на сохранении репрезентативных типов местообитаний, а не на создании сети заболоченных участков, где можно было бы ожидать сохранения жизнеспособных метапопуляций видов, специализированных к существованию в конкретных местообитаниях данного региона. В результате произошло широкомасштабное сокращение численности видов, узкоспециализированных к заболоченным местообитаниям (Rassi et al., 2001), при этом остаточные популяции оказались привязанными к небольшим изолированным охраняемым территориям. И этот процесс продолжается. Я не утверждаю, что было очевидно, какую совокупность заболоченных участков следовало охранять — специально выбранные разнотипные участки или же потенциально функциональные сети более заурядных заболоченных территорий. Но для данного периода природоохранной деятельности характерно, что этот вопрос вообще не ставился. Другое дело, что можно было бы взять под охрану гораздо больше заболоченных территорий, потому что экономический эффект от их осушения часто был минимальным или даже отрицательным. Любопытно, что для сохранения биоразнообразия в лесах северной Европы в настоящее время отстаивается противоположная точка зрения, — большие надежды возлагаются на возможность поддерживать биоразнообразие в лесах за счет чрезвычайно малых участков ключевых место-

обитаний (разд. 5.3). Столь противоположные подходы к охране болот (создание нескольких больших природоохранных территорий) с одной стороны, и лесов (создание многих чрезвычайно малых фрагментов) с другой стороны, основаны не на знании экологии, — скорее они продиктованы экономическими соображениями. Самые крупные заболоченные участки часто труднее всего осушить, а большие площади продуктивных лесов требуют больших затрат на охрану.

В итоге возникает вопрос: многого ли можно достичь с помощью мер по охране природы на региональном уровне? Этот вопрос особенно актуален, когда изменение климата грозит в последующие 50–100 лет коренным образом изменить условия окружающей среды и, возможно, уничтожить местообитания бесчисленных видов на больших площадях (Thomas et al., 2004a). Такие широкомасштабные изменения могут на самом деле нивелировать эффект, полученный от мероприятий по охране биоты на небольших территориях конкретного региона. Исследования бабочек в Англии (Warren et al., 2001) ясно показали, что изменения климата и потери местообитаний, а также их фрагментация — процессы взаимосвязанные, и для сохранения видов в этих условиях нам необходима иерархическая стратегия по охране природы. Если на обширных территориях местообитания сильно удалены друг от друга, то их связность не может в течение длительного времени поддерживать популяции и метапопуляции, в то же время, если связность на небольших территориях становится мала, то перемещения отдельных особей по фрагментированным ландшафтам оказываются невозможными.

## 5.2. Восстановление местообитаний

Необходимость восстановления местообитаний вызвано тем, что, если их количество мало, и они сильно фрагментированы, то это и оказывается основной причиной возникновения угрозы вымирания видов. В такой ситуации создание максимального количества доступных для заселения видами местообитаний — именно то, что нужно. В США восстановление местообитаний стало частью программы «Планирование охраны местообитаний» (Habitat Conservation Plans — HCP). Идея заключается в том, что при выдаче разрешения на изменение или уничтожение местообитания, которое используется находящимся под угрозой исчезновения видом, где-то должно быть создано эквивалентное по площади и качеству местообитание, чтобы в целом этот вид не пострадал. Данная концепция — шаг вперед по сравнению с подходом, который сфокусирован на минимизации ущерба отдельным особям при утрате местообитания (разд. 3.2). Правда, всестороннее изучение 208 планов программы HCP, проведенное большой группой аспирантов и научных сотрудников, выявило серьезные проблемы в осуществлении этих

планов (Kareiva et al., 1999). Часто отсутствует биологическая информация даже по базовой популяции, а это означает, что планирование лишено научной основы, — имеются всего лишь догадки да надежды на успех. Создание нового местообитания, которое оставалось бы постоянно пригодным для конкретного вида, — дело непростое и неизбежно связанное с большим риском неудачи. Итоговый вывод состоит в том, что в первую очередь следует избегать гибели исконного местообитания. В планах по восстановлению местообитания всякий раз необходимо предусматривать значительный запас прочности — обустройство буферных зон и т.п. Другая проблема состоит в том, что охрана нынешних местообитаний может противоречить восстановлению других типов местообитаний. Например, в Великобритании существует подобное противоречие между восстановлением заливаемых морем участков на побережье, и сохранением пресноводных пастбищных маршей, которые образовались в бывшей приливной зоне, в прошлом искусственно отгороженной от моря. Теперь на этих маршах возникли новые своеобразные экосистемы, которые сами нуждаются в мероприятиях по охране природы (Pethick, 2002).

Действенные способы восстановления местообитаний в каждом случае достаточно специфичны, но существует несколько полезных общих положений, которые следует знать. Специфические для определенных местообитаний биологические и другие научные проблемы обусловили появление восстановительной экологии, которая выделилась в новый большой раздел экологической науки с собственной общественной организацией — Международное общество восстановительной экологии (The Society for Ecological Restoration International — SER), собственными журналами (Restoration Ecology, Ecological Restoration) и учебниками (Jordan et al., 1990 и др.).

Один из общих вопросов, имеющих отношение к восстановлению местообитаний, — влияние структуры ландшафта на жизнеспособность популяций и видов, для которых восстанавливается местообитание. Об этом будет сказано ниже. Между тем следует заметить, что восстановление местообитания приводит к такой ситуации в динамике популяций, которая противоположна сценарию «отложенного вымирания» (см. разд. 4.4). В последнем случае вид является «слишком обычным», учитывая качества местообитания и ландшафта, т.к. популяции не имели времени уменьшиться до нового «квазиравновесия», соответствующего нынешней структуре окружающей среды (такое равновесие может также означать и вымирание вида). И, наоборот, в ландшафтах с недавно восстановленным местообитанием ожидается, что популяции будут «слишком необычными», потому что потребуется время, прежде чем положительные изменения в среде обитания станут очевидными и отразятся на численности популяции. Число видов, которые в итоге выиграют от улучшения условий окружающей среды, может быть названо «видовым кредитом» (Hanski,

2000; Nagelkerk et al., 2002). «Видовой кредит» состоит из трех элементов (Hanski, 2000):

(1) Виды, которые уже исчезли на отдельных территориях, могут восстановиться там после того, как площадь местообитания увеличится, и улучшится ее качество. При этом должно быть соблюдено условие, что консpezifичные популяции выживут на соседних территориях, с которых они могут мигрировать в ту местность, где были восстановлены местообитания. Такие виды дают представление о видовом кредите в узком смысле этого термина.

(2) Вид, численность которого сокращается до критического уровня, приводящего к его исчезновению, может восстановиться. Таким образом, восстановленное местообитание может воссоздать предполагаемую позитивную численность популяции того вида, для которого такое равновесие в иных условиях могло бы привести к локальному вымиранию; в этом случае «видовой кредит» заменяет «отложенное вымирание».

(3) Численность вида может возрасти благодаря восстановлению местообитания, и он исключается из списка видов, находящихся под угрозой исчезновения, что означает сокращение непосредственного риска вымирания.

**Восстановление местообитаний и метапопуляционная динамика.** С точки зрения специалистов, занимающихся проблемой местообитаний, их успешное восстановление ведет к возникновению нового местообитания там, где ранее оно вообще не существовало. Ситуация складывается такая же, как и с временными местообитаниями, естественным образом возникающими на местности, как это происходит во многих сукцессионных сообществах. Восстановленное местообитание оказывается пригодным для заселения, но поскольку оно является новым фрагментом, то возникает вопрос, доступно ли оно особям сохраняемого вида, и как быстро они смогут его заселить. Ясно, что чем дальше от существующих популяций расположено новое местообитание, тем менее вероятно, что мигрирующие особи достигнут его в течение определенного периода времени, и, следовательно, не стоит ожидать значительного подъема жизнеспособности метапопуляций (разд. 1.4). Поэтому важно, где именно расположено новое местообитание, а не только его размеры и то, насколько успешно происходит восстановление требуемых условий окружающей среды. Также может возникнуть вопрос, следует ли сочетать восстановление местообитания с реинтродукцией особей, чтобы ускорить процесс появления новой популяции заданного вида в восстановленном местообитании.

Сравнительные преимущества сохранения уже имеющейся сети участков, улучшения качества существующих и создания новых местообитаний там, где их раньше не было, можно определить на основе метапопуляционной теории (разд. 4.4). Такой анализ включает обычные для метапопуляци-

онных моделей упрощающие допущения, которые в одних ситуациях могут быть слишком ограниченными, а в других — вполне адекватными. Анализ имеет своей целью оценить влияние площади небольшого участка местообитания и его качества на ожидаемый размер локальных популяций, и, как следствие этого, на риск их вымирания, а также на зависимость колонизации от связности. Многие другие аспекты могут быть также важны для природопользования и должны быть включены в анализ. Одним из таких аспектов, вероятно, окажется экономическое ограничение объема ресурсов, направленных на улучшение структуры ландшафтов для охраняемых видов. Такие ограничения могут быть учтены посредством использования подходящих способов оптимизации, — отличным примером подобного подхода были исследования по выбору территории под заповедник для бабочки шашечницы черноватой (*Melitaea diamina*) (Moilanen, Cabeza, 2002). Хотя структура метапопуляций не может дать окончательных ответов на все вопросы по сохранению видов и природопользованию, — общая площадь и пространственная конфигурация местообитаний в данном ландшафте часто оказываются определяющими факторами для жизнеспособности метапопуляций и, следовательно, заслуживают тщательного рассмотрения.

Чтобы проиллюстрировать возможность применения теории метапопуляций для решения вопросов, касающихся сохранения биоразнообразия и природопользования рассмотрим гипотетическую сеть локальных местообитаний на рис. 5.3. Здесь я характеризую «значимость» этой сети для поддержания жизнеспособной метапопуляции гипотетического вида с помощью расчетов метапопуляционной емкости сети местообитаний (разд. 1.4 и 4.4). При таких расчетах необходимо использовать параметры, отражающие биологию вида (значения, использованные в настоящем примере, даны в пояснении к рис. 5.3). Метапопуляционная емкость сети местообитаний, рассчитанная на основе, предложенных параметров, на рис. 5.3 составила 10,3. Знать значение метапопуляционной емкости для одной сети само по себе не слишком полезно, однако это позволяет сравнивать альтернативные варианты природопользования. Например, можно спросить, насколько изменится метапопуляционная емкость сети, если на рис. 5.3 улучшить качество участка № 1 в 5 раз посредством интенсивного управления средой обитания. Я предполагаю, что пятикратное улучшение качества местообитания ведет к пятикратному росту численности популяции. Такое изменение повысит метапопуляционную емкость сети на 14% благодаря уменьшению риска вымирания популяций на участке № 1 и возрастанию числа расселяющихся особей, которых данная популяция (в случае её длительного существования) направит в другие локальные местообитания. Еще больший рост метапопуляционной емкости (77%) достигается увеличением размеров того же самого участка в 5 раз при сохранении его исходных качественных показателей. В модели подобное изменение ведет к точно такому же росту численности

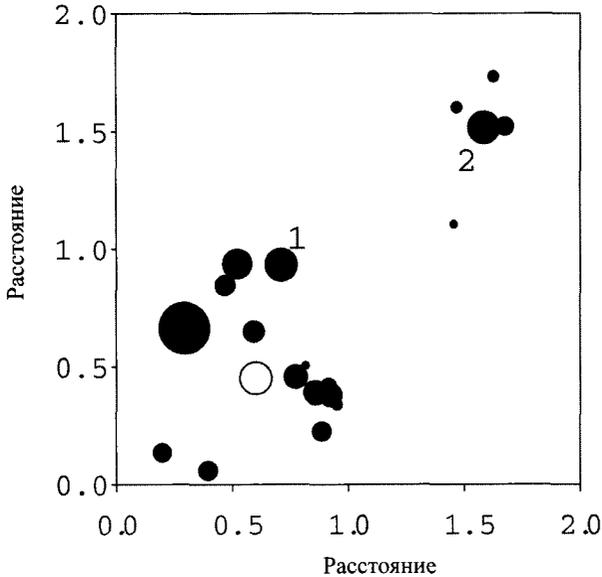


Рис. 5.3. Гипотетическая сеть локальных местообитаний, используемая для вычисления метапопуляционной емкости (разд. 1.4), необходимого параметра при внедрении альтернативных планов природопользования (подробности в тексте). Участки имеют логарифмически нормальное распределение территорий (размер круга пропорционален логарифму территории, занятой видом). Для вычисления результатов была использована пространственно-реалистичная модель Левинса (Ovaskainen, Hanski, 2001) со следующими значениями параметров  $\delta_{im} = \delta_{em} = \delta_{ex} = 0,5$ ,  $\alpha = 2$ ,  $\delta = 1$ . Смысловое значение номеров участков обсуждается в тексте. (Оригинал.)

локальной популяции, как и при улучшении качества местообитания в 5 раз без изменения размеров ареала. Но дополнительно в модели предполагается, что увеличение занимаемой территории усилит иммиграцию на участок и сократит эмиграцию с участка и, следовательно, уменьшит смертность среди расселяющихся особей. Таким образом, увеличение площади локального местообитания, вероятно, принесет больше пользы для повышения устойчивости метапопуляции, чем улучшение качества местообитания в пределах данного участка, — при этом должно соблюдаться условие, что оба изменения одинаково повлияют на ожидаемую численность популяции на данном участке. Взаимосвязь коэффициентов иммиграции и эмиграции, а также площади участка местообитания варьирует у разных видов, а приведенный выше пример содержал значения параметров, полученные при изучении чешуекрылых и других насекомых (Hanski et al., 2004a).

Есть еще один фактор, который не включен в указанную выше модель, но зачастую обуславливает предпочтительность увеличения площади местообитания перед улучшением его качества. Этот фактор — топографическая ге-

терогенность, которая обычно возрастает при увеличении площади. Возросшая гетерогенность окружающей среды может уменьшить колебания численности популяции и, вследствие этого, риск ее локального вымирания (см. примеры на рис. 1.3). Метопопуляционная емкость увеличивается лишь на 5%, если увеличивается в 5 раз площадь участка № 2, а не участка № 1, потому что участок № 2 слабо связан с основной сетью (рис 5.3) и, следовательно, играет незначительную роль в динамике метопопуляции. Наконец, чтобы оценить важность восстановления местообитаний, мы также можем подсчитать преимущества создания совершенно нового участка в сети. Так, метопопуляционная емкость первоначальной сети возрастает на 18%, если к сети добавить участок, представленный белым кружком на рис. 5.3.

Эти примеры показывают, как можно использовать данную теорию для ответов на конкретные вопросы, возникающие в контексте природопользования. Недостатком таких прогнозов оказывается то, что они относятся к долговременной динамике метопопуляций, а цель управления обычно состоит в том, чтобы помочь виду выжить в ближайшие годы при катастрофически неблагоприятной ситуации. В этом случае интенсивное управление определенными популяциями и участками может быть единственным разумным подходом в краткосрочной перспективе. А модельные прогнозы лучше всего строить посредством имитационного моделирования, учитывающего точную пространственную структуру метопопуляции, т.е. где именно в сети участков в настоящее время встречается охраняемый вид и какова численность локальных популяций.

**Восстановление местообитаний и переселение.** Если местообитания восстанавливаются на территориях, слабо связанных с существующими популяциями, то возможной мерой сохранения вида оказывается его реинтродукция во вновь восстановленное местообитание. Бесчисленные виды растений и животных подверглись переселениям, хотя в основном не ради их сохранения и, как правило, без внимания к популяционной связности (разд. 5.4). Лучше всего мне известны случаи переселения бабочек, и ниже я рассмотрю выводы, сделанные на основе анализа результатов этих интродукций (Hanski et al., 2004a). Самой исчерпывающей сводкой по переселению бабочек является анализ, выполненный по 323 интродукциям в Великобритании (Oates, Warren, 1990).

Прежде всего, выяснилось, что большая часть интродуцированных популяций выживает только в течение короткого периода времени. Было показано (Oates, Warren, 1990), что 26% интродуцированных популяций просуществовали максимум до трёх лет, и только 20 из них (6%) выжили в течение более 10 лет. Хотя многие интродукции оказались неудачными из-за неподходящей среды обитания, но высокий коэффициент гибели характерен для небольших популяций бабочек даже в благоприятных местообитаниях

(Hanski, 2003), а интродуцированные популяции обычно невелики. Длительное существование интродуцированных популяций требует либо относительно больших территорий, либо одновременной интродукции в сети участков. Последний пример взят из наших исследований обыкновенной шашечницы в Финляндии. Все популяции, которые были интродуцированы нами на обособленные и, как правило, небольшие участки (~1 га), вымерли через несколько лет (около 10 интродукций; M. Kuussaari, I. Hanski, неопубл.). А единственная успешная интродукция была осуществлена на острове Соттунга в Аландском архипелаге, где имеется сеть из примерно 30 небольших участков местообитаний, и где интродуцированная метапопуляция существует с 1991 г., то есть уже 14 лет. Интродуцированная метапопуляция выжила, хотя ни одна локальная популяция за 14-летний период не сохранилась (рис. 3.1). Метапопуляционная емкость этой сети составляет 0,82. Если сравнить сеть участков на главном острове Аландского архипелага с результатом, показанном на рис. 4.13а, то можно прогнозировать, что на острове Соттунга эта популяция действительно выживет (обратите внимание, что логарифм  $0,82 = -0,09$ ; см. рис. 4.13а).

Интродукция, вероятно, бывает более успешной, когда одновременно переселяется большое количество особей. Подтверждение этому найдено в исследованиях по птицам и мелким млекопитающим (Sheppe, 1965; Crowell, 1973; Ebenhard, 1987, 1991; Veltman et al., 1996), но не для бабочек (Oates, Warren, 1990). Отсутствие ощутимого эффекта от интродукции чешуекрылых, вероятно, более всего связано с огромным значением качества местообитаний на участке интродукции, которое тщательно не контролируется исследователями на большей части заселяемых территорий. Преобладающие погодные условия во время интродукции и сразу после нее могут быть важны для бабочек и других насекомых, но, по-видимому, имеют меньшее значение для птиц и прочих позвоночных. Другой потенциальной проблемой при переселении совсем небольшого числа особей оказывается инбридинг, который может ухудшить выживаемость последующих поколений (разд. 3.6). Планируя переселение, нужно детально рассматривать вред, который может быть вызван сокращением численности исходных популяций, смешением переселяемой популяции с адаптированными к данной местности генотипами и интродукцией особей в такие условия окружающей среды, к которым они плохо приспособлены. Использование особей, выращенных в неволе, в качестве источника для интродукции позволяет не изымать их из естественных популяций, но такие особи могут быть плохо приспособлены к конкретным местообитаниям (например, бабочки: Lewis, Thomas, 2001; Nieminen et al., 2001). Это еще сильнее снижает шансы на успешное воссоздание популяции при переселении. Ясно, что приоритет следует отдать охране существующих популяций и метапопуляций, а не расходованию ограниченных ресурсов на очень рискованные мероприятия по созданию новых популя-

ций. Но бывают обстоятельства, когда переселение может служить экономически эффективным способом сохранения вида. Этот метод может быть использован для восстановления местообитаний при наличии вида с хорошо известной биологией и местообитания, полностью пригодного для длительного существования этого вида.

**Восстановление местообитаний в бореальных лесах: сравнение альтернативных моделей.** Здесь пойдет речь о моем исследовании моделей, которое я проводил, стремясь проанализировать относительные преимущества различных мер по улучшению качества эксплуатируемых бореальных лесов для видов, находящихся под угрозой вымирания (Hanski, 2000). Провести такое исследование меня подвигли противоречия, которые возникли между интересами природопользования и интересами сохранения видов. В моем исследовании анализировалась ситуация в Финляндии, но общие его положения широко применимы также для других лесных ландшафтов и различных типов местообитаний. В модели лесной ландшафт представлен как решетка, каждая смежная клетка которой — это лес с определенными качественными характеристиками для важнейших видов сообщества. Качественные характеристики, естественно, зависят от экологических требований вида; в данном случае качество может включать такие компоненты, как объем мертвой древесины и число лиственных деревьев в лесу с преобладанием хвойных деревьев. Встречаемость видов в лесонасаждениях (клетки решетки) показана их присутствием или отсутствием. Таким образом, эта модель — пример стохастических моделей колонизации участков местообитаний [stochastic patch occupancy models], описанных в разд. 4.4. Ключевые допущения состоят в том, что риск вымирания локальной популяции на данном участке леса обратно пропорционален качеству местообитания, потому что участки с низким качеством обычно поддерживают небольшие локальные популяции с высоким риском вымирания (рис. 4.2), и при этом заселение пустого участка зависит от его связи с существующими локальными популяциями. Модель включает *эффект спасения* (Hanski, 1999), т.е. уменьшение вероятности вымирания популяции в хорошо связанных между собой участках, потому что иммиграция из соседних лесонасаждений увеличивает численность популяции на рассматриваемом участке. Модель допускает также региональную стохастичность, — имеется в виду, что динамика популяций связана с особенностями окружающей среды, из которых самая важная — погодные условия. Региональная стохастичность — характерная черта огромного большинства природных метапопуляций (Hanski, 1999). Чтобы узнать подробности и значения всех параметров, используемых в моделировании, читателю следует обратиться к оригиналу статьи (Hanski, 2000).

Модель имеет несколько параметров и широкий спектр анализируемых ситуаций. Здесь я сравню ряд сценариев, имеющих отношение к лесовод-

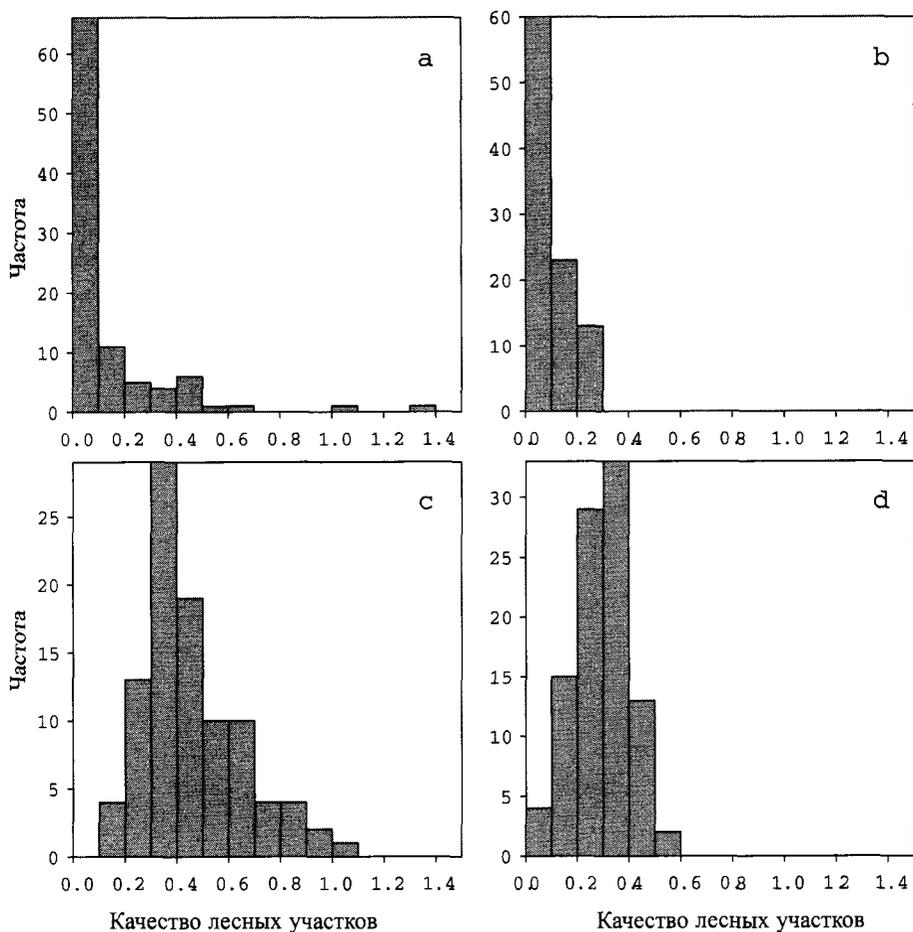


Рис. 5.4. Распределение качества древостоя в четырех вариантах моделей, обсуждаемых в тексте и анализируемых на рис. 5.5 (из Hanski, 2000).

ству и сохранению видов. Исходное состояние во всех прогонах модели было одним и тем же. Первоначально присутствовала некоторая изменчивость в качестве участков леса, как показано на рис. 5.4а, но обычно их качество было низкое. Отсутствовала пространственная корреляция качества между различными участками леса, и это означает, что ландшафт был задан независимым выбором параметра качества для каждого участка (рис. 5.4а). Подобная ситуация вполне репрезентативна для нынешних интенсивно используемых лесных массивов северной Европы с небольшим количеством участков древостоя высокого или относительно высокого качества, случайным образом разбросанных среди остальных лесных массивов, малопригодных для обитания рассматриваемого вида.

Первоначально каждый участок леса имел 50%-ную вероятность присутствия на нем изучаемого вида. Структура ландшафта и значения параметров

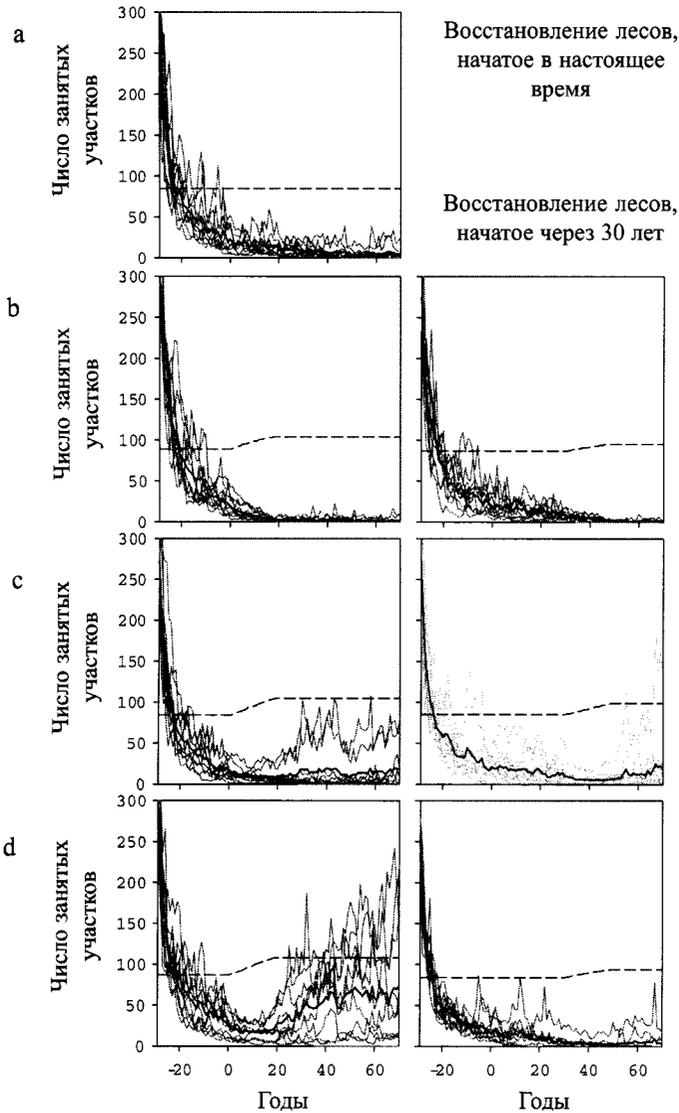


Рис. 5.5. Прогнозируемые изменения распространенности (количества заселенных лесных участков) гипотетического вида в процессе моделирования четырех вариантов, обсуждаемых в тексте. В каждом случае показаны результаты десяти независимых моделей, жирная линия дает средние показатели распространенности. Горизонтальная пунктирная линия показывает среднее значение качества лесных массивов (масштаб не показан). Группа графиков в ряду (a) дает прогноз для обычного сценария, без каких-либо изменений в современной структуре лесного ландшафта. Три другие ряда представляют результаты трех разных вариантов моделей по улучшению качества лесных местообитаний в течение 20 лет, — выполнение мероприятий начинается либо в настоящее время (слева), либо через 30 лет (справа) (из Hanski, 2000).

были выбраны для моделей так, что численность вида снижалась от заданной начальной стадии до вымирания метапопуляции (рис. 5.5a). Этот сценарий был обусловлен тем, что предположительно структура леса ранее была более благоприятна для данного вида и, следовательно, в начале моделирования вид был явно «чрезмерно распространен» для имеющейся в настоящее время структуры ландшафта. Таким образом, даже без дальнейшего изменения структуры (горизонтальная пунктирная линия на рис. 5.5a) численность вида постепенно убывает до его полного вымирания. Временное выживание вида в современном ландшафте, таким образом, представляет собой «отложенное вымирание» (см. разд. 4.4). На таком фоне теперь рассмотрим три разных варианта изменения структуры ландшафта.

(1) Первый вариант показывает ситуацию, при которой события развиваются согласно новому кодексу лесного хозяйства, приведенному в основных правилах по сохранению окружающей среды Службы лесов и парков Финляндии (Karvonen, 1999). Эти правила предлагают сохранять деревья, их отмершие части (коряги, пни и т.п.), а также небольшие участки ключевых лесных местообитаний (разд. 5.3), оставшихся среди вырубок. В модели эти предложения учитываются на основании допущения, что через 20 лет качество каждого лесного массива самостоятельно изменится до некоей новой величины, показанной на рис. 5.4b. Нет большой разницы в первоначальном распределении значений качества между участками, но среднее для новых значений выше, чем среднее для прежних значений, — следовательно, в среднем качество лесного ландшафта в целом увеличивается на 20% (эту цифру не следует понимать как 20%-ное сокращение заготовок леса). Самые низкие значения качества лесов выше, чем были раньше, но нужно отметить, что новое распределение (рис. 5.4b) утрачивает «хвост» высоких значений, присутствующих в исходном распределении (рис. 5.4a). Основание для этого предположения следующее: постоянно интенсифицирующаяся эксплуатация лесов предполагает уничтожение высококачественных участков, — например, некоторых оставшихся небольших участков леса со старыми елями. В результате качество лесонасаждений в среднем и, следовательно, качество всего лесного ландшафта возрастает, но в то же время участки с существенно более высоким, чем среднее, качеством вырубаются. Последствия этих процессов для динамики популяции, прогнозируемые моделями, показаны на рис. 5.5 (график слева). Хотя среднее качество лесов повысилось по сравнению с исходной ситуацией, но степень ухудшения ситуации для гипотетического вида должна, как прогнозирует модель, расти, а не уменьшаться (сравните с рис. 5.5a). Причина этого, казалось бы, неожиданного результата в том, что небольшой рост средних значений качества леса не может компенсировать вред от уничтожения участков, которые исходно обладали самым высоким качеством.

(2) В следующем варианте подход к лесному хозяйству другой. В нем первоначальный лесной ландшафт видоизменяется при изменении качества только 10% лесных угодий, для которых новое значение качества берется из распределения, показанного на рис. 5.4 (с). Средняя величина такого распределения значительно выше, чем средняя величина двух предыдущих (рис. 5.4а, б). Но так как изменениям подвергнутся лишь 10% лесных участков, то среднее значение улучшения качества леса на ландшафтном уровне оказывается примерно таким же, как и в предыдущем варианте, что можно видеть, сравнив пунктирные линии на рис. 5.5б,с, показывающие среднее значение качества древостоев. В данном случае прогнозируемые последствия для выживания вида положительные (рис. 5.5с) по сравнению с основным вариантом, отражающим традиционную практику лесоводства (рис. 5.5а).

(3) Улучшение качества древостоя в третьем варианте оказывается приблизительно таким же, как и в двух предыдущих, но теперь изменения в структуре лесного ландшафта достигаются другим способом. Сначала я рассчитал для каждого участка леса индекс, определяющий, насколько тесно каждый участок был связан с другими участками высокого качества. Затем качество участков леса с высокой степенью связности с высококачественными участками было изменено с вероятностью 0,5, причем новое значение качества было извлечено из распределения на рис. 5.4 d. Такой подход ведет к агрегации участков высокого качества, не вызывая большего по сравнению с предыдущими вариантами улучшения качества леса. В действительности при осуществлении такого варианта восстановления местообитаний большее внимание уделяется участкам леса, расположенным рядом с уже существующими участками, имеющими высокое качество, включая охраняемые территории (если таковые встречаются в ландшафте). Последствия для популяционной динамики при таком изменении структуры лесного ландшафта показаны на рис. 5.5d (график слева). Теперь вид существенно восстанавливает численность, что показывают многие из независимых моделей, во время и после 20-летнего периода изменения структуры ландшафта. «Долг вымирания» (отложенное вымирание) покрывается посредством улучшения качества местообитания, и ситуация становится перспективной для существования вида.

Графики справа на рис. 5.5 показывают прогнозируемые изменения встречаемости изучаемого вида после мероприятий по изменению структуры леса, начатых не сразу, а через 30 лет. Эти результаты показывают, что отсрочка принятия мер, необходимых для предотвращения вымирания вида, снижает их положительный эффект из-за постоянного упадка численности вида (рис. 5.5а). В некоторых прогонах модели виды фактически вымирают в течение 30-летнего периода, и в таком случае никакое улучшение качества леса не может восстановить этот конкретный вид, так как модель не предполагает иммиграцию извне. Результаты на рис. 5.5 не показывают различий между вариантами № 2 (график с) и № 3 (график d), если восстановительные ме-

поприятия будут отложены на 30 лет. Даже в этом случае мы будем считать третий вариант в целом более предпочтительным, но в примерах на рис. 5.5 численность вида за 30 лет падает до такого низкого уровня, что потребуются более радикальные (и более дорогостоящие!) меры для достижения благоприятных результатов.

Вывод данного анализа состоит в том, что часто имеет смысл сконцентрировать усилия по улучшению качества местообитаний на определенных участках вместо равномерного — и, следовательно, недостаточно интенсивного — приложения тех же усилий ко всему ландшафту. Анализ ситуации с лесами в северной Европе в настоящее время показывает, что нет иного выбора, кроме как преобразовать некоторые из существующих ухоженных лесов в близкие к природным сукцессионные леса с большим количеством гниющей древесины. Такие меры будут особо эффективны, если восстановленные леса будут располагаться территориально близко к существующим участкам высококачественных древостоев, так как это может облегчить миграцию охраняемых видов в восстановленные леса и сократит период восстановления этих видов. С другой стороны, эти выводы особенно применимы к видам, численность которых в современных лесных ландшафтах сокращается, т.е. к видам, находящимся под угрозой исчезновения. Для видов, менее требовательных к среде обитания и поэтому лучше сохранившихся в современных лесах, возможно, даже скромные меры современного «зеленого» лесного хозяйства могут оказаться полезными и уменьшат вероятность того, что эти пока что распространенные виды окажутся под угрозой вымирания. Если бы новый кодекс лесного хозяйства не требовал затрат, то общий эффект сохранения биоразнообразия был бы позитивным. Но в реальном мире ситуация остается противоречивой, потому что все меры, направленные на уменьшение интенсификации лесного хозяйства, принуждают к экономическим затратам, и возникает вопрос, какой выбор стратегии осуществления природоохранных мер является наиболее экономически эффективным. Я не утверждаю, что описанные выше модели дают готовый проект для практического природопользования. Моделированием нельзя достичь этого, потому что в реальности приходится рассматривать дополнительные факторы, не включенные в модель, а также все знания по биологии видов. Еще труднее принимать решения в случае богатых видами сообществ, так как разные способы природопользования могут быть предпочтительными для разных видов. Это сложные вопросы, но экологическому анализу, вроде описанного выше, нет альтернативы в деле природопользования и охраны окружающей среды, если необходимо действительно решать задачи по поддержанию биоразнообразия и сохранению экосистем.

### 5.3. Экология, охрана природы и конкурирующие интересы в обществе

Экологи и популяционные биологи, которые пытаются выяснить биологические последствия утраты местообитаний и их фрагментации, сталкиваются с обычной для науки проблемой — как наилучшим образом сформулировать важнейшие вопросы, возникающие в процессе исследований, и как ответить на них. Вместе с тем мы сталкиваемся и с другими проблемами. Должны ли мы заниматься исключительно негативными последствиями утраты местообитаний и их фрагментации (которые пагубно влияют на биоразнообразие и функционирование популяций, сообществ и экосистем), или же нам следует активной советовать обществу, как лучше применять наши научные знания во благо людей и других существ на Земле? По крайней мере, как мне кажется, мы должны быть заинтересованы в том, чтобы результаты наших исследований играли конструктивную роль в определении стратегии и в процессе принятия решений относительно охраны окружающей среды. Но какова конкретно наша роль в этом процессе? Соображения, представленные в данном разделе, основаны, прежде всего, на моей собственной работе, проделанной в течение последних нескольких лет, когда нами были проведены исследования и подготовлены планы, касающиеся сохранения биоразнообразия бореального леса в Финляндии (Hanski, 2002). Однако эти наработки, на мой взгляд, можно применять и ко многим другим местообитаниям и экосистемам.

Проблема биоразнообразия лесных экосистем широко обсуждается в Финляндии и других странах северной Европы, где лесная промышленность представляет важный сектор в экономике. В настоящее время эта промышленность обладает высокоразвитой технологией и инфраструктурой, и ее постоянно сокращающийся персонал может управлять всеми 20 млн. га лесных угодий Финляндии — учитывая практически каждое крупное дерево. Концепция биоразнообразия ныне относится к числу важнейших проблем лесного хозяйства Севера. Несмотря на то, что лесная промышленность в основном использует лишь несколько видов, фактически она серьезно воздействует на тысячи других видов, обитающих на той же территории. Хотя современное северное лесоводство в Европе способно стабильно обеспечивать производство древесины, оно не может столь же стабильно сохранять сообщества растений и животных в лесах, где деревья составляют важнейшую часть физической структуры местообитаний.

Как эколог, я курировал работу студентов и исследователей, знающих буквально тысячи видов, которые составляют значительную часть из тех 20 000 видов грибов, растений и животных, которые обитают в финских бореальных лесах. В результате данного исследования появились свидетельства по-

степенной утраты специализированных видов на небольших участках старого леса (Gu et al., 2002). Это приводит к локальному усечению пищевых цепочек (Komonen et al., 2000) и к сокращению регионального биоразнообразия (Siitonen et al., 2001; Pakkala et al., 2002) в ландшафтах, которые становятся мелкими изолированными фрагментами природного леса посреди лесных массивов, интенсивно эксплуатируемых человеком. В национальном масштабе изменения лесов оказались настолько значительны, что это получило впечатляющее отражение в Красной книге (Rassi et al., 2001): 62 лесных вида считаются исчезнувшими, 564 вида классифицируются как находящиеся под угрозой исчезновения, и еще 416 видов могут вскоре оказаться среди тех, что находятся под угрозой исчезновения. В целом это составляет 1 042 вида, но реальный уровень угрозы для биоразнообразия леса недооценен, так как достаточное количество доступных данных имелось только для 7 000 из 20 000 лесных видов. Вполне обосновано предположение, что уровень угрозы вымирания примерно одинаков для тех групп, по которым имеются сведения об их распространении, и для тех, по которым таких сведений ещё недостаточно. Это позволяет оценить общее количество исчезнувших видов, видов, которым грозит исчезновение, и видов, которые вскоре окажутся под угрозой в лесных сообществах, как близкое к 3 000, что составляет около 15% всех видов, обитающих в лесу. Высокий уровень угрозы биоразнообразию леса вызван, прежде всего, тем обстоятельством, что лишь 1% территории, занятой лесом в южной Финляндии, приходится на так называемые природные леса или леса, близкие к природным.

В таком благополучном обществе как финское, с высоким уровнем образования населения и политиками, которые твердо стоят на позиции охраны окружающей среды, никто из серьезных людей не приемлет мысли о потере биоразнообразия. Несмотря на это, трудно достичь консенсуса относительно мер, которые привели бы к реальной подвижке в деле сохранения биоразнообразия лесов. Во-первых, подавляющее большинство исчезающих видов не только малоизвестны широкой публике по сравнению с позвоночными, но и к тому же практически невидимы: редкие грибы, лишайники и насекомые. Хотя идея сохранения биоразнообразия публично поддерживается всеми слоями общества, но на деле большинству населения безразлично, выживут эти виды или погибнут. Во-вторых, сохранение лесов сокращает добычу древесины, что вызывает во многих слоях населения негативное отношение к усилиям в этом направлении. В-третьих, процесс сокращения биоразнообразия в больших пространственных и временных масштабах идет медленно. Нельзя оценить долгосрочные последствия утраты местообитаний и их фрагментации простыми наблюдениями и экспериментами, результаты которых были бы понятны не только биологам. Вместо этого нужно привлечь весь арсенал экологических знаний, включая разнообразные модели, для прогнозирования того, что может произойти в будущем (глава 4). Однако неспеци-

алистам трудно понять даже такие экологические аргументы. Поэтому, когда интересы мощных лоббистских групп противостоят стратегии сохранения жизнеспособных популяций большинства видов, — сначала исчезает подлинная заинтересованность в том, чтобы реализовать необходимые природоохранные меры, а затем возникает тенденция подвергать сомнению данные и аргументы, свидетельствующие о том, что настоящее положение дел неудовлетворительно. Казалось бы, сложно отрицать необходимость принятия срочных мер, когда 15% видов уже исчезли, находятся на грани исчезновения или близки к такому состоянию, но именно это и происходит в дискуссиях о биоразнообразии леса в Финляндии. Я выделяю два наиболее заметных довода, обычно используемых против принятия необходимых природоохранных мер.

**Подмена понятий при определении местообитаний и экосистемных процессов.** Классификация местообитаний может создать напряженность в отношениях между наукой и природопользованием. Такая классификация абсолютно необходима для адекватного применения всей совокупности современных знаний при выработке стратегии охраны местообитаний, но в реальности местообитания далеко не всегда удается разделить на четко различающиеся классы (разд. 1.2). Так как все классификации являются упрощениями, то возникают различного рода сложности, особенно если местообитания, которые схожи лишь отчасти, объединяются в одну большую группу без достаточных экологических оснований.

Определение того, что такое лес, может показаться простой задачей. Но выводы, которые делаются при этом для природопользования и охраны окружающей среды, часто решающим образом зависят от того, какое именно определение используется. Так, в Финляндии руководители лесного хозяйства предпочитают пользоваться очень широким определением леса, включая в него и местность, покрытую кустарником, где ежегодный прирост древесины составляет от 0,1 до 0,9 м<sup>3</sup> на гектар, и «пустоши» с ежегодным приростом менее 0,1 м<sup>3</sup> на гектар. При таком определении получается, что 13,1% территории, занятой лесом, охраняется (Virkkala et al., 2000), и это кажется внушительной цифрой. Но если определить лес как участок, где ежегодный прирост древесины составляет не менее 1 м<sup>3</sup> на гектар, тогда доля охраняемых лесов падает до 5,4% от общей площади, занятой этой растительной формацией. К тому же не совсем корректно рассматривать в данном аспекте северную Финляндию и Лапландию, где лес встречается близко к северной границе своего распространения. А без этих регионов доля охраняемых лесов окажется менее 1% — а это катастрофически низкая цифра. Так каким же определением следует пользоваться? Абсолютное большинство из 20 000 или примерно 20 000 обитающих в лесу видов в Финляндии имеют в лучшем случае популяции-стоки на пустошах и территориях, поросших кустарниками, — следовательно, разумное оп-

ределение их местообитаний не должно включать кустарники и пустоши. Но этот аргумент не разрешил спора, и общественность продолжает пребывать в заблуждении, которое вызвано неоправданно широким определением леса — определением, столь же непригодным для большинства лесных видов, как и для лесной промышленности.

Дальнейшие вопросы возникают по поводу сукцессионных изменений, естественно происходящих в лесах. Широкомасштабные нарушения, вызванные лесными пожарами, буреломами и массовыми вспышками размножения насекомых играют решающую роль в динамике природных бореальных лесов (Kuuluvainen, 2002). Заготовка древесины и другие лесохозяйственные мероприятия также представляют собой нарушения, приводящие к сукцессионным изменениям. Можно поставить вопрос о сходстве и различиях между естественными нарушениями равновесия и теми нарушениями, которые вызваны хозяйственной деятельностью. Из такого сравнения можно извлечь полезную информацию, которая позволит проникнуть в суть явления и поможет развить экологически разумные принципы природопользования. Именно таким образом была разработана (Andelstam, Rosenberg, 1993; Rülcker et al., 1994) концептуальная модель лесного хозяйства, так называемая модель ASIO, основанная на динамике лесных пожаров в разных типах бореального леса. Эта аббревиатура образована начальными буквами английских слов (Almost — почти, Seldom — редко, Intermediate — промежуточно, Often — часто). Имеется в виду, что есть участки леса (расположенные на постоянно влажных почвах), которые *почти* никогда не горели; древостои, которые *редко* горели (частота пожаров <1 за 100 лет); леса с *промежуточной* частотой пожаров; и, наконец, такие участки, которые *часто* горят (сухие территории). Утверждалось, что сплошные вырубki и посадки групп деревьев одинакового возраста и одинакового размера в местах с высокой частотой пожаров представляют собой почти естественные процессы, поскольку в таких местах сплошные вырубki якобы имеют последствия, подобные последствиям лесного пожара. К сожалению, это большое упрощение, — не учитывается та очевидная разница, что после лесных пожаров всегда остается огромное количество мертвой древесины, которая оказывается важнейшим ресурсом для тысяч видов, населяющих лес (разд. 1.5). Более того, большинство лесных пожаров не катастрофичны и не уничтожают все деревья, а скорее содействуют увеличению видового, возрастного и размерного разнообразия древостоя. Существуют альтернативные методы заготовки древесины, основанные не на сплошной вырубке леса. Они, как правило, оказывают менее пагубное воздействие на биоразнообразие леса. Следовательно, стоит тщательно рассмотреть определение лесной сукцессии и роль различного рода нарушений. Прежде всего, я хотел бы подчеркнуть, что даже добросовестные и благонамеренные решения по природопользованию могут привести к неудовлетворительным результатам, если позволить

вести себя в заблуждение такими «определениями» местообитания, которые затемняют смысл этого термина, основанный на экологических требованиях вида, и, в конечном счете, способствуют утрате местообитания.

**Игнорирование популяционных процессов.** Особо впечатляющим примером того, насколько важные последствия может иметь определение местообитаний для природопользования и охраны окружающей среды, оказывается вопрос о *ключевых лесных местообитаниях* (также называемых ключевыми биотопами) в бореальных лесах. Ключевые лесные биотопы представляют такой тип местообитания, который отличается от окружающего леса. В Финляндии самые обычные ключевые биотопы — это выходы скальных пород, поросшие низкорослыми соснами, и открытые болота. Но в эту категорию также входят местообитания, в которых потенциально создаются условия для жизни огромного количества видов, — например, ельники, растущие около ручьев, или участки лиственного леса в лесном ландшафте с преобладанием хвойных деревьев и др. (Hänninen, 2001). Решающим моментом является то, что ключевые местообитания, как их определяет Закон о лесах Финляндии, — это *небольшие* участки, отличные от окружающих лесов и имеющие площадь около 0,5 га (Yrjönen, 2004). В округе Норботтен в Швеции, где проводился детальный анализ сети, состоявшей из примерно 5 000 ключевых биотопов (Aune et al., 2005), их средняя площадь была более приемлемой — 8,6 га, хотя распределение было сильно смещено в сторону еще меньших участков, и плотность составляла только 0,1 ключевого местообитания на 1 км<sup>2</sup> (Auke et al., 2005). В Финляндии плотность составляет около 0,6 на км<sup>2</sup> (Yrjönen, 2004).

Определение ключевых биотопов, которое дается в Законе о лесах Финляндии, призвано исключить возможность того, что собственники лесных угодий будут вынуждены оставлять нетронутыми более крупные участки леса. Основываясь на этом определении, некоторые авторы пришли к выводу, что местообитания видов, которым грозит вымирание, обычно встречаются на очень маленьких участках, и поэтому сохранение ключевых биотопов вносит большой вклад в охрану биоразнообразия лесов в целом (Annila, 1998). В контексте природопользования термин «ключевое местообитание» появился для обозначения местообитаний необходимых для поддержания, имеющегося биоразнообразия. При этом не учитывался тот факт, что большинство ключевых биотопов на самом деле представляют собой такие типы местообитаний, как сосновый лес на выходах скальных пород, где видов, которым грозит вымирание, имеется очень мало (если они вообще там присутствуют). В данном случае перед нами искаженные доводы, основанные на совершенно ошибочном определении ценных для биоразнообразия местообитаний как небольших по размеру участков леса, — будто их ценность заключается именно в небольшом размере и своеобразии.

Дискуссия о роли ключевых биотопов в лесном хозяйстве Северных территорий демонстрирует нам некоторые ложные представления о местообитаниях, утрате местообитаний и биологических последствиях этой утраты. Первое ложное представление относится к взаимоотношениям вида и ареала, одной из действительно универсальных моделей видового разнообразия (разд. 4.7). Поколения экологов более века проводили сотни исследований, чтобы документально обосновать взаимоотношение вид-ареал и исследовать его свойства, но в настоящее время эти знания подвергаются сомнению без каких-либо существенных аргументов. Высказывается мнение, что «охрана гектаров и процентов» старомодна и расточительна, а нужна «точечная охрана», оставляющая нетронутыми именно те участки, где встречаются виды, находящиеся под угрозой исчезновения — крошечные участки ключевых биотопов. Для неспециалистов может показаться обоснованным и разумным стремление охранять именно те участки леса, которые характеризуются как основные местообитания многих исчезающих видов (Annala, 1998). Может показаться также, что экономически эффективной мерой будет спасение именно небольших участков местообитаний, как это и предусмотрено в Законе о лесах. Но будет ли достаточной для сохранения популяций и метапопуляций исчезающих видов сеть охраняемых территорий с ничтожным размером (в среднем 0,5 га) и к тому же редко разбросанных (около 0,6 км<sup>2</sup>) по лесному массиву? Знания, имеющиеся у экологов относительно воздействия фрагментации (разд. 3.4, 4.4, и 4.6) и порога вымирания (разд. 4.3), ясно свидетельствуют о том, что сеть ключевых биотопов не будет существенно способствовать продолжительному выживанию находящихся под угрозой исчезновения видов. Многие из тех, кто рассчитывает на способность ключевых биотопов поддерживать биоразнообразие, подменяют, похоже, охрану популяций заботой о сохранении отдельных особей (разд. 3.2), поскольку оценивают роль ключевых биотопов исключительно по тому, можно ли будет обнаружить в них особей каких-либо исчезающих видов. Подход неспециалистов практически не учитывает имеющиеся знания о временной или пространственной динамике популяций, — и поэтому сохранение крошечных фрагментов, представляющих местообитания некоторых исчезающих видов, получает одобрение как чрезвычайно эффективная и экономичная природоохранная мера.

В связи с этим возникает вопрос, действительно ли нынешняя практика использования лесов достаточно стабильна. Трудность состоит в том, что невозможно предложить готовый набор эмпирических наблюдений или экспериментов, которые могли бы дать обоснованный ответ на этот вопрос. Ведь процессы происходят в таких больших масштабах и настолько медленно, что наше поколение не доживет до того времени, когда выяснится, кто же был прав. Подход экологов заключается в использовании всех имеющихся знаний для того, чтобы понять, к чему приведет та или иная стратегия при

сохранении лесного биоразнообразия. У лесопромышленников более прагматичный подход: устойчивое состояние лесного хозяйства определяется таким его ведением, которое осуществляется согласно действующему Закону о лесах и сопутствующим рекомендациям. Различия между этими двумя подходами — причина нескончаемой путаницы и недоразумений.

**Роль экологов.** Доводы относительно экологии и охраны леса, даже если они заведомо ошибочны, завоевывают доверие общественности и политиков, многократно повторяясь в публичных дискуссиях и в СМИ. Экологи также могут выступать в СМИ и таким образом доводить до сведения общественности научные знания. Это полезно, но происходит недостаточно часто, чтобы серьезно исправить положение. Экологи стараются избегать ненаучных дискуссий, в которых им приходится выступать против могущественных лоббистских групп. Но хотя публичные форумы и не являются научными, очень важно, что мы, экологи, глубоко заинтересованы в обсуждаемых вопросах. Работая над темами, имеющими отношение к природопользованию и охране природы, мы и финансирующие нас организации хотели бы, чтобы знания, полученные в результате наших исследований, использовались при принятии решений совершенно беспристрастно.

Итак, какова же роль экологов? Собирать больше данных, создавать новые прогнозирующие модели, обеспечивать общество и государственных деятелей более насыщенной фактами информацией? Да, но совершенно недостаточно просто добывать знания, так как они могут игнорироваться или неверно интерпретироваться, а это приведет к таким решениям, которые не будут основаны на самых современных научных знаниях. Экологам следует коллективно участвовать в процессах, определяющих, как выработанные нами знания используются при принятии решений в деле природопользования и охраны природы. Это совсем не то, что агитация за принятие каких-то конкретных мер. Все акции и мероприятия, в конечном счете, будут проводиться на основе общих политических интересов. Наш интерес более специфичен, — он состоит главным образом в том, чтобы не допустить неверного изложения или использования экологических знаний. Это потребует решить трудную задачу по эффективной популяризации результатов наших исследований для широкой публики.

## 5.4. Расширенные местообитания и инвазивные виды

В течение последних миллионов лет на Земле развивался долгосрочный тренд, выразившийся в замене лесных местообитаний на местообитания, формировавшиеся в открытых ландшафтах (разд. 1.6). Под влиянием чело-

века за прошедшие 10 000 лет открытые ландшафты подверглись существенной трансформации. Луга, где паслись дикие крупные травоядные млекопитающие, были замещены пастбищами и пашнями. В таблице 5.1 приведены итоговые статистические данные для 1700 и 1980 гг. площадь лесов и роц уменьшилась на 20%, в то время как площадь под пашнями увеличилась на 500%. Хотя площади самих лугов и пастбищ существенно не изменились, произошли серьезные изменения в их типологии. Общая картина такова: открытые местообитания, луга, пастбища и пашни занимают более 60% всей поверхности суши, и приблизительно половина открытых ландшафтов относится к тому, что можно назвать агроэкосистемами. Это пашни и интенсивно используемые пастбища (WRI, 2000). При этом агроэкосистемы занимают около 1/3 поверхности суши Земли. Определяющей особенностью агроэкосистем в сравнении с предшествующими луговыми сообществами оказывается выраженное снижение гетерогенности местообитаний и видового разнообразия, — последняя тенденция усиливается благодаря постоянному подавлению популяций тех видов, которые сокращают урожай посевных культур. Еще сохраняющееся в агроэкосистемах биоразнообразие, включая почвенные микроорганизмы, играет важнейшую, хотя часто недооцениваемую роль в сохранении продуктивности этих агроэкосистем и в ограничении роста численности вредителей и возбудителей болезней. Но в деле охраны исчезающих видов и сохранения общего биоразнообразия эти агроэкосистемы не играют никакой позитивной роли, — скорее, они представляют враждебное «море», разделяющее оставшиеся фрагменты природных местообитаний, от которых зависит огромное количество видов.

С увеличением численности населения и ростом благосостояния людей быстро увеличивается протяженность урбанизированных и пригородных местообитаний, которые в настоящее время занимают около 4% поверхности суши Земли (WRI, 2000); точная цифра зависит от определения пригородных территорий. В США около 3 000 км<sup>2</sup> наиболее высококачественных сельскохозяйственных угодий переходят каждый год к пригородным районам (Ehrlich, Ehrlich, 2004). В настоящее время численность населения на Земле составляет

Таблица 5.1. Использование суши на Земле в 1700 г. и в 1980 г. (Groombridge, 1992)

Тип растительности	Площадь (в 100 км <sup>2</sup> )		Изменение	
	1700 г.	1980 г.	10 <sup>4</sup> км <sup>2</sup>	%
Леса и лесистые местности	6215	5053	-1162	-19
Луга и пастбища	6860	6788	-72	-1
Пашни	265	1501	1236	466

около 6,35 млрд. человек, и его рост продолжается. Примерно половина населения живет в городах (2,7 млрд. чел.; World Bank, 2000), и это число быстро увеличивается: подсчитано, что к 2030 г. городское население составит 5,1 млрд. человек (UN Population Division, 1996). Как же долго будет продолжаться рост населения? Отмечается (Lutz et al., 2001), что существует гарантия с вероятностью 50%, что население земного шара достигнет пика примерно в 9 млрд. человек к 2070 г. Прогноз к 2100 г. с точностью до 80% предполагает, что численность людей будет находиться в интервале от 5,6 до 12,1 млрд. и, таким образом, население земного шара может еще удвоиться по сравнению с настоящим временем. Предположения зависят от того, насколько быстро будет сокращаться рождаемость в развивающихся странах. Но даже в оптимистических сценариях, согласно которым численность населения планеты не превысит 10 млрд. человек, антропогенное воздействие на природную среду обитания будет мощным; размеры земного шара просто недостаточны для 10 млрд. человек и даже для гораздо меньшего числа людей. Практически нет сомнений, что скорость трансформации местообитаний благодаря деятельности человека будет в будущем увеличиваться, хотя все детали трудно спрогнозировать. Решающими могут оказаться неожиданные катастрофы или близкие к катастрофам социальные и другие важные события.

Урбанизированные экосистемы представляют собой целые комплексы местообитаний — от полностью асфальтированных площадей с практически стерильной окружающей средой до крупных территорий с более благоприятными условиями. Однако даже такие местообитания, которые выглядят более естественно, — например, лужайки и парки, пруды, лесистые местности, — как правило, сильно упрощены. На них большей частью отсутствует разнообразие микростообитаний, характерное для природных местообитаний и составляющее основу биоразнообразия небольших по размеру организмов (разд. 1.5). Тем не менее, городские территории могут населять достаточно разнообразные сообщества животных, пополняемые новыми видами млекопитающих и птиц, которые постепенно адаптируются к городским условиям (см. разд. 3.1 о выборе местообитаний и разд. 2.3 о видовом составе вдоль сельско-городского градиента в зоне бореальных лесов северной Европы). Городская экология стала важной отраслью экологической науки. Сотни университетов по всему миру предлагают курсы по экологии города. Существуют специализированные учебники (например, Gilbert, 1989; Nough, 1995), журналы (например, *Urban Ecosystems*) и общества — от академических до узко практических.

Во многих частях мира большое количество видов в городских экосистемах — это формы, интродуцированные человеком. Например, более 1 400 видов растений было зарегистрировано в Западном Берлине, но из них 40% — интродуцированные виды, а из местных видов 60% угрожает опасность исчезновения (Kowarik, 1990). Сильно трансформированная природа городс-

ких экосистем может быть особенно благоприятной для внедрения чужеродных видов, хотя большинство из них, несомненно, ограничены городской средой обитания. Внедрение таких видов часто сопровождается массивным неблагоприятным воздействием на местные виды. Фактически воздействие инвазивных видов является второй самой важной причиной вымирания видов во всем мире после утраты местообитаний и их фрагментации (Wilcove et al., 1998; Mack et al., 2000). Например, в США около 50% всех находящихся в опасности и под угрозой исчезновения видов, подвидов и популяций, которые взяты под охрану Законом о сохранении исчезающих видов млекопитающих и птиц, находятся в состоянии борьбы с инвазивными видами или оказываются жертвами хищных чужеродных видов (Wilcove et al., 1998). Из них 85% находятся под влиянием последствий разрушения и деградации местообитаний и более 20% под влиянием других причин (загрязнение, чрезмерная эксплуатация, болезни). Растения (57%) чаще, чем животные (39%), испытывают воздействие чужеродных видов, и это согласуется с аналогичными данными по всему миру. На многих океанских островах местные виды растительности практически были вытеснены завезенными видами, — такими как кустарник лантана шиповатая из семейства вербеновых (*Lantana camara*) (Crank, Fuller, 1995) и дерево восковица фая (*Myrica faya*) (Mack et al., 2000). Инвазивные виды распространились почти повсеместно, включая и районы бореальных лесов (Rose, Hermanutz, 2004). Характерна история, произошедшая на Гавайях с аборигенными видами птиц, которые были почти полностью уничтожены в результате эпидемии птичьей малярии, занесенной чуждыми видами птиц и распространяемой также завезенными комарами (*Culex quinquefasciatus*). К массивным воздействиям инвазивных видов на популяции и сообщества местных видов на континентальном уровне относится и появление чужеродных злаков, вытесняющих местные виды на лугах Америки и Австралии. В Америке почти исчез каштан зубчатый (*Castanea dentata*) благодаря внедрению азиатского паразитического гриба (*Enqothia parasitica*), в Африке значительно сократилось обилие рыб семейства цихлид в озере Виктория из-за хищничества завезенного окуня (Nile perch), инвазия непарного шелкопряда в США имела огромное воздействие на леса. Эти и другие примеры со ссылками на первоисточники были обсуждены в работе Р. Мака с соавт. (Mack et al., 2000). И, наконец, два примера из северной Европы, куда произошло внедрение и последующее распространение американской норки (*Mustela vison*) и енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*). Воздействие этих не отличающихся пищевой избирательностью хищников в сочетании с изменением структуры леса объясняет повсеместное сокращение численности тетерева.

Причин биологических инвазий много, включая случайный завоз видов и их специальную интродукцию. Балластные воды являются главным источником водных инвазивных видов (Ruiz et al., 1997). Большое количество как

водных, так и наземных видов перевозятся по всему миру для удовлетворения извечной потребности человека иметь в своем доме питомцев. Например, две трети из 350 видов попугаев всей планеты обычно перевозятся далеко за пределы их естественных географических ареалов, при этом 10% видов попугаев основали экзотические популяции (Cassey et al., 2004). Значительна торговля аквариумными и декоративными водными видами: только в США это хобби 11 млн. человек, приносящее доход в 25 млрд. долларов ежегодно (Padilla, Williams, 2004). Такой интенсивный бизнес привел к тому, что уже достоверно зарегистрировано 150 инвазий данной группы видов (Padilla, Williams, 2004). Примечательным аспектом этой торговли является то, что она осуществляется главным образом через интернет, и ее чрезвычайно сложно регулировать. Например, водяной гиацинт (*Eichhornia crassipes*), который во всем мире считается самым опасным водяным сорняком, можно за 4 американских доллара купить через интернет. Торговля аквариумными видами и попугаями часто рассматривается, как возможность поддерживать экологически безвредное развитие бедных стран. Но при этом обычно не учитывается повышенная скорость внедрения таких видов в чуждые им экосистемы. Другой аспект этой проблемы заключается в том, что хищнический отлов диких особей вызывает прямую угрозу для существования их природных популяций.

Важным соображением в связи с интродукциями видов, независимо от того, преднамеренные они или случайные, является то, что экологи не в состоянии с уверенностью предсказать, какие внедрения видов окажутся успешными, а какие нет. Максимум, что мы можем сделать, — это представить общие выводы на основе анализа обширных эмпирических исследований, но даже тогда эти выводы будут неполными. Например, в большинстве случаев выявлено, что чем больше особей завезено, тем больше шансов, что интродукция будет иметь успех (Duncan, 1997), и чем шире у вида экологическая ниша, тем больше вероятность, что он успешно приживется в новых условиях (Cassey et al., 2004). При такой перспективе нынешний оптимизм в отношении способности исследователей определить риск проникновения генетически модифицированных организмов в природные сообщества совершенно неоправдан, даже без учета возможного генетического смешения с местными популяциями и видами. Выводы, следующие из обширного опыта изучения инвазивных видов, достаточно ясны: результаты интродукции сложно предсказывать, инвазивные виды трудно (часто просто невозможно) контролировать, а последствия интродукции сильно зависят от конкретных условий.

**Глобализация и фрагментация ареалов живого мира.** Концепция связности является ключом к лучшему пониманию биологических последствий утраты местообитаний и их фрагментации. Связность означает доступность местообитания для проникновения в него особей данно-

го вида, отсутствие связности (изоляция) означает отсутствие такой доступности (разд. 1.4). Связность зависит от свойств ландшафта, также как и от свойств вида. Иллюстрацией к этому служит географическое распространение эукариотических пресноводных видов (рис. 3.3): виды с размером тела менее 1 мм обладают такой высокой способностью к пассивному распространению, что большинство из них — космополиты. Но для видов с менее выраженной способностью к миграции на большие расстояния кратковременные изменения в их встречаемости определяются главным образом изменениями окружающей среды. А мы, люди, изменяем структуру окружающей среды очень быстро. Многие местообитания утрачены, но так как общая площадь поверхности Земли остается постоянной, то увеличиваются размеры других местообитаний, и одновременно создаются новые местообитания.

Существуют две противоположные тенденции в изменении ареалов видов: *глобализация* и *изоляция*. Изоляция — результат утраты и фрагментации местообитаний, когда оставшиеся популяции вида оказываются разобщенными. Подобные процессы происходили и раньше в исторические периоды развития жизни. Особенно хорошо изучено сжатие ареалов бореальных видов млекопитающих на горных вершинах запада Северной Америки (Broun, 1971, 1978). Во время холодных периодов плейстоцена подходящие местообитания для этих видов были широко распространены в регионе, но с повышением температуры северные местообитания и связанные с ними виды отступили в горы, окруженные суровыми пустынными районами. Их современное распространение, охватывающее горные вершины, а также палеонтологические материалы свидетельствуют о многочисленных локальных вымираниях, при этом видна знакомая картина: популяции на меньших территориях вымирают быстрее, чем популяции, занимающие более протяженные территории (рис. 4.3). Эти данные также показывают, что популяции хищных видов млекопитающих, имеющих более крупные размеры и отличающиеся стенотопностью (все это, скорее всего, свидетельствует об относительно небольших размерах популяций), вымирали особенно быстро, доказывая тем самым уязвимость небольших популяций. Северные млекопитающие, оказавшиеся в ловушке на горных вершинах запада Северной Америки, дают представление о том, что может случиться с популяциями, которые окажутся изолированными из-за происходящих в последнее время утрат местообитаний и изоляции.

Утрата местообитаний и их фрагментация были основными причинами изоляции в прошлом. Но, как и в случае с северными млекопитающими, которые оказались в ловушке на горных вершинах во время последнего ледникового периода, изменение климата в результате деятельности человека тоже становится главной причиной изоляции видов. Проведенный анализ (Thomas et al., 2004; ссылки на него см. в разд. 4.8) предсказывает катастрофическое

сокращение ареалов видов из-за изменения климата — вплоть до того, что 15–37% видов будет «приговорено к вымиранию» в течение 50 лет. Другими словами, из-за изменений условий среды обитания в течение последующих 50 лет эти виды будут подвержены значительному риску вымирания в грядущие десятилетия и века.

Утрата местообитаний и их фрагментация, также как и изменения климата, будут способствовать сокращению количества местообитаний, доступных для стенотопных видов, сокращению их шансов перемещаться из одного фрагмента оставшегося местообитания в другой, и приведут к планомерному вымиранию изолированных популяций. Но у других видов, наоборот, увеличатся возможности расширить свои ареалы, отчасти из-за изменения климата и среды обитания, но особенно из-за возросшей роли антропогенного фактора — то есть преднамеренных или непреднамеренных действий человека. Эта биологическая глобализация увеличивает однородность видовых сообществ по всему миру, а ее воздействие на мир природы сравнимо с другими крупными глобальными изменениями (Mack et al., 2000). Если изучать лишь общее число видов, то вполне возможно, что в региональном масштабе сетевой эффект изоляции и глобализации будет увеличивать видовое разнообразие, а не уменьшать его. Д. Сакс и С. Гейнс (Sax, Gaines, 2003) суммировали показатели видового разнообразия — как для океанских островов, так и для континентальных территорий. У растений и рыб преобладал тренд увеличения регионального видового разнообразия, в то время как у птиц существенные изменения в целом не наблюдались. Практически одна и та же совокупность видов распространилась во многих регионах, тогда как более специализированные виды с небольшими ареалами просто исчезли. Если тренды региональной численности видов, о которых сообщают Д. Сакс и С. Гейнс (Sax, Gaines, 2003), распространяются также и на небольшие территории, то функционирование экосистем из-за вымирания видов и популяций может и не оказаться столь сильно нарушенным, как ожидалось. Однако этого может и не случиться, а динамика вновь созданных сообществ может приводить ко всяким неожиданностям, включая радикальные и необратимые неблагоприятные воздействия чужеродных видов на оставшиеся местные виды, многие из которых мы, люди, хотели бы сохранить. Я также хочу выразить некоторое сомнение в том, что повсеместно сохраняющееся региональное видовое разнообразие, которое описано в работе Д. Сакса и С. Гейнса (Sax, Gaines, 2003), действительно такое повсеместное. Всегда легче регистрировать появление новых видов, чем исчезновение прежних, и многие региональные списки, вероятно, содержат значительное число видов, обилие и распространенность которых сильно сократились, а мы этого и не заметили.

## 5.5. Выбор местообитаний у человека

Выбор местообитания у человека можно исследовать таким же образом, что и выбор местообитания у любых других видов. Ниже я вкратце остановлюсь на предпочтениях этого выбора, кажущихся «наследственными». Но эти соображения малосущественны по сравнению с наиболее характерной особенностью нашего взаимодействия с физической средой. Человек способен радикально изменить среду обитания для удовлетворения своих потребностей, что одновременно служит главной причиной изменения местообитаний для большинства других видов. Вид *Homo sapiens* — не единственный, который преобразует собственную среду обитания. Бобры — хорошо известный пример из царства животных: они перегораживают небольшие реки, чтобы создать участок затопленного леса, то есть оптимальную для них среду обитания. Если задуматься над этой проблемой, то окажется, что преобразователи природы встречаются всюду (Jones et al., 1994). Большинство экосистем образовалось в результате деятельности множества разных видов (Lawton, 2000). Работа видов по изменению собственных местообитаний могла сыграть большую роль даже в адаптивной эволюции (разд. 1.1). Несмотря на это, мы все же должны признать, что люди оказываются наиболее эффективными инженерами экосистем и преобразователями местообитаний: если имеются необходимые ресурсы, человек может постоянно населять практически любое место на земном шаре. Поскольку появление ранних гоминидов связано с развитием прямохождения, то считается, что эволюция человека началась в восточной и южной Африке в позднем миоцене и раннем плиоцене, 5–7 млн. лет назад. Основной тенденцией изменения ландшафтов в этот период была экспансия открытых и полуоткрытых травянистых равнин и соответствующее сокращение площади сплошных лесов (разд. 1.6). Согласно традиционному мнению, ранние гоминиды обитали в саванне, а их эволюция, включая хождение на двух ногах, изготовление орудий труда, увеличение мозга и сложное социальное поведение, рассматривается как адаптивная реакция на непростые условия жизни в саванне: опасные хищники, нехватка воды, конкуренция за пищу (Wolpoff, 1980; Klein, 1989; Vrba, 1995). Р. Поттс (Potts, 1998a, b) представляет подробное обсуждение гипотезы саванны, которую он, однако, считает неверной по ряду причин. Составленная им сводка палеоэкологических данных (Potts, 1998a) свидетельствует о разнообразии условий окружающей среды в местах эволюции первых гоминидов — от сплошных лесов до сухих травянистых равнин. Р. Поттс (Potts, 1998a, b) считает, что, кроме общего возрастания площади травянистых равнин, характерной чертой развития окружающей среды в последние 6–7 млн. лет и особенно в течение последнего миллиона лет, была ее увеличивающаяся изменчивость (рис. 5.6). Увеличение разнообразия и из-

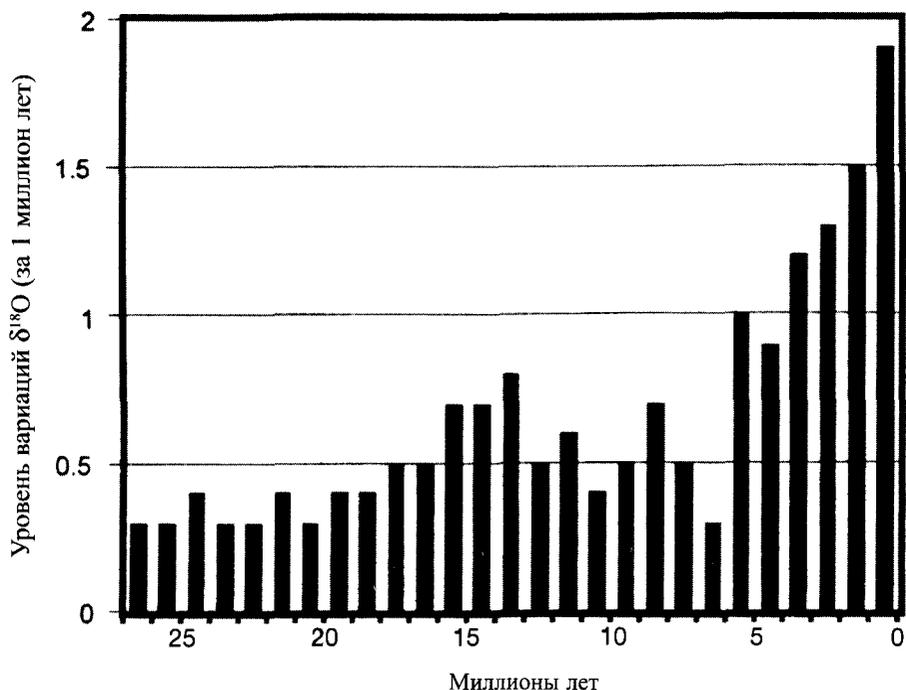


Рис. 5.6. Диапазон изменений содержания изотопа кислорода ( $\delta^{18}\text{O}$ ) через интервалы в 1 млн. лет в течение последних 27 млн. лет, основанный на совокупности данных по бентосным фораминиферам с глубинных морских отложений.  $\delta^{18}\text{O}$  отражает объем льда ледников на земном шаре и связанные с ними температурные изменения (из Potts, 1998b: рис. 1b).

менчивости окружающей среды было, как считает Р. Поттс, главной движущей силой эволюции человека. Дело в том, что в стабильных условиях среды преимущество получают специализированные формы, имеющие фиксированные адаптации, тогда как только экологически универсальные, обладающие высокой пластичностью виды могут выживать в изменчивых, нестабильных условиях. По мнению Р. Поттса (Potts, 1998a), контрастные условия окружающей среды, которые человек испытал в ходе своей эволюции, вызвали селективное давление в пользу адаптивной пластичности, и это отражено в вышеназванных признаках, наиболее характерных для эволюции человека — изготовление орудий труда, увеличение мозга и сложное социальное поведение.

Человек, конечно, не единственный вид, испытавший быструю смену условий окружающей среды в плейстоцене. Р. Поттс (Potts, 1998b) рассматривает различия между теми видами млекопитающих южной Кении, которые выжили, и теми, которые не выжили в течение последнего миллиона лет. Вымершие виды были, как правило, хорошо адаптированы к усло-

виям сухих луговых сообществ, в то время как выжившие таксоны обладают той или иной пластичностью в отношении пищевого рациона и выбора местообитаний и, как правило, небольшими размерами. Условия окружающей среды флуктуировали еще сильнее в течение последнего миллиона лет и, очевидно, благоприятствовали видам, которые не являются узко адаптированными к определенному местообитанию. То, что специализированные виды более уязвимы и вымирают в изменяющейся среде, вполне логично, — это подтверждается и статистикой современных потерь популяций и видов: специализированные виды особенно часто вымирают при утрате местообитания.

Некоторые исследователи предполагают, исходя из гипотезы о происхождении человека в саванне и других соображений (Orians, 1980), что при выборе местообитаний в саванне человек руководствовался набором ключевых элементов, которые в совокупности создавали бы благоприятные условия для его существования. Хорошо обозримый открытый ландшафт, но с куртинами деревьев, используемых как укрытия; несколько удобных мест вроде утесов и холмов для лучшего наблюдения, и пещеры, необходимые для создания убежищ; водоемы, которые часто содержат важные пищевые ресурсы, а не только обеспечивают водой. Я предлагаю читателям задать себе вопрос: при свободе выбора, будет ли такая окружающая среда более желанной и предпочтительной, чем сплошной лес? Я полагаю, что большинство читателей действительно предпочтет ландшафт типа саванны лесному массиву. Возможно, популярность гольфа в развитых странах частично объясняется тем, что поля для гольфа немного напоминают местообитания древнего человека. И тот факт, что в северной Европе большинство людей предпочитают для своих поселений расчищать сосновые боры, а не селиться в старых непроходимых лесах, также может быть объяснен эволюционной историей человека. Местообитания тех из нас, кто живет в городах, включают парки, которые при хорошем уходе напоминают саванны и часто имеют пруды. Но и помимо возможного влияния нашей эволюции, — все мы знаем, как сильно влияет на выбор местообитания наш детский опыт. Большинство из нас предпочитает ту среду обитания, с которой мы познакомились в ранние периоды нашей жизни, а такие ландшафты и местообитания охватывают большую часть разнообразия, существующего на Земле.

## 5.6. Утрата местообитаний в нашем сознании

Натуралисты, ботаники и экологи более двух столетий наносили на свои карты местообитания Земли. Для многих частей земного шара эта задача практически выполнена, и оставшиеся вопросы касаются скорее деталей,

чем картины в целом. Одним из исключений является классификация различных типов тропических лесов, — например, в бассейне реки Амазонки, где леса оказались гораздо разнообразнее, чем считалось ранее (разд. 1.2). Но то, что существует в действительности — это одно, а то, как люди воспринимают окружающую природную среду, — это совсем другое. Последнее имеет большое значение потому, что политические решения, которые, в конечном счете, определяют наше будущее, основываются именно на восприятии среды обитания людьми. Есть несколько причин, по которым восприятие людей может быть весьма неадекватным, что грозит привести к дальнейшей утрате местообитаний в окружающей нас действительности. Вот три подобных причины: достижения в информационных технологиях и СМИ, прогресс транспортных технологий и неумеренное преследование экономических интересов, что так характерно для начала нового тысячелетия.

С развитием информационных технологий и СМИ люди в развитых странах узнали гораздо больше о среде обитания во всем мире, чем предыдущие поколения. Точные знания о природных местообитаниях важны и полезны для общественного мнения, особенно если эти знания охватывают весь земной шар. Но здесь же кроется и потенциальная опасность, которую я проиллюстрирую по аналогии с интересом общества к спорту. Хотя у меня нет статистических данных, подтверждающих мое мнение, я все же считаю, что интерес к местным спортивным событиям у взрослого населения сократился из-за чрезмерного обилия на телевидении более масштабных — национальных и международных — спортивных событий. Интерес к обычным спортсменам и спортсменкам уменьшился, когда у каждого появилась возможность стать свидетелем выступлений чемпионов высшего класса. К счастью, дети и подростки все еще любят сами заниматься спортом, но с точки зрения зрителей достойны внимания лишь самые лучшие спортсмены. Я думаю, то же самое происходит с природой и средой обитания. Когда телевидение ежедневно представляет зрелищные программы по естественной истории и замечательным ландшафтам разных уголков планеты, опасность заключается в том, что все прочее может показаться чем-то банальным и скучным — луга за шоссе, лесной массив в окрестностях города. Телевизионные документальные сериалы о природе весьма популярны, но мир природы они отображают весьма односторонне, обращая внимание исключительно на все самое живописное, включая ландшафты, местообитания и животных Земли. Мало шансов, что при таких стандартах большинство местообитаний займет в сознании людей достойное место. Они могут показаться скучными, маловажными и, следовательно, не имеющими большой ценности.

Документальные сериалы о природе усиливают желание людей увидеть природу дальних стран, а достижения в транспортных технологиях позволяют осуществить эти желания. Многие жители развитых стран могут позна-

комиться с природой, совершая поездки практически в любой уголок мира. В этом кроется другая опасность. Когда так просто посетить национальный парк, увидеть на отдыхе природный лес, может возникнуть иллюзия, что такие места встречаются гораздо чаще, чем это есть на самом деле. Наш повседневный опыт проживания в городах усиливает такую иллюзию. Кафе, музеи, кинотеатры занимают небольшую часть пространства в городах, но нам достаточно легко найти то, что нам нужно, в любой момент времени. Иные люди в развитых странах все чаще и чаще воспринимают весь мир как свое личное местообитание. Конечно, ситуация совсем другая для большинства людей в развивающихся странах и практически для всех других видов живых существ, за исключением китов и некоторых перелетных птиц.

Третья причина исчезновения местообитаний из нашего сознания связана с нашими ценностями и приоритетами, а также с неконтролируемым преобладанием экономических интересов в рыночной экономике. Позвольте пояснить это обстоятельство на примере лесов в Финляндии. Финляндия — страна, значительная площадь которой покрыта лесами и болотами, хотя последние в основном уже осушены (рис. 2.7), и на их месте посажены новые леса. Раньше финские леса принадлежали, как правило, частным владельцам, большинство из которых владели лишь несколькими десятками гектаров леса и еще меньшей площадью обрабатываемой земли. В настоящее время ситуация быстро меняется, — увеличивается число владельцев леса, проживающих в малых и больших городах. Они получили участки леса в наследство от родителей, дедушек и бабушек, которые доживали свой век в селах одни, без продолжателей своего дела. В то же время финская лесоперерабатывающая промышленность выросла настолько, что она легко перерабатывает весь прирост леса Финляндии, а также все импортируемое сырье из России — всего около 70 млн. м<sup>3</sup> древесины в год. В Финляндии производится 55 млн. кубометров древесины на 20 млн. га леса (расчет основан на определении леса как территории с произрастанием более 1 м<sup>3</sup> на гектар). Эти данные можно сравнить с соответствующими цифрами для Канады: 235 млн. га коммерчески используемого леса с ежегодной добычей 180 млн. м<sup>3</sup> древесины (Anonymous, 1997). Таким образом, добыча древесины в Финляндии составляет 30% от ее объема, производимого в Канаде, хотя территория под лесами в Финляндии составляет только 9% от аналогичной территории в Канаде. Лесной сектор в Финляндии стал высоко автоматизированным и механизированным, и число работающих в нем людей постоянно сокращается. Хотя при этом причиной сокращения занятости обычно считают усиление активности по сохранению леса.

Если учесть всевозможные меры по повышению продуктивности лесных угодий, в том числе значительные правительственные субсидии и создание специальных организаций для обеспечения сотрудничества между лесовладельцами и лесным сектором промышленности, то неудивительно, что кон-

цепция природного леса существенно изменилась в сознании населения Финляндии и, вероятно, других стран северной Европы. Большинство финнов убеждено, что о лесах следует заботиться для того, чтобы они оставались здоровыми и жизнеспособными — подобно полям с зерновыми культурами. Эта идея была внедрена в общественное сознание и поддерживалась лесниками: они утверждали, что леса, в которые не заходит человек, роковым образом ослабевают — не только отдельные деревья погибают, но и целый лес не выдержит и заболит. Вмешательство человека в лесную экосистему в виде сплошной вырубki считается полезным для восстановления жизнеспособности лесов. Другая ошибочная идея состоит в том, что сплошная вырубка аналогична природной динамике лесов (разд. 5.3). Автор письма, опубликованного в национальной газете в 2002 г., резко критиковал концепцию выборочной рубки отдельных деревьев без сплошной вырубki целых делянок, поскольку это ведет к формированию леса с разными по возрасту и размерам деревьями. Автор утверждал, что все это неестественно: природные леса якобы состоят из когорты деревьев одинакового возраста и размера. Вот так природное местообитание — девственный лес — исчезло из нашего сознания. В итоге наличие природных лесов теперь считается признаком нездорового состояния окружающей среды, а их особенности объявлены неестественными! Такое могло произойти только потому, что природные леса в Финляндии и повсюду в северной Европе уже настолько редки, что большинство людей никогда их не видели. Без личного опыта очень легко впасть в подобное заблуждение, руководствуясь ошибочными аргументами, придуманными в оправдание интенсивной эксплуатации лесов.

Я надеюсь, что многие читатели могут вспомнить подобные истории о других местообитаниях в других уголках мира. Что касается бореальных лесов, то налицо пагубное сочетание мощных экономических стимулов к дальнейшей интенсификации лесного хозяйства и неспособности экологов продемонстрировать экономические выгоды от сохранения леса. Здесь нет такого множества харизматических крупных животных, как, например, в тропических саваннах, а те животные, которые есть, действительно неплохо выживают в используемых человеком лесах, пока на них не слишком интенсивно охотятся и не чрезмерно их беспокоят. Как было показано в разд. 1.2, по-настоящему бедствуют те создания, размер которых невелик и которые достаточно стенотопны. Подобный аргумент выдвинут также в отношении людей. Утверждается, что большинство из нас на самом деле предпочитают совершать прогулки по ровному настилу соснового леса, окультуренного человеком, чем гулять в неухоженных природных лесах, загроможденных упавшими стволами деревьев и валежником. Это, может быть, и верно, — возможно, это даже отражает наследственную склонность человека выбирать более открытую среду обитания. Многие путешественники и туристы не очень любят природные леса. Но независимо от того, связана ли эта анти-

патия с наследственными предпочтениями людей, ясно, что она отражает также их отчуждение от природной среды обитания. Большинство людей живет в городах, имея минимальный контакт с природой, поэтому ухоженные леса, напоминающие городские парки, представляются знакомыми и безопасными.

**О значении приобщения детей к природе.** Маленькие дети любят играть и заниматься спортом. Кроме того, они — прирожденные натуралисты и очень любознательны по отношению к растениям и животным. Но постепенно этот интерес угасает: из-за отсутствия поощрения и руководства со стороны взрослых, из-за того, что во многих уголках мира нет природных сообществ, где можно было бы наблюдать растения и животных в их естественной среде, и, конечно, из-за конкуренции со многими другими интересными объектами и видами деятельности, которые встречаются в окружающем мире, создаваемом человеком.

Не так уж и много требуется для того, чтобы дети сохраняли свою естественную привязанность к природе и природной среде обитания. Недавно я узнал о детском саду для детей от 3 до 6 лет, который, в общем-то, вполне обычный, и в то же время в лучшую сторону отличается от всех прочих. Тарья Мантила (Tarja Mantyla), изобретательная воспитательница детского сада Курикка, который находится в Пирккала — небольшой общине на юге Финляндии, сформировала группу из 14 дошколят для занятий по специальной ежедневной программе. Группа называется Лухтарёллит (Luhtaröllit), — это финское название полевицы (*Agrostis*), а также имя героя детских сказок. Тарья стремится дать детям возможность приобрести опыт общения с природой и испытать различные приключения. Каждый день после завтрака — и зимой, и летом, в любую погоду, — дети отправляются с Тарьей и еще одним воспитателем на участок леса, который расположен в 400 метрах от детского сада. Там они остаются почти на целый день. Чем же они занимаются? Дети любят лазить по невысоким скалам и деревьям (рис. 5.7), ползать по лесной подстилке, находить что-нибудь неизвестное, а летом есть ягоды голубики. Но чаще всего они самостоятельно строят шалаши из сучьев, елового лапника или любого другого материала, который здесь можно найти. Они также расширяют старые шалаши или разбирают их, чтобы перенести на новое место. Зимой, когда земля покрыта снегом, они кагаются на лыжах и строят множество снежных домиков. Поблизости есть озеро, где дети могут и зимой, и летом ловить рыбу на удочку. Летом они еще учатся плавать. Детей учат не причинять вреда деревьям, не мусорить в лесу — ведь это их собственный лес. Воспитатели читают детям рассказы и учат их пению. У них есть небольшое укрытие, где они могут перекусить. Раз или два в году они остаются в лесу на ночевку — спят в шалашах, которые сами построили. Целый день, играя в лесу, дети прекрасно развивают инициативу, мотор-

цепция природного леса существенно изменилась в сознании населения Финляндии и, вероятно, других стран северной Европы. Большинство финнов убеждено, что о лесах следует заботиться для того, чтобы они оставались здоровыми и жизнеспособными — подобно полям с зерновыми культурами. Эта идея была внедрена в общественное сознание и поддерживалась лесниками: они утверждали, что леса, в которые не заходит человек, роковым образом ослабляются — не только отдельные деревья погибнут, но и целый лес не выдержит и заболит. Вмешательство человека в лесную экосистему в виде сплошной вырубki считается полезным для восстановления жизнеспособности лесов. Другая ошибочная идея состоит в том, что сплошная вырубка аналогична природной динамике лесов (разд. 5.3). Автор письма, опубликованного в национальной газете в 2002 г., резко критиковал концепцию выборочной рубки отдельных деревьев без сплошной вырубki целых участков, поскольку это ведет к формированию леса с разными по возрасту и размерам деревьями. Автор утверждал, что все это неестественно: природные леса якобы состоят из когорты деревьев одинакового возраста и размера. Вот так природное местообитание — девственный лес — исчезло из нашего сознания. В итоге наличие природных лесов теперь считается признаком нездорового состояния окружающей среды, а их особенности объявлены неестественными! Такое могло произойти только потому, что природные леса в Финляндии и повсюду в северной Европе уже настолько редки, что большинство людей никогда их не видели. Без личного опыта очень легко впасть в подобное заблуждение, руководствуясь ошибочными аргументами, придуманными в оправдание интенсивной эксплуатации лесов.

Я надеюсь, что многие читатели могут вспомнить подобные истории о других местообитаниях в других уголках мира. Что касается бореальных лесов, то налицо пагубное сочетание мощных экономических стимулов к дальнейшей интенсификации лесного хозяйства и неспособности экологов продемонстрировать экономические выгоды от сохранения леса. Здесь нет такого множества харизматических крупных животных, как, например, в тропических саваннах, а те животные, которые есть, действительно неплохо выживают в используемых человеком лесах, пока на них не слишком интенсивно охотятся и не чрезмерно их беспокоят. Как было показано в разд. 1.2, по-настоящему бедствуют те создания, размер которых невелик и которые достаточно стенотопны. Подобный аргумент выдвинут также в отношении людей. Утверждается, что большинство из нас на самом деле предпочитают совершать прогулки по ровному настилу соснового леса, окультуренного человеком, чем гулять в неухоженных природных лесах, загроможденных упавшими стволами деревьев и валежником. Это, может быть, и верно, — возможно, это даже отражает наследственную склонность человека выбирать более открытую среду обитания. Многие путешественники и туристы не очень любят природные леса. Но независимо от того, связана ли эта анти-

патия с наследственными предпочтениями людей, ясно, что она отражает также их отчуждение от природной среды обитания. Большинство людей живет в городах, имея минимальный контакт с природой, поэтому ухоженные леса, напоминающие городские парки, представляются знакомыми и безопасными.

**О значении приобщения детей к природе.** Маленькие дети любят играть и заниматься спортом. Кроме того, они — прирожденные натуралисты и очень любознательны по отношению к растениям и животным. Но постепенно этот интерес угасает: из-за отсутствия поощрения и руководства со стороны взрослых, из-за того, что во многих уголках мира нет природных сообществ, где можно было бы наблюдать растения и животных в их естественной среде, и, конечно, из-за конкуренции со многими другими интересными объектами и видами деятельности, которые встречаются в окружающем мире, создаваемом человеком.

Не так уж и много требуется для того, чтобы дети сохраняли свою естественную привязанность к природе и природной среде обитания. Недавно я узнал о детском саде для детей от 3 до 6 лет, который, в общем-то, вполне обычный, и в то же время в лучшую сторону отличается от всех прочих. Тарья Мантила (Tarja Mantyla), изобретательная воспитательница детского сада Курикка, который находится в Пирккала — небольшой общине на юге Финляндии, сформировала группу из 14 дошколят для занятий по специальной ежедневной программе. Группа называется Лухтарёллит (Luhtaröllit), — это финское название полевицы (*Agrostis*), а также имя героя детских сказок. Тарья стремится дать детям возможность приобрести опыт общения с природой и испытать различные приключения. Каждый день после завтрака — и зимой, и летом, в любую погоду, — дети отправляются с Тарьей и еще одним воспитателем на участок леса, который расположен в 400 метрах от детского сада. Там они остаются почти на целый день. Чем же они занимаются? Дети любят лазить по невысоким скалам и деревьям (рис. 5.7), ползать по лесной подстилке, находить что-нибудь неизвестное, а летом есть ягоды голубики. Но чаще всего они самостоятельно строят шалаши из сучьев, елового лапника или любого другого материала, который здесь можно найти. Они также расширяют старые шалаши или разбирают их, чтобы перенести на новое место. Зимой, когда земля покрыта снегом, они катаются на лыжах и строят множество снежных домиков. Поблизости есть озеро, где дети могут и зимой, и летом ловить рыбу на удочку. Летом они еще учатся плавать. Детей учат не причинять вреда деревьям, не мусорить в лесу — ведь это их собственный лес. Воспитатели читают детям рассказы и учат их пению. У них есть небольшое укрытие, где они могут перекусить. Раз или два в году они остаются в лесу на ночевку — спят в шалашах, которые сами построили. Целый день, играя в лесу, дети прекрасно развивают инициативу, мотор-

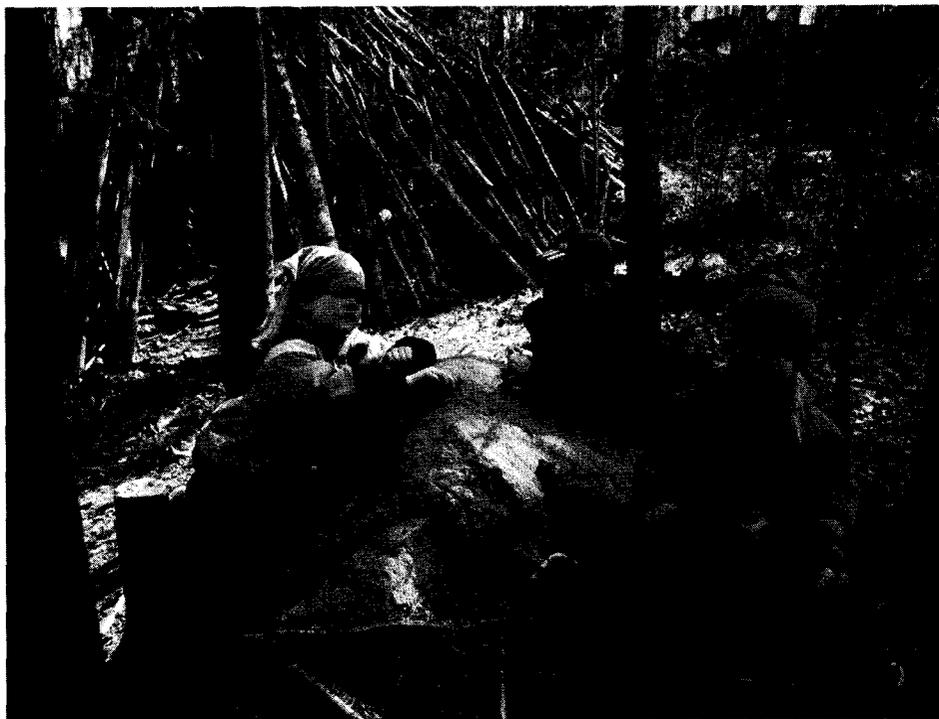


Рис. 5.7. Дети из группы «Luhtaröllit» в одном из своих любимых местечек в лесу.  
(Фото Тарья Мантила — Tarja Mantyla).

ные навыки, и при этом получают огромное удовольствие. Можно надеяться, что у этих детей на всю жизнь останется чувство любви к природе.

### **5.7 Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить**

**Изменение климата и потеря местообитаний.** Прогнозируемое изменение климата к 2050 г. значительным образом повлияет на географическое распределение главных типов местообитаний на Земле, и при этом изменится соотношение размеров территорий, благоприятных для существования различных видов. Изменение климата вызовет катастрофическое сокращение количества доступных местообитаний, особенно для тех видов, которые обитают в специфических, характерных только для них условиях — в горах и на высоких широтах, — поскольку такие местообитания и связанные с ними виды не способны куда-либо перемещаться. Изменение климата будет иметь наиболее пагубные последствия в тех местах, где природные местообитания окажутся сильно фрагментированными, так как это не позволит видам мигрировать на другие территории. Поэтому делается вывод, что от

15 до 37% видов на Земле окажутся под угрозой исчезновения к 2050 г. из-за сокращения их местообитаний, вызванного изменением климата.

**Роль обычных ландшафтов.** Земля потеряла свои первоначальные биомы, и большая часть ландшафтов в значительной степени изменилась из-за деятельности человека. Будущее биоразнообразия, которое приносит людям многочисленные выгоды, зависит от того, что происходит в обычных фрагментированных ландшафтах. Крайне важно соединить все усилия и принять действенные меры по защите биоразнообразия от антропогенных воздействий, которые пагубно влияют на местообитания в обычных для нас ландшафтах.

**Восстановление местообитаний.** Необходимость восстановления местообитаний связана с тем, что самой важной причиной, приводящей к вымиранию видов, оказывается недостаточное количество оставшихся местообитаний и их сильная фрагментация. Практические методы восстановления местообитаний зависят от их специфики, и предлагается множество общих подходов к этой задаче. Теория метапопуляций может использоваться для решения вопроса о том, где именно следует восстанавливать местообитания. Кроме того, эта теория — одна из серьезных альтернатив при выборе различных вариантов природопользования и охраны окружающей среды, а также при выборе мер по восстановлению местообитаний. Часто бывает целесообразно восстановить местообитания вблизи существующих местообитаний и популяций, чтобы увеличить вероятность того, что особи охраняемых видов получают доступ к восстановленному местообитанию.

**Утрата местообитаний в нашем сознании.** Достижения в информационных и транспортных технологиях облегчают нам доступ к немногим оставшимся на Земле участкам местообитаний, находящихся под угрозой исчезновения, — создавая тем самым иллюзию, что таких участков больше, чем на самом деле. Местообитания утрачиваются в нашем сознании, когда они становятся настолько непривычными, что человек никогда их не встречает или встречает очень редко в своей повседневной жизни. Примером этого является первозданный бореальный лес северной Европы. Так как старых лесных массивов осталось совсем мало, то очень немногие люди могут побывать там, поэтому становится легче вводить людей в заблуждение ошибочными аргументами, придуманными в оправдание интенсивной эксплуатации леса.

**Роль экологов.** Заключительное обращение к моим коллегам-экологам состоит в следующем: недостаточно только продуцировать и накапливать знания о процессах, связанных с экологическими последствиями утраты местообитаний и другими изменениями в окружающей среде. Мы также должны быть уверенными в том, что до политического руководства без искажения доводятся наиболее современные научные знания, имеющие определяющее значение для принятия решений.

## ЭПИЛОГ

Человек оказался в непростом положении. Он должен стать хозяином планеты, возраст которой 5 млрд. лет. От природы ему дана способность заглядывать в будущее на несколько дней, несколько месяцев и даже несколько лет, но отнюдь не на десятилетия, века и тысячелетия. В процессе эволюции человек научился быть скорее пассажиром, чем пилотом своей планеты. В течение 5 млн. лет человеческой эволюции наша деятельность не имела значительных последствий ни для нас самих, ни для кого-либо ещё за пределами доступных нашему непосредственному восприятию пространственных и временных границ. Теперь всё изменилось. Коллективная деятельность человечества, благодаря мощным технологиям, до такой степени воздействует, и будет воздействовать на весь земной шар и на последующие поколения, что это вызовет шестое массовое вымирание видов на Земле после ордовикского, случившегося 500 млн. лет назад. Немного утешает тот факт, что могущество человека все же недостаточно для того, чтобы истребить все живое на планете, так как жизнь проникла на несколько км. вглубь земной коры. Если воздействие человека внезапно прекратится, то царство Природы восстановится удивительно быстро; многие признаки нашего присутствия исчезнут гораздо стремительней, чем можно себе представить, — правда, при этом нужно учитывать, что исчезнувшие виды никогда уже не восстановятся. Но мир не останется неизменным даже при отсутствии антропогенного фактора. Экосистемы на Земле постоянно меняются, и так, несомненно, будет продолжаться до самого конца.

Так насколько важно то обстоятельство, что мы, люди, и на глобальном уровне и на уровне отдельных местообитаний изменяем окружающую среду и трансформируем условия жизни многих и многих видов? Самым простым ответом на вопрос, почему же это действительно важно, является наше равнодушие к будущему. Каждый из нас без труда может отказаться от сегодняшних удовольствий, если они могут стать причиной неприятностей на следующей неделе, в следующем месяце или даже в следующем году. Мы озабочены также своим отдаленным будущим, — хоть о нем, к сожалению, мы способны позаботиться гораздо меньше, чем о ближайших перспективах. Печально, но наши государственные и общественные институты, по всей видимости, тоже не в состоянии планировать отдаленное будущее, хотя их существование и не предполагает временных ограничений.

Если мы согласимся, что отдаленное будущее все-таки важно для нас, можно указать две причины, по которым нам следует сохранять местообитания и связанное с ними биоразнообразие. Многим из нас вряд ли понравилась бы перспектива провести оставшиеся годы жизни в искусственной среде обитания. Конечно, всё зависит от того, какова эта искусственная сре-

да, — большинство цивилизованных людей привыкло пользоваться плодами человеческой культуры и технологии. Тем не менее, мысль о будущем, в котором никогда не увидишь лес, цветущий луг, горы или море, кажется ужасной. Я понимаю, что некоторые люди фактически уже живут такой жизнью, хотя и помимо своей воли, а другим это кажется сильным преувеличением. Но суть дела в том, что большинство из нас ощущают естественную привязанность к живому миру, и эта привязанность — часть нашей жизни. Можно также задуматься и о нашем глубоком родстве со всеми другими живыми существами на планете. Грядущие поколения могут почувствовать это родство гораздо сильнее нас, и мы не должны лишать их возможности сформировать альтернативное видение жизни, отличное от нашего. Мало кто решится отрицать важность будущего, и немногие верят, что современный образ жизни богатых стран, основанный на все возрастающем потреблении и конкуренции, всегда будет доминировать в мире. Перемены неизбежны, — вопрос лишь в том, насколько будет растрочен природный капитал к тому времени, когда эти перемены произойдут.

Не каждый захочет отвлечься от повседневных реалий и подумать о возможных фундаментальных изменениях в системе ценностей этого или последующих поколений. Однако каждому ясно, что в деле использования природных ресурсов нельзя делать ошибок, которые приведут к роковым последствиям в будущем. При этом возникают следующие вопросы: «Какие объёмы потребления тех или иных ресурсов могут оказаться чрезмерными, как далеко можно заходить в трансформации и разрушении местообитаний, что следует считать стабильным, что — нет?» Об этом написаны сотни томов, собраны статистические данные, построены математические модели. Конечно, делать выводы и действовать в соответствии с ними предстоит государственным и общественным институтам. Проблема в том, что общество состоит из недальновидных индивидуумов, а учреждения принимают их на работу.

Каковы же пагубные долгосрочные последствия утраты, изменения и фрагментации местообитаний, которые мы должны предупредить? Если отвечать кратко, то полного представления об этом у нас нет, — в истории нашей планеты отсутствуют прецеденты подобных глобальных изменений окружающей среды, а любые теоретические прогнозы усложняются возможностью катастрофических сбоев в функционировании глобальных экосистем, как только будут превышены критические значения параметров состояния окружающей среды. У нас есть примеры меньших масштабов, — такие как ужасающие наводнения на Гаити вследствие исчезновения местных горных лесов. Глобализация изменений окружающей среды означает, что последующие катастрофы возможны в совершенно иных масштабах.

Я хочу закончить коротким рассказом из истории человечества, который содержится в проникновенной книге «Guns, germs and steel» («Оружие, бак-

терии и сталь») (Jared Diamond, 1997). Возможно, этот рассказ не вполне точно отражает то, что происходило на самом деле, а, возможно, все было именно так. Не суть важно. Этот рассказ — убедительная иллюстрация того, как велика цена потери природного капитала, потерянных возможностей. Тот отрезок истории человечества больше не повторится, однако он должен напомнить нам, что последствия нашей деятельности могут быть гораздо более серьезными, чем мы думаем.

История начинается 14 000 лет назад, когда группы охотников-собираателей мигрировали из Сибири в Северную Америку. Они увидели совершенно неизведанный, новый для них мир, похожий на первозданный рай. Охота на крупных млекопитающих, которые совсем не боялись человека, была так легка, а жизнь — так комфортна. Потребовалось ровно 1 000 лет, чтобы удачливые охотники размножились и расселились по всему Новому Свету с севера на юг, с запада на восток. В течение этого времени крупные млекопитающие исчезли. Была ли чрезмерно интенсивная охота единственной или важнейшей причиной вымирания мегафауны — этот вопрос остается открытым. Мне представляется весьма вероятным, что в данном случае, как и во многих других местах и во многих других случаях, были виноваты именно люди.

Но насколько важно то обстоятельство, что большинство крупных млекопитающих здесь исчезло? Ведь прочие виды в основном сохранились. Истребив крупных млекопитающих, аборигены Америки утратили возможность их одомашнить, — в отличие от людей Старого Света, где одомашненные виды развивались и сосуществовали с другими крупными млекопитающими в течение долгого времени. Без одомашненных млекопитающих сельскохозяйственное и, следовательно, культурное развитие в Новом Свете происходило более медленно по сравнению со Старым Светом.

В конце концов, цивилизации Старого и Нового света столкнулись в 1492 г., и это столкновение оказалось высоко асимметричным. Жители Нового Света погибли из-за своей более примитивной технологии, — а в конечном итоге из-за отсутствия развитого сельского хозяйства и отсутствия иммунитета к инфекционным болезням, с которыми они ранее не встречались, в то время как жители Старого Света были иммунизированы относительно этих заболеваний благодаря одомашненным млекопитающим. Так почему же всё это произошло? Потому что первые люди в Северной и Южной Америке уничтожили многих представителей местной мегафауны ещё за 14 000 лет до этого.

\* \* \*

Тотальное разрушение местообитаний животных и растений, происходящее сейчас по всему миру, напоминает массовое истребление крупных млекопитающих некоторыми нашими предками в далёкие времена. К сожалению,

нию, мы не почувствуем результаты этих процессов немедленно. Но их долгосрочные последствия могут быть поразительными и очень неприятными для нас. Зная о возможности таких последствий, мы должны остановиться, подумать о будущем и быть более осторожными. Охотники, странствовавшие по девственной природе Американского континента 14 000 лет назад, не обладали необходимыми знаниями, которые бы им позволили поступать по-другому.

## КОММЕНТАРИИ К ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ТЕРМИНАМ

**Агрегационная модель конкурентного сосуществования** (aggregation model of competitive coexistence) — показывает, что в агрегированных поселениях видов уровень внутривидовой конкуренции выше, чем межвидовой. Это облегчает сосуществование различных видов. Закономерность описана для беспозвоночных населяющих навозные кучи, трупы животных и т.д. (Atkinson, Shorrocks, 1981; Hanski, 1981).

**Алли эффект** (Allee effect) — характеризует зависимость между размером популяции и успехом размножения, рассчитанным относительно одной особи. Основная идея заключается в том, что в малых популяциях успех размножения и выживаемость особей понижены. В больших популяциях Алли эффект выражен менее отчетливо. Впервые описан в работе (Allee et al., 1949).

**Альфа ( $\alpha$ ) биоразнообразие** (Alpha ( $\alpha$ ) Biodiversity) — количество видов встречающихся в одном местообитании (иногда на одной территории). Зависит от продуктивности и площади местообитания. Сильно возрастает в тропиках, а на удаленных островах уменьшается. Часто используется более короткое название —  $\alpha$ -разнообразие. Термин введен в употребление Р. Уиттекером (Whittaker, 1972).

**Бета ( $\beta$ ) биоразнообразие** (Beta ( $\beta$ ) Biodiversity) — количество видов, выявленное при сравнении двух экосистем (местообитаний), при этом общие виды для этих экосистем (местообитаний) не учитываются. Чем сильнее различаются сравниваемые экосистемы (местообитаний), тем выше бета биоразнообразие. Часто используется более короткое название —  $\beta$ -разнообразие. Термин введен в употребление Р. Уиттекером (Whittaker, 1972).

**Биом** (biome) — крупная региональная или субконтинентальная биосистема, характеризующаяся каким-либо основным типом растительности или другой специфичной особенностью ландшафта. Необычайно обширный биотоп планетарного масштаба.

**Биотоп** (biotope) — участок, подверженный воздействию одних и тех же абиотических факторов среды, и заселённый организмами (занятый одним биоценозом), совместно с биоценозом составляет единый биогеоценоз. Биотоп — местообитание для сообщества видов, хотя часто понятие «местообитание» используется также применительно к сообществам, а не к отдельным видам.

**Видовой кредит** (species credit) — число видов, для которых улучшились условия окружающей среды после реставрации местообитания (Hanski, 2000).

**Градиент село–город** (rural–urban gradient) — экологическая программа, направленная на изучение долговременного влияния урбанизации на структуру и функционирование лесных экосистем. Начиная с 1988 г., ведутся базы данных, включающие наблюдения за: характеристиками растений, цикли-

ческими процессами в минеральном питании растений, свойствами листового опада, особенностями почвенного покрова и почвенной фауны. Проект финансируется NASA (National Aeronautics and Space Administration).

**Зонтичные виды** (*umbrella species*) — виды, мероприятия по охране которых способствуют сохранению многих других жизненных форм, а также их местообитаний. Поскольку для большинства видов очень тяжело определить природоохранный статус, то гораздо проще из миллионов форм выделить зонтичные виды, статус которых определяется значительно легче. Зонтичные виды способствуют выбору территории под потенциальный резерват и определению его минимальных размеров.

**Идеально принудительное распределение** (*the ideal despotic distribution*) — модель предполагает, что особи, первыми вселившиеся в благоприятное местообитание, в дальнейшем имеют возможность, тем или иным образом, устранять других особей, прибывающих позже, т.е. данному виду свойственна территориальность и резиденты обычно побеждают вселенцев. В таких моделях предполагается, что местообитание состоит из «вакантных» разнокачественных территорий, и особи всегда выбирают участок наивысшего качества, который все еще остается свободным (Fretwell, Lucas, 1970).

**Идеально свободное распределение** (*ideal free distribution*) — модель предполагает, что особь всегда выбирает тип среды обитания, в котором её приспособленность была бы максимально высокой. Если бы, приспособленность особей к местообитанию *A* была бы выше, чем приспособленность к местообитанию *B*, то больше особей переместилось бы в местообитание *A*. Этот процесс шел бы до тех пор пока местообитания *A* из-за высокой плотности не утратило бы преимуществ и по качеству существования особей не сравнялось бы с местообитанием *B*. Модель предполагает, что нет никаких прямых взаимодействий между особями (Fretwell, Lucas, 1970).

**Идеально упреждающее распределение** (*the ideal pre-emptive distribution*) — модель распределения в основных чертах сходная с идеально-принудительным распределением (Pulliam, Danielson, 1991).

**Ключевые лесные местообитания** (*woodland key habitats*) — проект по охране бореальных лесов в странах Скандинавии. Идеология проекта заключается в выборе и предании статуса резервата небольшим наиболее уникальным участкам леса. Подвергается критике многих экологов, поскольку такие мелкие участки не могут способствовать сохранению большинства редких и исчезающих видов.

**Краевой эффект** (*edge effect*) — возникает на границе между естественными и нарушенными антропогенными биотопами. Разрушающее воздействие антропогенных экосистем на естественные экосистемы может наблюдаться на значительном расстоянии от их границы. Краевой эффект особенно выражен в случае, когда естественные местообитания представлены небольшими изолированными участками.

**Матрикс (ландшафтный матрикс)** (landscape matrix) — межклеточное вещество. В метапопуляционной теории матриксом (ландшафтным матриксом) называют пространство непригодное для существования вида, находящееся между местообитаниями, где вид может существовать.

**Местообитание-источник** (source habitat) — местообитание благоприятное для данного вида, в котором рождаемость превышает смертность, и создаются условия для эмиграции зверьков в менее благоприятные местообитания, *местообитания-стоки* (Pulliam, 1988).

**Местообитание-псевдосток (псевдослив)** (pseudo-sink habitat) — так называют местообитание, которое функционирует как источник, но в то же время средняя плотность популяции, его населяющей, оказывается повышенной в результате иммиграции из других популяций.

**Местообитание-сток (слив)** (sink habitat) — неблагоприятное для данного вида местообитание, в котором смертность превышает рождаемость, и популяция в основном существует за счет иммиграции зверьков из более благоприятных местообитаний, *местообитаний-источников* (Pulliam, 1988).

**Метапопуляция** (metapopulation) — группа пространственно разобщенных, но взаимодействующих популяций. В классической метапопуляционной теории, численность каждой популяции изменяется независимо от численности соседних под действием случайных факторов. Чем меньше популяции, тем больше шансов, что она исчезнет. Несмотря на то, что популяции уязвимы, сама метапопуляция благодаря постоянным иммиграционным процессам устойчива. Термин введен в употребление Ричардом Левинсом (Levins, 1969).

**Метасообщество** (metacommunity) — сообщество, состоящее из нескольких взаимодействующих метапопуляций или совокупность локальных сообществ, связанных между собой множественными миграциями слагающих их видов.

**Минимальный размер участка** (minimum patch size) — критическая величина участка, ниже которой локальная популяция вымирает. При таком размере участка размножение лишь компенсирует потери, вызванные эмиграцией, однако на участках, размер которых ниже критического, прирост особей оказывается недостаточным и популяция исчезает (Skellam, 1951).

**Островная биогеография, теория** (theory of island biogeography) — устанавливает удельный вес факторов, определяющих видовое богатство островных экосистем. Под островной экосистемой понимается сообщество, окруженное территорией, непригодной для существования большинства типичных для данной экосистемы видов. Теория предполагает, что видовое богатство островных экосистем зависит от трех основных процессов: эмиграции, иммиграции и вымирания. Впервые сформулирована Р. МакАртуром и Е. Уилсоном (MacArthur, Wilson, 1967).

**Отложенное (отсроченное) вымирание** (extinction debt) — состояние видов, при котором они существуют, несмотря на то, что их местообитания разрушены. Доминантные виды после уничтожения местообитания могут сохраняться, на небольших нетронутых участках. Однако их существование там нестабильно. Несильное внешнее воздействие или даже влияние слабого конкурента может привести к исчезновению вида. В эту группу можно отнести и изначально редкие виды, поскольку они также подвержены вымиранию по стохастическим причинам. См. Д. Тильман и др. (Tilman, May, Lehman, Nowak, 1994).

**Первозданные (девственные) леса** (frontier forests) — тип леса, в состав которого входит много крупных старых деревьев, обладающих уникальными биологическими особенностями. В таком лесу много сухих деревьев, упавших стволов, коряг. Выпавшие деревья образуют «окна», через которые проникает солнечный свет — необходимое условие для появления подроста.

**Порог выживания** (extinction threshold) — обозначает некоторое предельное значение в процессе утраты качества или количества местообитания, после которого в популяции вида, использовавшего данное местообитание, резко снижается плотность или число особей. Для существования популяции важно, чтобы скорость колонизации превышала скорость вымирания особей. Если это происходит, следовательно, популяция преодолела порог выживания.

**Предельная численность, модель** (ceiling model) — описывает процессы регулирования плотности популяции. В модели предельной численности зависимость скорости роста популяции от плотности вступает в силу только тогда, когда размер популяции превышает предельную емкость среды. В этот момент рост популяции резко прерывается, а её размер будет соответствовать предельной численности, т.е. максимальному количеству особей, способных обитать на данной площади (Milne 1957, 1962).

**Реставрационная экология** (restoration ecology) — научное направление, изучающее возможности восстановления деградированных, нарушенных и уничтоженных экосистем. Работы в области реставрационной экологии координируются Международным обществом экологической реставрации (The Society for Ecological Restoration International — SER).

**Связность** (connectivity) — мера характеризующая возможность двух популяций, входящих в состав метапопуляции обмениваться мигрантами.

**Углеродный сток (слив)** (carbon sink) — природные или рукотворные резервуары, которые аккумулируют и сохраняют некоторые углеродосодержащие вещества неопределенный период времени. Природные углеродные стоки: поглощение углекислого газа океаном, фотосинтез растений; рукотворные углеродные стоки — свалки. Вопросы, связанные с углеродным стоком рассматриваются Киотским протоколом (1997).

**Цепи вымирания** (chains of extinction) — функциональная взаимосвязь видов, благодаря которой исчезновение одного приводит к вымиранию какого-то другого или нескольких других видов. Дж. Даймонд (Diamond, 1989) включил цепи вымирания в так называемую «злую четверку», или 4 антропогенных фактора, ответственных за большую часть современных вымираний видов.

**Экологическая ловушка** (ecological trap) — возникает в том случае, когда внешние характеристики местообитания, привлекающие особей, не соответствуют его истинным свойствам. В результате большинство индивидуумов ошибочно заселившие такие местообитания погибает. Часто экологические ловушки появляются благодаря воздействию антропогенных факторов, которые сильно изменяют продуктивность и защитные свойства местообитания, но при этом не затрагивают его внешний вид. Термин впервые был использован при исследовании последствий гнездования уток в колонии чаек (Dwernychuk, Boag, 1972).

**Экотоп** (ecotope) — наименьший, отчетливо выраженный, относительно гомогенный, хорошо очерченный элемент ландшафта. Как и в случае экосистемы при идентификации экотопа используются гибкие критерии. При классификации экотопов учитываются биотические и абиотические факторы, включая растительность, почвы, гидрологию и др. Во многом соответствует понятию экологической ниши. Термин впервые использован в работе Г.Н. Высоцкого (1915).

**Эффект спасения** (rescue effect) — возникает в ситуации, когда за счет пика численности в одних популяциях заселяются свободные местообитания, образовавшиеся на месте вымерших популяций, а в популяциях, находящихся на грани исчезновения, в большом количестве появляются новые особи. В результате поддерживается стабильность метапопуляции.

**Эффективный размер популяции** (effective population size) — количество размножающихся особей в модельной популяции, которые будут показывать одинаковую величину дисперсии аллельных частот при случайном дрейфе генов или сходное количество случаев инбридинга. Впервые это одно из основных положений популяционной генетики было сформулировано С. Райтом (Wright, 1931). В экологии иногда под этим термином подразумевают число особей в популяции, непосредственно участвующих в воспроизводстве следующего поколения.

*Борис Шефтель*

## КОММЕНТАРИИ К АНГЛОЯЗЫЧНЫМ АББРЕВИАТУРАМ

(сокращенные названия организаций, проектов,  
экологических методов и компьютерных программ)

**ANUCLIM** — пакет компьютерных программ, предназначенный для оценки среднемесячных климатических переменных, биоклиматических параметров и показателей, относящихся к росту и развитию сельскохозяйственных культур. Разработан в 1986 г. под названием BIOCLIM. Собственно программа ANUCLIM 5.0 вышла в свет в 1999 г., куда BIOCLIM вошла как составная часть. Пакет программ создан Центром ресурсов и экологических исследований Австралийского национального университета, (Канберра Австралия).

**ASIO** (Almost — очень редко, Seldom — редко, Intermediate — средне, often — часто). Концептуальная модель, основанная на наблюдениях за динамикой лесных пожаров в разных типах бореальных лесов. Предназначена для оценки состояния леса и используется для ведения лесного хозяйства. Первоначально разработана для лесов северной Швеции (Angelstam, Rosenberg, 1993)

**BIOSIS** — самая большая в мире библиографическая база данных по биологическим наукам. Включает книги, журнальные статьи, рецензии, материалы конференций, патенты, опубликованные после 1925 г. В базу ежегодно добавляется около 60 000 новых записей. В настоящее время принадлежит компании Томсон Рейтер (Thomson Reuters), образованной в апреле 2008 г. в результате приобретения корпорацией Томсон агентства Рейтер (Reuters Group plc).

**BRC** (The Biological Records Centre) — центр регистрации биоты. Содержит данные о встречах на Британских островах наземных и пресноводных видов животных (за исключением птиц) и растений. База данных центра содержит около 13 миллионов записей о регистрации более чем 12000 видов. Основан в 1964 г. Финансируется Объединенным комитетом по охране природы (Joint Nature Conservation Committee — JNCC) и Центром по экологии и гидрологии (Centre for Ecology and Hydrology — CEH).

**CORINE** (Coordination of Information on the Environment) — координация сбора информации об окружающей среде. Программа Европейского союза, направленная на сбор и анализ информации о состоянии окружающей среды в странах Объединенной Европы. Основана Европейской комиссией в 1985 г., с 1991 г. программа работает по инвентаризации биотопов, техногенных выбросов в атмосферу и почвенно-растительного покрова в странах Центральной и Восточной Европы.

**CSIRO** (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization) — содружества по организации научных и промышленных исследований. Ав-

стралийское национальное агентство науки, основано в 1926 г. Агентство имеет более 50 отделений в разных регионах Австралии и за рубежом. Одно из крупнейших исследовательских учреждений в мире, имеющее крайне разнообразную научную тематику.

**FAO** (Food and Agriculture Organization of the United Nations) — специализированное учреждение ООН, созданное для решения проблем, связанных с сельским хозяйством и продовольствием. Декларация о необходимости создания подобной организации была провозглашена правительствами 44 стран в 1943 г. Первая конференция FAO была проведена в Канаде в 1945 г. Штаб-квартира в Риме, Италия.

**GARP** (Genetic Algorithm for Rule-set Production) — генетический алгоритм, предназначенный для изучения продуктивности и распространения видов животных и растений, но может быть использован для решения и других экологических задач. Генетический алгоритм заключается в отборе наиболее перспективных вариантов при решении неких задач и их дальнейшего перемешивания. Такое перемешивание «выживших» вариантов даёт следующее поколение вариантов. Периодически для моделирования мутаций в наборы случайным образом вносятся изменения, например, производится «скрещивание» вариантов. Идеология GARP близка к подходам BIOCLIM, и является их логическим продолжением. При программировании используется язык ANSI C. Авторы программы D.R.B. Stockwell и D.P. Peters (1999), США.

**GLM** (Generalized linear model) — обобщенные линейные модели. Универсальный метод построения регрессионных моделей, позволяющий учитывать взаимодействие между факторами, вид распределения зависимой переменной и предположения о характере регрессионной зависимости. Метод может быть использован везде, где применяется прикладная статистика: в медицине, экологии, демографии, сельском хозяйстве, геологии, археологии, психологии, социологии. GLM хорошо разработанный и простой для понимания способ построения моделей и не требует от исследователя глубинных знаний в математической статистике, поэтому всё большее количество пользователей применяют этот метод для построения адекватных моделей. Авторы — Джон Нелдер и Роберт Веддербурн (Nelder, Wedderburn, 1972)

**HCP** (Habitat Conservation Plans) — планирование охраны местообитаний. План мероприятий, направленный на создания заповедных территорий для спасения находящихся под угрозой исчезновения видов. Предусматривает привлечение к охране местообитаний частных землевладельцев, посредством создания таких экономических и политических условий, благодаря которым охрана местообитаний оказывается выгодным использованием земельной собственности. Основной приоритет — создание и размещение охраняемых территорий таким образом, чтобы на них были представлены ареалы всех редких и исчезающих видов. Впервые подобный план был озвучен в 1982 г. в США.

**HSI** (Habitat suitability index) — индекс пригодности местообитания. Основан на оценке пригодности местообитания для отдельных видов. Характеризует потенциальную численность видов, которая может быть поддержана имеющимися ресурсами. Сложность применения в том, что необходимы точные знания образа жизни видов. Модели на основе HSI могут быть представлены в трех форматах: в графическом, словесном и математическом. Космическая съемка, аэрофотосъемка, подводное видео и др. используются для определения типов среды обитания, прогнозирования потенциального распределения видов, их относительного изобилия. Метод может быть применен для выявления наиболее важных местообитаний для видов, нуждающихся в специальных мерах охраны.

**IBA** (Important Bird Areas) — ключевые орнитологические территории. Программа — по выявлению территорий, имеющих существенное значение для сохранения редких видов птиц на местах гнездования, путях перелетов и зимовках. Программа была инициирована в 1985 г. международным сообществом неправительственных природоохранных организаций «Birdlife International». В России исследования в рамках программы были инициированы в 1987 г. В 1994 г. начала работать национальная программа «Ключевые орнитологические территории России (КОТР)».

**IFM** (Incidence Function Model) — модель функции инцидентности. Разработана для предсказания изменений во фрагментированных поселениях вида (метапопуляциях) в ответ на воздействия факторов, в том числе и стохастических, приводящих к разрушению среды обитания (Hanski, 1994).

**IUCN** (International Union Conservation of Nature, World Conservation Union) — Международный союз охраны природы, МСОП). Международная некоммерческая организация, работающая над проблемой сохранения биоразнообразия планеты. Регулярно публикует списки видов, нуждающихся в особой охране. Основана в 1948 г. и имеет статус наблюдателя при Генеральной Ассамблее ООН. Штаб-квартира находится в Швейцарии. В Российской Федерации бюро МСОП (IUCN) было открыто в 1994 г., реорганизованное в 1995 г. в Российский офис МСОП (IUCN).

**Natura 2000** — программа Европейского Союза (ЕС) по созданию сети природных охраняемых территорий, с существенным ограничением хозяйственной деятельности. Специальный закон, регламентирующий деятельность согласно программе был подписан правительствами стран ЕС в 1992 г. и предусматривал организацию 200 охраняемых территорий и охрану 600 видов. К 2004 г. перед вступлением в ЕС государств Восточной и Центральной Европы в 15 странах — старых членах ЕС природные резерваты занимали 18% территории.

**RS** (Reserve selection) — выбор территорий для организации природных резерватов. Данная методология при отборе территорий для создания заповедников учитывает экологические, экономические, социальные и политические факторы.

**SAR** (Species–Area Relationship) — соотношение количество видов – площадь территории. Одно из основных положений экологии, рассматривающее зависимость между размером территории и количеством обитающих на ней видов.

**SER** (The Society for Ecological Restoration International) — международное общество экологической реставрации (реставрационной экологии). Основная цель — содействие восстановлению деградированных, нарушенных и уничтоженных экосистем. Основано в 1987 г. в США, в настоящее время объединяет представителей 37 стран. Издает два рецензируемых журнала. *Restoration Ecology* публикует научные статьи по экологическим основам реставрации экосистем, а *Ecological Restoration* — ориентирован на практику. Штаб-квартира находится в Аризоне, США.

**SLOSS** (Single Large or Several Small) — один большой или несколько маленьких. Альтернативный подход к организации природных охраняемых территорий, в 70-х и 80-х годах XX столетия вызывал многочисленные дискуссии о том, что предпочтительно для сохранения биоразнообразия. Впервые был сформулирован в работах Дж. Даймонда (Diamond, 1975) и основывался на теории **островной биогеографии** Р. МакАртура и Е. Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967)

**UNDP** (United Nations Development Programme) — Программа развития Организации Объединенных Наций, ПРООН). Организация при ООН по оказанию содействия в развитии, безвозмездно осуществляет помощь в решении экономических, экологических и гуманитарных проблем для стран-участниц. Была создана в 1965 г. в результате слияния Специального фонда ООН, учрежденного в 1958 г., и расширенной программы технической помощи, основанной в 1949 г. Штаб-квартира в Нью-Йорке, США. Представительство ПРООН в Российской Федерации открылось в 1997 г., но сотрудничество с Россией началось еще в 1993 г., когда было подписано рамочное соглашение.

**UNEP** (United Nations Environment Programme) — программа Организации Объединенных Наций по окружающей среде. Основная цель — организация и проведение мер, направленных на защиту и улучшение окружающей среды. Создана в 1972 г., штаб-квартира находится в Найроби, Кения. Поддерживает различные проекты, связанные с охраной атмосферы Земли, морских и наземных экосистем. Играет значительную роль в инициации международных соглашений в области экологии и охраны окружающей среды, сотрудничает с неправительственными международными организациями. ЮНЕП один из соучредителей Глобального Экологического Фонда (GEF).

**WB** (World Bank) — Всемирный Банк. Один из важнейших источников финансовой и технической помощи, оказываемой развивающимся странам мира. WB — не является банком в обычном значении этого слова, он состоит из двух уникальных организаций — Международного банка реконструкции и

развития (МБРР) и Международной ассоциации развития (МАР). МБРР сотрудничает со странами со средним уровнем доходов и кредитоспособными странами с низким уровнем доходов, в то время как активность МАР сосредоточено на беднейших странах мира. Выделяет беспроцентные кредиты и гранты на образование, здравоохранение, развитие инфраструктуры и коммуникаций, охраны природы а также для решения множества других задач. Основан в 1944 г., штаб-квартира расположена в Вашингтоне, США. Традиционно президентом банка избирается гражданин США.

**WRI (World Resource Institute)** — Институт Мировых Ресурсов. Научно-исследовательский центр, изучающий вопросы, связанные с окружающей средой. WRI — независимая, некоммерческая организация, активность, которой сосредоточена на 4 ключевых вопросах: 1) климат, энергетика, транспорт; 2) власть и гласность (гарантии публичного доступа к информации о природных ресурсах и состоянии окружающей среды); 3) рынки и предпринимательство (укрепление тех элементов рынка и видов предпринимательства, которые расширяют экономические возможности для защиты окружающей среды); 4) человечество и экосистемы. Центр основан в 1982 г. при финансовой поддержке фонда Дж. и К. МакАртуров, штаб-квартира в Вашингтоне США.

**WWF (World Wildlife Fund)** — Всемирный фонд дикой природы. Одна из крупнейших в мире общественных благотворительных организаций. Основная цель — сохранение биологического разнообразия планеты, предотвращение нарастающей деградации естественной среды и достижение гармонии человека и природы. Основан в 1961 г., штаб-квартира в Швейцарии. Первые проекты в России начались в 1988 г., а в 1994 г. было открыто Российское представительство WWF.

*Борис Шефтель*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Åberg J., Jansson G., Swenson J.E., Angelstam P. 1995. The effect of matrix on the occurrence of hazel grouse (*Bonasa bonasia*) in isolated habitat fragments // *Oecologia*. Vol. 103. P. 265–269.
- Abrams P.A. 2002. Will small population sizes warn us of impending extinctions? // *Am. Nat.* Vol. 160. P. 293–305.
- Achard F., Eva H.D., Stibig H.-J., Mayaux P., Gallego J., Richards T., Malingreau J.-P. 2003. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests // *Science*. Vol. 297. P. 999–1002.
- Aksenov D., Dobrynin D., Dubinin M., Egorov A., Isaev A., Karpachevskiy M., Laestadius L., Potapov P., Purekhovskiy A., Turubanova S., Yaroshenko A. 2002. Atlas of Russia's Intact Forest Landscapes. Moscow: Global forest watch.
- Altizer S., Harvell D., Friedle E. 2003. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 18. P. 589–596.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // *Science*. Vol. 208. P. 1095–1108.
- Anderson J.M., Coe M.J. 1974. Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment // *Oecologia* (Berlin). Vol. 14. P. 111–125.
- Andren H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review // *Oikos*. Vol. 71. P. 355–366.
- Andren H. 1996. Population responses to habitat fragmentation: Statistical power and the random sample hypothesis // *Oikos*. Vol. 76. P. 235–242.
- Andrewartha H.G., Birch L.C. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Angelstam P. 1997. Landscape analysis as a tool for the scientific management of biodiversity // *Ecological Bulletin* (Stockholm). No. 46. P. 140–170.
- Angelstam P., Rosenberg P. 1993. Aldrig sällan ibland ofta // *Skog och Forskning*. Vol. 1. P. 34–40.
- Angelstam P., Breuss M., Mikusiński G., Stenström M., Stighäll K., Thorell D. 2002. Effects of forest structure on the presence of woodpeckers with different specialisation in a landscape history gradient in NE Poland // D. Chamberlain, A. Wilson (eds.). *Proceedings of the 2002 Annual IALE (UK)*. University of East Anglia, UK. P. 25–38.
- Angelstam P.K., Büttler R., Lazdinis M., Mikusiński G., Roberge J.-M. 2003. Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 40. P. 473–482.
- Annala E. 1998. Uusittujen metsänkäsittelymenetelmien vaikutus uhanalaisiin lajeihin // E. Annala (ed.). *Monimuotoinen Metsä. Metsäntutkimuslaitoksen Tiedonantoja*. No. 705. P. 197–222.
- Anonymous. 1991. *Corine Biotypes manual, Habitats of the European Community*. EUR 12587/3, Office for Official Publications of the European Communities.
- Anonymous. 1997. *Canadian Council of Ministers, Compendium of Canadian Forestry Statistics, 1996*. Ottawa: Natural Resources Canada.
- Anonymous. 1999. *Interpretation manual of European Union habitats*. Eur 15/2, October 1999. European Commission, DG Environment.
- Anonymous. 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2001: the scientific basis*. [http://www.grida.no/climate/ipcc\\_tar/wg1/figts-22.htm](http://www.grida.no/climate/ipcc_tar/wg1/figts-22.htm)
- Appelt M., Poethke H.J. 1997. Metapopulation dynamics in a regional population of the blue-winged grasshopper (*Oedipoda caerulea*; Linnaeus, 1758) // *J. Insect Conserv.* Vol. 1. P. 205–214.
- Arrhenius O. 1921. Species and area // *J. Ecol.* Vol. 9. P. 95–99.
- Atkinson W.D., Shorrocks B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model // *J. Anim. Ecol.* Vol. 50. P. 461–471.

- Aune K., Jonsson B.G., Moen J. 2005. Isolation and edge effects among woodland key habitats in Sweden: is forest policy promoting fragmentation? // *Biol. Conserv.*
- Austin M.P. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling // *Ecol. Model.* Vol. 157. P. 101–118.
- Baguette M. 2004. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal // *Basic and Applied Ecology.*
- Bailey R.G. 1989. *Ecoregions of the Continents.* Washington, D.C.: U.S. Department of Agriculture, Forest Service.
- Bakker R.T. 1978. Dinosaur feeding behaviour and the origin of flowering plants // *Nature.* Vol. 274. P. 661–663.
- Balmford A., Green R.E., Jenkins M. 2003. Measuring the changing state of nature // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 18. P. 326–330.
- Becking R.W. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Botanical Review.* Vol. 23. P. 411–488.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities.* Boston: Blackwell Scientific Publications.
- Behrensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A., Potts R., Sues H.-D., Wing S.-L. (eds.). 1992. *Terrestrial Ecosystems Through Time : Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals.* Chicago: Chicago Univ. Press.
- Bell G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities // *Am. Nat.* Vol. 155. P. 606–617.
- Bell G. 2001. Neutral macroecology // *Science.* Vol. 293. P. 2413–2418.
- Berglund H. 2004. Biodiversity in fragmented boreal forests. Ph.D. thesis. Umeå Univ., Sweden.
- Biedermann R. 2000. Metapopulation dynamics of the froghopper *Neophilaenus albipennis* (F., 1798) (Homoptera, Cercopidae): What is the minimum viable metapopulation size? // *J. Insect Conserv.* Vol. 4. P. 99–107.
- Boggs C., Nieminen M. 2004. Checkerspot reproductive biology // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology.* N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 92–112.
- Borg P. 1984. Luonnon- ja ympäristönsuojelun historiaa // R. Ruuhijärvi, U. Häyrinen (eds.). *Ympäristönsuojelu 2: Luonnonnsuojelu ja Luonnonvarat.* Tampere: Tampereen Kirjapaino Oy. P. 7–18.
- Botosaneanu L. (ed.). 1998. *Studies in Crenobiology. The Biology of Springs and Springbrooks.* Leiden: Backhuys Publishers.
- Bowman R.I. 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches // *Univ. of California Publications in Zoology.* Vol. 58. P. 1–302.
- Brash A.R. 1987. The history of avian extinction and forest conversion on Puerto Rico // *Biol. Conserv.* Vol. 39. P. 97–111.
- Braun-Blanquet J. 1932. *Plant Sociology: The Study of Plant Communities.* N.Y.: McGraw Hill.
- Brinson M.M., Malvarez A.I. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats // *Environ. Conserv.* Vol. 29. P. 115–133.
- Brook B.W., Sodhi N.S., Ng P.K.L. 2003. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore // *Nature.* Vol. 424. P. 420–423.
- Brooks T., Balmford A. 1996. Atlantic forest extinctions // *Nature.* Vol. 380. P. 115.
- Brooks T.M., Pimm S.L., Collar N.J. 1997. Deforestation predicts the number of threatened birds in insular southeast Asia // *Conserv. Biol.* Vol. 11. P. 382–394.
- Brooks T.M., Pimm S.L., Oyugi J.O. 1999. Time lag between deforestation and bird extinction in tropical forest fragments // *Conserv. Biol.* Vol. 13. P. 1140–1150.
- Brown J.H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography // *Am. Nat.* Vol. 105. P. 467–478.
- Brown J.H. 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals // *Great Basin Nat. Mem.* Vol. 2. P. 209–227.

- Brown J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species // *Am. Nat.* Vol. 124. P. 255–279.
- Brown J.H. 1995. *Macroecology*. Chicago: Chicago Univ. Press.
- Brown J.S., Pavlovic N.B. 1992. Evolution in heterogeneous environments: effect of migration on habitat specialization // *Evol. Ecol.* Vol. 6. P. 360–382.
- Bryant D., Nielsen D., Tanglely L. 1997. *The Last Frontier Forests*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Bulman C. 2001. Conservation biology of the Marsh Fritillary butterfly *Euphydryas aurinia*. Ph.D. Thesis. Univ. of Leeds, UK.
- Burkey T.V. 1995. Extinction rates in archipelagoes: implications for populations in fragmented habitats // *Conserv. Biol.* Vol. 9. P. 527–541.
- Burns C.E., Johnston K.M., Schmitz O.J. 2003. Global climate change and mammalian species diversity in U.S. national parks // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* Vol. 100. P. 11474–11477.
- Bütler R., Angelstam P., Ekelund P., Schlaepfer R.. 2003a. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker in boreal and sub-alpine forest // R. Bütler (ed.). *Dead Wood in Managed Forests: How Much and How Much is Enough? Development of a Snag-Quantification Method by Remote Sensing & GIS and Snag Targets Based on Three-toed Woodpeckers' Habitat Requirements*. Lausanne: Swiss Federal Institute of Technology.
- Bütler R., Angelstam P., Schlaepfer R.. 2003b. Quantitative snag targets for the three-toed woodpecker, *Picoides tridactylus* // *Ecological Bulletins*. No. 51.
- Cabeza M., Moilanen A.. 2001. Design of reserve networks and the persistence of biodiversity // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 16. P. 242–248.
- Cabeza M., Moilanen A., Possingham H.P. 2004. Metapopulation dynamics and reserve network design // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 541–564.
- Cambefort Y. 1984. Community structure and role in dung burial of forest and savanna Scarabaeidae dung beetles in Ivory Coast // XVII International Congress of Entomology, Hamburg. Abstract Volume. P. 339.
- Cantrell R.S., Cosner C. 2001. Spatial heterogeneity and critical patch size: Area effects via diffusion in closed environments // *J. Theor. Biol.* Vol. 209. P. 161–171.
- Carlson A. 2000. The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: The White-backed Woodpecker (*Dendrocopos leucotos*) // *For. Ecol. Manage.* Vol. 131. P. 215–221.
- Carlsson-Granér U., Thrall P.H.. 2002. The spatial distribution of plant populations, disease dynamics and evolution of resistance // *Oikos*. Vol. 97. P. 97–110.
- Cassey P., Blackburn T., Russell G.J., Jones K.E., Lockwood J.L. 2004. Influences on the transport and establishment of exotic species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world // *Global Change Biology*. Vol. 10. P. 417–426.
- Ceballos G., Ehrlich P.R. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis // *Science*. Vol. 296. P. 904–907.
- Channell R., Lomolino M.V. 2000. Dynamic biogeography and conservation of endangered species // *Nature*. Vol. 403. P. 84–86.
- Chape S., Blyth S., Fish L., Fox P., Spalding M. 2003. 2003 United Nations List of Protected Areas. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, and Cambridge, UK: UNEP-WCMC.
- Christiansen M.B., Pitter E. 1997. Species loss in a forest bird community near Lagoa Santa in southeastern Brazil // *Biol. Conserv.* Vol. 80. P. 23–32.
- Churcher P.B., Lawton J.H. 1987. Predation by domestic cats in an English village // *J. Zool.* Vol. 212. P. 439–455.
- Clobert J., Wolff J.O., Nichols J.D., Danchin E., Dhondt A.A. 2001. Introduction // J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt, J.D. Nichols (eds.). *Dispersal*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 17–21.
- Clobert J., Ims R.A., Rousset F.. 2004. Causes, mechanisms and consequences of dispersal // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amster-

- dam: Elsevier Academic Press. P. 307–335.
- Coe M.J., Dilcher D.L., Farlow J.O., Jarzen D.M., Russell D.A.. 1987. Dinosaurs and land plants / E.M. Friis, W.G. Chaloner, P.R. Crane (eds.). The Origins of Angiosperms and Their Bbiological Consequences. N.Y.: Cambridge Univ. Press. P. 225–259.
- Cohen J.E. 1977. Ratio of prey to predators in community food webs // Nature. Vol. 270. P. 165–167.
- Cohen J.E. 1978. Food Webs and Niche Space. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Comins H.N., Hamilton W.D., May R.M. 1980. Evolutionary stable dispersal strategies // J. Theor. Biol. Vol. 82. P. 205–230.
- Connor E.F., McCoy E.D. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship // Am. Nat. Vol. 113. P. 791–833.
- Cook R.R., Hanski I. 1995. On expected lifetimes of small-bodied and large-bodied species of birds on islands // Am. Nat. Vol. 145. P. 307–315.
- Courchamp F., Woodroffe R., Roemer G. 2003. Removing protected populations to save endangered species // Science. Vol. 302. P. 1532.
- Crone E.E., Doak D., Pokki J. 2001. Ecological influences on the dynamics of a field vole metapopulation // Ecology. Vol. 82. P. 831–843.
- Cronin J.T. 2004. Host-parasitoid extinction and colonization in a fragmented prairie landscape // Oecologia. Vol. 139. P. 503–514.
- Cronk Q.C.B., Fuller J.L. 1995. Plant Invaders. London: Chapman and Hall.
- Crowcroft P. 1991. Elton's Ecologists. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Crowell K.L. 1973. Experimental zoogeography: introduction of mice to small islands // Am. Nat. Vol. 107. P. 535–558.
- Crowell K.L. 1986. A comparison of relict versus equilibrium models for insular mammals of the Gulf of Maine // L.R. Heaney, B.D. Patterson (eds.). Island Biogeography of Mammals. London: Academic Press. P. 37–64.
- Dahl T.E. 1990. Wetlands Losses in the United States 1780s to 1980s. Washington, DC: US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Daily G.C., Ehrlich P. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: Rapid evaluation using butterfly trapping // Biodivers. Conserv. Vol. 4. P. 35–55.
- Daily G.C., Ehrlich P.R., Goehring D., Dasgupta S. 2004. Range occupancy and enlargement: A test with a butterfly community. Manuscript.
- Damuth J., Fortelius M. 2001. Reconstructin mean annual precipitation, based on mammalian dental morphology and local species richness // J. Agusti, O. Oms (eds.). EEDEN Programme Plenary Workshop on Late Miocene to Early Pliocene Environments and Ecosystems. European Science Foundation. P. 23–24.
- Darwin C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. London: John Murray.
- DeFries R.S., Hanson M.C., Townsend J.R.G., Janetos A.C., Loveland T.R. 2000. A new global 1-km data set of percentage tree cover derived from remote sensing // Global Change Biology. Vol. 6. P. 247–254.
- Dempster J.P. 1983. The natural control of populations of butterflies and moths // Biological Review. Vol. 58. P. 461–481.
- Dempster J.P. 1991. Fragmentation, isolation and mobility of insect populations // N.M. Collins, J.A. Thomas (eds.). Conservation of Insects and Their Habitats. London: Academic Press. P. 143–154.
- den Boer P.J. 1968. Spreading of risk and stabilization of animal numbers // Acta Biotheor. Vol. 18. P. 165–194.
- Dennis R.L.H., Eales H.T. 1999. Probability of site occupancy in the large health butterfly *Coenonympha tullia* determined from geographical and ecological data // Biol. Conserv. Vol. 87. P. 295–301.
- Dennis R.L.H., Shreeve T.G., Van Dyck H. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint // Oikos. Vol. 102. P. 417–426.

- Denno R.F., Roderick G.K., Peterson M.A., Huberty A.F., Dobel H.G., Eubanks M.D., Losey J.E., Langellotto G.A. 1996. Habitat persistence underlies intraspecific variation in the dispersal strategies of planthoppers // *Ecological Monographs*. Vol. 66. P. 389–408.
- Diamond J.M. 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves // *Biol. Conserv.* Vol. 7. P. 129–146.
- Diamond J.M. 1984. «Normal» extinctions of isolated populations // M.H. Nitecki (ed.). *Extinctions*. Chicago: Univ. of Chicago Press. P. 191–246.
- Diamond J.M. 1989. Overview of recent extinctions // D. Western, M.C. Pearl (eds.). *Conservation for the Twenty-first Century*. Oxford Univ. Press. P. 37–41.
- Diamond J.M. 1997. *Guns, germs, and steel: the fates of human societies*. N.Y.: Norton.
- DiMichele W.A., Hook R.W. 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems // A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Suess, S.L. Wing (eds.). *Terrestrial Ecosystems Through Time*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 205–325.
- Dingle H. 1996. *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Doak D.F. 1995. Source-sink models and the problem of habitat degregation: General models and applications to the Yellowstone Grizzly // *Conserv. Biol.* Vol. 9. P. 1370–1379.
- Doube B.M., Macqueen A., Ridsdill-Smith T.J., Weir T.A. 1991. Native and introduced dung beetles in Australia // I. Hanski, Y. Cambefort (eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Duncan R.P. 1997. The role of competition and introduction effort in the success of passeriform birds introduced to New Zealand // *Am. Nat.* Vol. 149. P. 903–915.
- Ebenhard T. 1987. An experimental test of the island colonization survival model: bank vole (*Clethrionomys glareolus*) populations with different demographic parameter values // *J. Biogeogr.* Vol. 14. P. 213–223.
- Ebenhard T. 1991. Colonization in metapopulations: A review of theory and observations // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 42. P. 105–121.
- Eber S., Brandl R. 1994. Ecological and genetic spatial patterns of *Urophora cardui* (Diptera: Tephritidae) as evidence for population structure and biogeographical processes // *J. Anim. Ecol.* Vol. 63. P. 187–190.
- Eber S., Brandl R. 1996. Metapopulation dynamics of the tephritid fly *Urophora cardui*: an evaluation of incidence function model assumptions with field data // *J. Anim. Ecol.* Vol. 65. P. 621–630.
- Ebert D., Haag C., Kirkpatrick M., Riek M., Hottinger J.W., Pajunen V.I. 2002. A selective advantage to immigrant genes in a *Daphnia* metapopulation // *Science*. Vol. 295. P. 485–488.
- Edenhamn P. 1996. Spatial dynamics of the European tree frog (*Hyla arborea* L.) in a heterogeneous landscape. PhD Thesis. Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Edman M., Gustafsson M., Stenlid J., Ericson L. 2004. Abundance and viability of fungal spores along a forestry gradient — responses to habitat loss and isolation? // *Oikos*. Vol. 104. P. 35–42.
- Edward D., Fanning U. 1985. Evolution and environment in the Late Silurian-early Devonian: The rise of the pteridophytes // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 309. P. 147–165.
- Ehrlich P.R. 1995. The scale of the human enterprise and biodiversity loss // J.H. Lawton, R.M. May (eds.). *Extinction Rates*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 214–226.
- Ehrlich P., Ehrlich A. 2004. *One with Nineveh. Politics, Consumption, and the Human Future*. Washington: Island Press.
- Ehrlich P., Hanski I. (eds.). 2004a. *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*. N.Y.: Oxford Univ. Press.
- Ehrlich P.R., Hanski I. 2004b. Checkerspot research: Background and origins // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A model System for Population Biology*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 3–16.
- Ehrlich P.R., White R.R., Singer M.C., McKechnie S.W., Gilbert L.E. 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective // *Science*. Vol. 188. P. 221–228.

- Elith J., Burgman M.A. 2003. Habitat models for population viability analysis // C.A. Bringham, M.W. Schwartz (eds.). Population Viability In Plants. Ecological Studies. Vol. 165. Berlin: Springer-Verlag. P. 203–235.
- Elton C. 1927. Animal Ecology. London: Sidgewick & Jackson.
- Elton C. 1949. Population interspersions: an essay on animal community patterns // J. Ecol. Vol. 37. P. 1–23.
- Elton C.S. 1966. The patterns of animal communities. London: Methuen & Co Ltd.
- Engen S. 1978. Stochastic abundance models. London: Chapman and Hall.
- Engen S., Bakke Ø., Islam A. 1998. Demographic and environmental stochasticity — concepts and definitions // Biometrics. Vol. 54. P. 840–846.
- Engen S., Saether B.-E., Møller A.P. 2001. Stochastic population dynamics and time to extinction of a declining population of barn swallows // J. Anim. Ecol. Vol. 70. P. 789–797.
- Enoksson B., Angelstam P., Larsson K. 1995. Deciduous trees and resident species - the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape // Landscape Ecol. Vol. 10. P. 267–275.
- Eriksson O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations // Oikos. Vol. 77. P. 248–258.
- Eriksson O., Ehrlén J. 2001. Landscape fragmentation and the viability of plant populations // J. Silvertown, J. Antonovics (eds.). Integrating Ecology and Evolution in Spatial Context. Oxford: Blackwells. P. 157–175.
- Etienne R.S., van ter Braak C.J.F., Vos C.C.. 2004. Application of stochastic patch occupancy models to real metapopulations // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 105–132.
- Evans W.G. 1966. Perception of infrared radiation from forest fires by *Melanophila acuminata* DeGeer (Buprestidae, Coleoptera) // Ecology. Vol. 47. P. 1061–1065.
- Fahrig L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction // J. Wildl. Manage. Vol. 61. P. 603–610.
- Fahrig L. 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? // Ecol. Model. Vol. 105. P. 273–292.
- Fahrig L. 2001. How much habitat is enough? // Biol. Conserv. Vol. 100. P. 65–74.
- Fahrig L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis // Ecol. Appl. Vol. 12. P. 346–353.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity // Annu. Rev. Ecol. Evol. Vol. 34. P. 487–515.
- Fahrig L., Paloheimo J. 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size // Ecology. Vol. 69. P. 468–475.
- Falconer D.S., MacKay T. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. N.Y.: Longman.
- FAO. 1997. State of the World's forests 1997. Rome: Food and Agriculture Organization.
- FAO. 2001. Global Forest Resources Assessment 2000: Main report. FAO.
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species // Nature. Vol. 400. P. 828.
- Finlay B.J., Fenchel T. 2004. Cosmopolitan metapopulations of free-living microbial species // Protist.
- Fischer M., Stöcklon J. 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–85 // Conserv. Biol. Vol. 11. P. 727–737.
- Fisher R.A., Corbet A.S., Williams C.B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of of an animal population // J. Anim. Ecol. Vol. 12. P. 42–58.
- Fleishman E., Ray C., Sjogren-Gulve P., Boggs C.L., Murphy D.D.. 2002. Assessing the roles of patch quality, area, and isolation in predicting metapopulation dynamics // Conserv. Biol. Vol. 16. P. 706–716.
- Foley P. 1994. Predicting extinction times from environmental stochasticity and carrying-capacity // Conserv. Biol. Vol. 8. P. 124–137.

- Foley P. 1997. Extinction models for local populations // I. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). *Metapopulation Biology*. San Diego: Academic Press. P. 215–246.
- Ford E.B. 1945. *Butterflies*. London: Collins.
- Forsman E.D., Meslow E.C., Wight H.M. 1984. *Distribution and biology of the spotted owl in Oregon* // *Wildl. Monogr.* Vol. 87. P. 1–64.
- Fortelius M., Eronen J., Jernvall J., Liu L., Pushkina D., Rinne J., Tesakov A., Vislobokova I., Zhang Z., Zhou L. 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years // *Evol. Ecol. Res.* Vol. 4. P. 1005–1016.
- Fretwell S.D., Lucas H.L. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds // *Acta Biotheor.* Vol. 19. P. 16–36.
- Gadgil M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution // *Ecology*. Vol. 52. P. 253–261.
- Gaggiotti O.E. 1996. Population genetic models of source-sink metapopulations // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 50. P. 178–208.
- Gaggiotti O., Hanski I. 2004. Mechanisms of population extinction // I. Hanski, O. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 337–366.
- Galbraith H. 1989. Arrival and habitat use by lapwings *Vanellus vanellus* in the early breeding season // *Ibis*. Vol. 131. P. 377–388.
- Gandon S., Rousset F. 1999. Evolution of stepping-stone dispersal rates // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 266. P. 2507–2513.
- Gardner R.H., Milne B.T., Turner M.G., O'Neill R.V. 1987. Neutral models for analysis of broad-scale landscape pattern // *Landscape Ecol.* Vol. 1. P. 19–28.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Oxford: Blackwell Science.
- Gates J.E., Gysel L.W. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones // *Ecology*. Vol. 59. P. 871–883.
- Gibbs J.P. 2000. Wetland loss and biodiversity conservation // *Conserv. Biol.* Vol. 14. P. 314–317.
- Gilbert L.E., Singer M.C. 1973. Dispersal and gene flow in a butterfly species // *Am. Nat.* Vol. 107. P. 58–72.
- Gilbert O.L. 1989. *The Ecology of Urban Habitats*. N.Y.: Chapman & Hall.
- Gilpin M.E., Diamond J.M. 1980. Subdivision of nature reserves and the maintenance of species diversity // *Nature*. Vol. 285. P. 567–568.
- Godfray H.C.J., Lewis O.T., Memmott J. 1999. Studying insect diversity in the tropics // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 354. P. 1811–1824.
- Gosselin F. 1999. Test of mathematical assumptions behind the “incidence function” estimation process of metapopulations’ dynamic parameters // *Math. Biosci.* Vol. 159. P. 21–32.
- Grace J., Lloyd J., McIntyre J., Miranda A.C., Meir P., Miranda H.S., Nobre C., Moncrieff J., Massheder J., Malhi Y., Wright I., Gash J. 1995. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in southwest Amazonia, 1992 to 1993 // *Science*. Vol. 270. P. 778–780.
- Grant P.R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwins Finches*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Gray R.D., Kennedy M. 1994. Perceptual constraints on optimal foraging: a reason for departures from the ideal free distribution // *Anim. Behav.* Vol. 47. P. 469–471.
- Grinnell J. 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented // *Univ. Colorado Publication in Zoology*. No. 12. P. 51–294.
- Grinnell J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher // *Auk*. Vol. 34. P. 427–433.
- Groombridge B. 1992. *Global Biodiversity*. World Conservation Monitoring Centre. London: Chapman & Hall.
- Groombridge J.J., Jones C.G., Bruford M.W., Nichols R.A. 2000. “Ghost” alleles of the Mauritius kestrel // *Nature*. Vol. 403. P. 616.
- Gu W., Heikkilä R., Hanski I. 2002. Estimating the consequences of habitat fragmentation on extinction risk in dynamic landscapes // *Landscape Ecol.* Vol. 17. P. 699–710.

- Gyllenberg M., Osipov A.V., Söderbacka G. 1996. Bifurcation analysis of a metapopulation model with sources and sinks // *J. Nonlinear Sci.* Vol. 6. P. 329–366.
- Haag C., Hottinger J., Riek M., Ebert D. 2002. Strong inbreeding depression in a *Daphnia* metapopulation // *Evolution*. Vol. 56. P. 518–526.
- Haas C.A. 1995. Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape // *Conserv. Biol.* Vol. 9. P. 845–854.
- Haddad N. 1999. Corridor and distance effects on interpatch movements: a landscape experiment with butterflies // *Ecol. Appl.* Vol. 9. P. 612–622.
- Haikola S. 2003. Effects of inbreeding in the Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*) // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 40. P. 483–493.
- Haikola S., Fortelius W., O'Hara R.B., Kuussaari M., Wahlberg N., Saccheri I.J., Singer M.C., Hanski I. 2001. Inbreeding depression and the maintenance of genetic load in *Melitaea cinxia* metapopulations // *Conservation Genetics*. Vol. 2. P. 325–335.
- Hallman E., Hokkanen M., Juntunen H., Korhonen K.-M., Raivio S., Savela O., Siitonen P., Tolonen A., Vainio M. 1996. Alue-Ekologinen Suunnittelu. Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja. 3.
- Halonen T., Pakkala T., Tiainen J., Holopainen J., Huhtalo H. 1998. Helsingin muuttuva puistolinusto // *Tringa*. Vol. 25. P. 194–212.
- Haltia J. 1950. Metsästyslainsäädäntömme kehityksestä // Y. Yläne (ed.). Suomen Metsästys. Helsinki: Otava. P. 805–826.
- Hamilton W.D. 1978. Evolution and diversity under bark // A. Mound, N. Waloff (eds.). *Diversity of Insect Faunas*. Oxford: Blackwell. P. 154–175.
- Hamilton W.D., May R.M. 1977. Dispersal in stable habitats // *Nature*. Vol. 269. P. 578–581.
- Hanski I. 1976. Breeding experiments with carrion flies (Diptera) in natural conditions // *Ann. Entomol. Fenn.* Vol. 42. P. 113–121.
- Hanski I. 1977. Biogeography and ecology of carrion flies in the Canary Islands // *Ann. Entomol. Fenn.* Vol. 43. P. 101–107.
- Hanski I. 1979. The community of coprophagous beetles. PhD Thesis. Univ. of Oxford, Oxford.
- Hanski I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation // *Oikos*. Vol. 37. P. 306–312.
- Hanski I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis // *Oikos*. Vol. 38. P. 210–221.
- Hanski I. 1987. Nutritional ecology of dung- and carrion-feeding insects // F. Slansky, Jr., J.G. Rodriguez (eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*. N.Y.: John Wiley and Sons. P. 837–884.
- Hanski I. 1988. Fungivory: fungi, insects and ecology // N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond, J.F. Webber (eds.). *Insect-Fungus Interactions*. London: Academic Press. P. 25–68.
- Hanski I. 1990. Density dependence, regulation and variability in animal populations // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 330. P. 141–150.
- Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // M. Gilpin, I. Hanski (eds.). *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. London: Academic Press. P. 17–38.
- Hanski I. 1992. Inferences from ecological incidence functions // *Am. Nat.* Vol. 139. P. 657–662.
- Hanski I. 1993. Dynamics of small mammals on islands // *Ecography*. Vol. 16. P. 372–375.
- Hanski I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics // *J. Anim. Ecol.* Vol. 63. P. 151–162.
- Hanski I. 1998a. Connecting the parameters of local extinction and metapopulation dynamics // *Oikos*. Vol. 83. P. 390–396.
- Hanski I. 1998b. Metapopulation dynamics // *Nature*. Vol. 396. P.41–49.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation Ecology*. N.Y.: Oxford Univ. Press.
- Hanski I. 2000. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 37. P. 271–280.

- Hanski I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology // *Naturwissenschaften*. Vol. 88. P. 372–381.
- Hanski I. 2002. In the midst of ecology, conservation, and competing interests in the society // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 39. P. 183–186.
- Hanski I. 2003. Biology of extinctions in butterfly metapopulations // C. Boggs, W. Watt, P. Ehrlich (eds.). *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 577–602.
- Hanski I. 2004. Metapopulation theory, its use and misuse // *Basic and Applied Ecology*.
- Hanski I., Alho J., Moilanen A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations // *Ecology*. Vol. 81. P. 239–251.
- Hanski I., Cambefort Y. (eds.). 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Hanski I., Ehrlich P.R., Nieminen M., Murphy D.D., Hellmann J.J., Boggs C.L., McLaughlin J.F. 2004a. Checkerspots and conservation biology // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A model System for Population Biology*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 264–287.
- Hanski I., Erälahti C., Kankare M., Ovaskainen O., Sirén H.. 2004b. Variation in migration rate among individuals maintained by landscape structure // *Ecol. Lett.* Vol. 7. P. 958–966.
- Hanski I., Gaggiotti O.E. (eds.). 2004a. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Hanski I., Gaggiotti O.E. 2004b. Metapopulation biology: Past, present and future // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution in Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 3–22.
- Hanski I., Gilpin M.E. (eds.). 1997. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego: Academic Press.
- Hanski I., Gyllenberg M. 1997. Uniting two general patterns in the distribution of species // *Science*. Vol. 275. P. 397–400.
- Hanski I., Henttonen H., Korpimäki E., Oksanen L., Turchin P. 2001. Small rodent dynamics and predation // *Ecology*. Vol. 82. P. 1505–1520.
- Hanski I., Koskela H. 1977. Niche relations amongst dung-inhabiting beetles // *Oecologia*. Vol. 28. P. 203–231.
- Hanski I., Koskela H. 1979. Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera) // *Ann. Entomol. Fenn.* Vol. 45. P. 1–12.
- Hanski I., Moilanen A., Pakkala T., Kuussaari M.. 1996. The quantitative incidence function model and persistence of an endangered butterfly metapopulation // *Conserv. Biol.* Vol. 10. P. 578–590.
- Hanski I., Ovaskainen O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape // *Nature*. Vol. 404. P. 755–758.
- Hanski I., Ovaskainen O. 2002. Extinction debt at extinction threshold // *Conserv. Biol.* Vol. 16. P. 666–673.
- Hanski I., Ovaskainen O. 2003. Metapopulation theory for fragmented landscapes // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 64. P. 119–127.
- Hanski I., Pakkala T., Kuussaari M., Lei G. 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape // *Oikos*. Vol. 72. P. 21–28.
- Hanski I., Peltonen A. 1988. Island colonization and peninsulas // *Oikos*. Vol. 51. P. 105–106.
- Hanski I., Simberloff D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation // I. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego: Academic Press. P. 5–26.
- Hanski I., Zhang D.-Y. 1993. Migration, metapopulation dynamics and fugitive co-existence // *J. Theor. Biol.* Vol. 163. P. 491–504.
- Harper D.G.C. 1982. Competitive foraging in mallards: “ideal free” ducks // *Anim. Behav.* Vol. 30. P. 575–584.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: An empirical evaluation // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 42. P. 73–88.

- Harrison S., Murphy D.D., Ehrlich P.R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model // Am. Nat. Vol. 132. P. 360–382.
- Hassell M.P. 1978. The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Hassell M.P., Comins H.N., May R.M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics // Nature. Vol. 353. P. 255–258.
- Hedin J. 2003. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* — dispersal, habitat quality and habitat history. PhD thesis. Lund Univ., Sweden.
- Hedrick P.W., Gilpin M.E. 1997. Genetic effective size of a metapopulation // I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). Metapopulation Biology. San Diego: Academic Press. P. 166–182.
- Hein S., Gombert J., Hovestadt T., Poethke H.-J. 2003. Movement patterns of the bush cricket *Platyleis albopunctata* in different types of habitat: matrix is not always matrix // Ecol. Entomol. Vol. 28. P. 432–438.
- Heino M., Hanski I. 2001. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model // Am. Nat. Vol. 157. P. 495–511.
- Hellmann J.J., Weiss S.B., McLaughlin J.F., Boggs C.L., Ehrlich P.R., Launer A.E., Murphy D.D. 2003. Testing short-term hypotheses with a long-term study of a butterfly population // Ecol. Entomol. Vol. 28. P. 74–84.
- Helm A. 2003. Spatial and temporal dynamics of species richness of Saaremaa and Muhu alvars (in Estonian with English summary). MSc thesis. Tartu Univ., Tartu.
- Henttonen H., Hanski I. 2000. Population dynamics of small rodents in northern Fennoscandia // J.N. Perry, R.H. Smith, I.P. Woiwod, D.R. Morse (eds.). Chaos in Real Data: The Analysis of Non-Linear Dynamics from Short Ecological Time Series. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P. 73–96.
- Hess G. 1996. Disease in metapopulation models: implications for conservation // Ecology. Vol. 77. P. 1617–1632.
- Higgs A.J., Usher M.B. 1980. Should nature reserves be large or small? // Nature. Vol. 285. P. 568–569.
- Hill J.K., Thomas C.D., Fox R., Telfer M.G., Willis S.G., Asher J., Huntley B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. Vol. 269. P. 2163–2171.
- Hill M.F., Caswell H. 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes // Ecol. Lett. Vol. 2. P. 21–127.
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Holsinger K.E. 2000. Demography and extinction in small populations // A. Young, G. Clark (eds.). Genetics, Demography, and the Viability of Fragmented Populations. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 55–74.
- Holt R.D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution // Theor. Popul. Biol. Vol. 28. P. 181–208.
- Holt R.D. 1992. A neglected facet of island biogeography: The role of internal spatial dynamics in area effects // Theor. Popul. Biol. Vol. 41. P. 354–371.
- Holt R.D. 1997. From metapopulation dynamics to community structure: Some consequences of spatial heterogeneity // I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). Metapopulation Biology. San Diego: Academic Press. P. 149–165.
- Holt R.D., Gaines M.S. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches // Evol. Ecol. Vol. 6. P. 433–447.
- Hough M. 1995. Cities and Natural Process. N.Y.: Routledge.
- Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A. (eds.). 2001. IPCC Third Assessment Report: Climate Change 2001. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Hubbell S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press.

- Harrison S., Murphy D.D., Ehrlich P.R. 1988. Distribution of the bay checkerspot butterfly, *Euphydryas editha bayensis*: Evidence for a metapopulation model // Am. Nat. Vol. 132. P. 360–382.
- Hassell M.P. 1978. The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Hassell M.P., Comins H.N., May R.M. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics // Nature. Vol. 353. P. 255–258.
- Hedin J. 2003. Metapopulation ecology of *Osmoderma eremita* — dispersal, habitat quality and habitat history. PhD thesis. Lund Univ., Sweden.
- Hedrick P.W., Gilpin M.E. 1997. Genetic effective size of a metapopulation // I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). Metapopulation Biology. San Diego: Academic Press. P. 166–182.
- Hein S., Gombert J., Hovestadt T., Poethke H.-J. 2003. Movement patterns of the bush cricket *Platycleis albopunctata* in different types of habitat: matrix is not always matrix // Ecol. Entomol. Vol. 28. P. 432–438.
- Heino M., Hanski I. 2001. Evolution of migration rate in a spatially realistic metapopulation model // Am. Nat. Vol. 157. P. 495–511.
- Hellmann J.J., Weiss S.B., McLaughlin J.F., Boggs C.L., Ehrlich P.R., Launer A.E., Murphy D.D. 2003. Testing short-term hypotheses with a long-term study of a butterfly population // Ecol. Entomol. Vol. 28. P. 74–84.
- Helm A. 2003. Spatial and temporal dynamics of species richness of Saaremaa and Muhu alvars (in Estonian with English summary). MSc thesis. Tartu Univ., Tartu.
- Henttonen H., Hanski I. 2000. Population dynamics of small rodents in northern Fennoscandia // J.N. Perry, R.H. Smith, I.P. Woiwod, D.R. Morse (eds.). Chaos in Real Data: The Analysis of Non-Linear Dynamics from Short Ecological Time Series. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P. 73–96.
- Hess G. 1996. Disease in metapopulation models: implications for conservation // Ecology. Vol. 77. P. 1617–1632.
- Higgs A.J., Usher M.B. 1980. Should nature reserves be large or small? // Nature. Vol. 285. P. 568–569.
- Hill J.K., Thomas C.D., Fox R., Telfer M.G., Willis S.G., Asher J., Huntley B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. Vol. 269. P. 2163–2171.
- Hill M.F., Caswell H. 1999. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes // Ecol. Lett. Vol. 2. P. 21–127.
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose, Costa Rica: Tropical Science Center.
- Holsinger K.E. 2000. Demography and extinction in small populations // A. Young, G. Clark (eds.). Genetics, Demography, and the Viability of Fragmented Populations. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 55–74.
- Holt R.D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution // Theor. Popul. Biol. Vol. 28. P. 181–208.
- Holt R.D. 1992. A neglected facet of island biogeography: The role of internal spatial dynamics in area effects // Theor. Popul. Biol. Vol. 41. P. 354–371.
- Holt R.D. 1997. From metapopulation dynamics to community structure: Some consequences of spatial heterogeneity // I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). Metapopulation Biology. San Diego: Academic Press. P. 149–165.
- Holt R.D., Gaines M.S. 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches // Evol. Ecol. Vol. 6. P. 433–447.
- Hough M. 1995. Cities and Natural Process. N.Y.: Routledge.
- Houghton J.T., Ding Y., Griggs D.J., Noguer M., van der Linden P.J., Dai X., Maskell K., Johnson C.A. (eds.). 2001. IPCC Third Assessment Report: Climate Change 2001. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Hubbell S.P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press.

- Hughes J.B., Daily G.C., Ehrlich P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction // *Science*. Vol. 278. P. 689–692.
- Huntley B., Webb T.I. 1989. Migration: species' response to climatic variations caused by changes in the earth's orbit // *J. Biogeogr.* Vol. 16. P. 5–19.
- Hutchinson G.E. 1967. *A Treatise on Limnology: Vol. 2. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton*. N.Y.: Wiley.
- Hänninen H. 2001. Luontokohteet ja säästöpuusto talousmetsien hakkuissa — seurantatulokset vuosilta 1996–99 // J. Siitonen (ed.). *Monimuotoinen Metsä. Metsäluonnon Monimuotoisuuden Tutkimusohjelman Loppuraportti*. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja. 812. P. 81–95.
- Ims R.A., Rolstad J., Wegge P. 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation: can voles *Microtus oeconomus* serve as an experimental model system (EMS) for capercaillie grouse *Tetrao urogallus* in boreal forest? // *Biol. Conserv.* Vol. 63. P. 261–268.
- Ingvarsson P.K., Whitlock M.C. 2000. Heterosis increases the effective migration rate // *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*. Vol. 267. P. 1321–1326.
- Itämiä J., Kuusela K., Ohenoja E., Siira J. 1994. Yhteenveto. Vuotoksen Suunnittelun Allasalueen Luonnon Tutkimukset. Oulu, Finland: Osa M. Oulun yliopisto.
- Ives A.R. 1988. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource // *J. Theor. Biol.* Vol. 133. P. 345–361.
- Jansen V.A.A., Yoshimura J. 1998. Populations can persist in an environment consisting of sink habitats only // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 95. P. 3696–3698.
- Jernvall J., Fortelius M. 2002. Common mammals drive the evolutionary increase of hypsodonty in the Neogene // *Nature*. Vol. 417. P. 538–540.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. Vol. 69. P. 373–386.
- Jones C.G., Heck W., R.E. L., Mungroo Y., Slade G., Cade T.J. 1995. The restoration of the Mauritius kestrel *Falco punctatus* // *Ibis*. Vol. 137 (Suppl. 1). P. S173–S180.
- Jordan W.R., Gilpin M.E., Aber J.D. (eds.). 1990. *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Kankare M. 2004. Phylogeny and host associations of *Cotesia* parasitoids attacking checkerspot butterflies. PhD thesis. Univ. of Helsinki, Finland.
- Kankare M., van Nouhuys S., Gaggiotti O.E., Hanski I. 2005. Metapopulation genetic structure of two co-occurring parasitoids of the Glanville fritillary butterfly.
- Kareiva P., Andelman S., Doak D., Elder D., Groom M., Hoekstra J., Hood L., James F., Lamoreux J., LeBuhn G., McCulloch C., Regetz J., Savage L., Ruckelshaus M., Skelly D., Wilbur H., Zamudio K., NCEAS HCP working group. 1999. *Using Science in Habitat Conservation Plans*. Santa Barbara, California: National Centre for Ecological Analysis and Synthesis.
- Karvonen L. 1999. *Alue-Ekologisen Suunnittelun Ohje*. Vantaa: Metsähallitus.
- Kawecki T.J. 1995. Demography of source-sink populations and the evolution of ecological niches // *Evol. Ecol.* Vol. 9. P. 38–44.
- Kawecki T.J. 2004. Ecological and evolutionary consequences of source-sink population dynamics // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 387–414.
- Keeling M.J., Bjornstad O.N., Grenfell B.T. 2004. Metapopulation dynamics of infectious diseases // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution in Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 415–445.
- Kelleher G., Bleakley C., Wells S. 1995. *A Global Representative System of Marine Protected Areas*. Washington, DC, USA: Great Barrier Marine Park Authority, The World Bank, IUCN.
- Keller M., Palace M., Asner G.P., Pereira R. Jr., Silva J.N.M. 2004. Coarse woody debris in undisturbed and logged forests in the eastern Brazilian Amazon // *Global Change Biology*. Vol. 10. P. 784–795.
- Keyghobadi N., Roland J., Fownes S. 2003. Ink marks and molecular markers: Examining effects of landscape on dispersal using both mark-recapture and molecular methods // C. Boggs, W.B. Watt,

- P.R. Ehrlich (eds.). *Butterflies: Ecology and Evolution Taking Flight*. Chicago: Univ. of Chicago Press. P. 149–167.
- Kindvall O. 1996. Habitat heterogeneity and survival in a bush cricket metapopulation // *Ecology*. Vol. 77. P. 207–214.
- Kindvall O. 2000. Comparative precision of three spatially realistic simulation models of metapopulation dynamics // *Ecological Bulletins*. No. 48. P. 101–110.
- Kindvall O., Ahlén I. 1992. Geometrical factors and metapopulation dynamics of the bush cricket, *Metrioptera bicolor* Philippi (Orthoptera: Tettigoniidae) // *Conserv. Biol.* Vol. 6. P. 520–529.
- Kingsolver J.G., Hoekstra H.E., Hoekstra J.M., Berrigan D., Vignieri S.N., Hill C.E., Hoang A., Gibert P., Beerli P. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations // *Am. Nat.* Vol. 157. P. 245–261.
- Kivistö L., Kuusinen M. 2000. Edge effects on the epiphytic lichen flora of *Picea abies* in middle boreal Finland // *Lichenologist*. Vol. 32. P. 387–398.
- Klein R.G. 1989. *The Human Career*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Klok C., de Roos A.M. 1998. Effects of habitat size and quality on equilibrium density and extinction time of *Sorex araneus* populations // *J. Anim. Ecol.* Vol. 67. P. 195–209.
- Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds // *J. Anim. Ecol.* Vol. 68. P. 940–950.
- Kokko H., Sutherland W.J. 2001. Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect // *Evol. Ecol. Res.* Vol. 3. P. 537–551.
- Komonen A., Penttilä R., Lindgren M., Hanski I. 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus // *Oikos*. Vol. 90. P. 119–126.
- Kontkanen P. 1929. C.R. Sahlberg 1779-1860. Suomen ensimmäinen suuri entomologi // *Luonnon Ystävä*. Vol. 33. P. 1–10.
- Korpilahti E., Kuuluvainen T. (eds.). 2002. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity // *Silva Fennica*. Vol. 36.
- Kowarik I. 1990. Some responses of flora and vegetation to urbanization in Central Europe // H. Sukopp, S. Hejny (eds.). *Urban Ecology: Plants and Plant Communities in Urban Environments*. The Hague: SBP Academic Publishing. P. 45–74.
- Krebs J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* // *Ecology*. Vol. 52. P. 2–22.
- Krebs J.R., Davies N.B. 1978. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell.
- Krebs J.R., Davies N.B. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Kuisma M. 1993. *Metsäteollisuuden Maa. Suomi, Metsät ja Kansainvälinen Järjestelmä 1620–1920*. Jyväskylä: Gummerus Kirjapaino Oy.
- Kuno E. 1981. Dispersal and the persistence of populations in unstable habitats: a theoretical note // *Oecologia* (Berlin). Vol. 49. P. 123–126.
- Kuuluvainen T. 2002. Disturbance dynamics in boreal forests: defining the ecological basis of restoration and management of biodiversity // *Silva Fenn.* Vol. 36. P. 5–11.
- Kuuluvainen T., Jäppinen J.-P., Kivimaa T., Rassi P., Salpakivi-Salomaa P., Siitonen J. 2004. Ihmisen vaikutus Suomen metsiin // T. Kuuluvainen, L. Saaristo, P. Keto-Tokoi, J. Kostamo, J. Kuuluvainen, M. Kuusinen, M. Ollikainen, P. Salpakivi-Salomaa (eds.). *Metsän Kätköissä: Suomen Metsäluonnon Monimuotoisuus*. Helsinki: Edita.
- Kuussaari M., Nieminen M., Hanski I. 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* // *J. Anim. Ecol.* Vol. 65. P. 791–801.
- Lack D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lack D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- Lacy R.C. 1984. Predictability toxicity and trophic niche breadth in fungus feeding Drosophilidae (Diptera) // *Ecol. Entomol.* Vol. 9. P. 43–54.
- Lambin X. 1994. Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus townsendii*) // *Ecology*. Vol. 75. P. 224–235.

- Lande R. 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations // *Am. Nat.* Vol. 130. P. 624–635.
- Lande R. 1988. Demographic models of the northern spotted owl (*Strix occidentalis caurina*) // *Oecologia*. Vol. 75. P. 601–607.
- Lande R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes // *Am. Nat.* Vol. 142. P. 911–927.
- Lande R., Orzack S.H. 1988. Extinction dynamics of age-structured populations in a fluctuating environment // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 85. P. 7418–7421.
- Laurance W.F. 1998. A crisis in the making: responses of Amazonian forests to land use and climate change // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 13. P. 411–415.
- Laurance W.F., Williamson G.B. 2001. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon // *Conserv. Biol.* Vol. 15. P. 1529–1535.
- Laurance W.F., Oliveira A.A., Laurance S.G., Condit R., Nascimento H.E.M., Sanchez-Thorin A.C., Lovejoy T.E., Andrade A., S'Angelo S., Ribeiro J.E., Dick C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests // *Nature*. Vol. 428. P. 171–175.
- Lawes M.J., Mealin P.E., Piper S.E. 2000. Patch occupancy and potential metapopulation dynamics of three forest mammals in fragmented afro-montane forest in South Africa // *Conserv. Biol.* Vol. 14. P. 1088–1098.
- Lawton J.H. 1989. Food webs // J.M. Cherrett (ed.). *Ecological Concepts*. Oxford: Blackwell. P. 43–78.
- Lawton J.H. 1999. Are there general laws in ecology? // *Oikos*. Vol. 84. P. 177–192.
- Lawton J.H. 2000. *Community Ecology in a Changing World* // Excellence in Ecology. Oldendorf: Ecology Institute. Vol. 11.
- Lei G., Hanski I. 1997. Metapopulation structure of *Cotesia melitaearum*, a specialist parasitoid of the butterfly *Melitaea cinxia* // *Oikos*. Vol. 78. P. 91–100.
- Lei G., Hanski I. 1998. Spatial dynamics of two competing specialist parasitoids in a host metapopulation // *J. Anim. Ecol.* Vol. 67. P. 422–433.
- Leibold M.A., Miller T.E. 2004. From metapopulations to metacommunities // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 133–150.
- Leimar O., Nordberg U. 1997. Metapopulation extinction and genetic variation in dispersal-related traits // *Oikos*. Vol. 80. P. 448–458.
- Leitner W.A., Rosenzweig M.L. 1997. Nested species-area curves and stochastic sampling: A new theory // *Oikos*. Vol. 79. P. 503–512.
- León-Cortés J.L., Cowley M.J.R., Thomas C.D. 1999. Detecting decline in a formerly widespread species: how common is the common blue butterfly *Polyommatus icarus* // *Ecography*. Vol. 22. P. 643–650.
- Levins R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bulletin of the Entomological Society of America*. Vol. 15. P. 237–240.
- Levins R. 1970. Extinction // *Lecture Notes in Mathematics*. Vol. 2. P. 75–107.
- Lewis O.T., Thomas C.D. 2001. Adaptations to captivity in the butterfly *Pieris brassicae* (L.) and the implications for ex situ conservation // *J. Insect Conserv.* Vol. 5. P. 55–63.
- Lewontin R. 1983. *Gene, Organism, and Environment* // D.S. Bendall (ed.). *Evolution from molecules to men*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Lindén H., Danilov P.I., Gromtsev A.N., Helle P., Ivanter E.V., Kurhinen J. 2000. Large-scale forest corridors to connect the taiga fauna to Fennoscandia // *Wildl. Biol.* Vol. 6. P. 179–188.
- Lindenmayer D.B., McCarthy M.A., Pope M.L. 1999. Arboreal marsupial incidence in eucalypt patches in south-eastern Australia: a test of Hanski's incidence function metapopulation model for patch occupancy // *Oikos*. Vol. 84. P. 99–109.
- Lomborg B. 2001. *The Skeptical Environmentalist: Measuring the Real State of the World*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- Lomolino M.V. 1993. Winter filtering, immigrant selection and species composition of insular mammals of Lake Huron // *Ecography*. Vol. 16. P. 24–30.
- Losos J.B. 1998. Ecological and evolutionary determinants of the species-area relationship in Caribbean anoline lizards // P.R. Grant (ed.). *Evolution on Islands*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 210–224.
- Luck G.W., Daily G.C., Ehrlich P.R. 2003. Population diversity and ecosystem services // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 18. P. 331–336.
- Lugo A.E. 1988. The mangroves of Puerto Rico are in trouble // *Underwater Naturalist*. Vol. 17. P. 1112.
- Lutz W., Sanderson W., Scherbov S. 2001. The end of world population growth // *Nature*. Vol. 412. P. 543–545.
- Lynch M., O’Hely M. 2001. Captive breeding and the genetic fitness of natural populations // *Conservation Genetics*. Vol. 2. P. 363–378.
- MacArthur R.H. 1957. On the relative abundance of bird species // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 43. P. 293–295.
- MacArthur R.H. 1972. *Geographical Ecology*. N.Y.: Harper and Row.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*. Vol. 17. P. 373–387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control // *Ecol. Appl.* Vol. 10. P. 689–710.
- Manne L.L., Brooks T.M., Pimm S.L. 1999. Relative risk of extinction of passerine birds on continents and islands // *Nature*. Vol. 399. P. 258–261.
- Margules C.R., Nicholls A.O., Usher M.B. 1994. Apparent species turnover, probability of extinction and the selection of nature reserves: a case study of the Ingleborough limestone pavements // *Conserv. Biol.* Vol. 8. P. 398–409.
- Martikainen P. 2001. Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas // *Ecological Bulletins*. Vol. 49. P. 205–218.
- Martikainen P.J., Nykänen H., Crill P., Silvola J. 1993. Effect of a lowered water table on nitrous oxide fluxes from northern peatlands // *Nature*. Vol. 366. P. 51–53.
- Martin P.S. 1967. Prehistoric overkill // P.S. Martin, H.E.J. Wright (eds.). *Pleistocene Extinctions*. New Haven: Yale Univ. Press. P. 75–120.
- Martin P.S. 1984. Prehistoric overkill: The global model // P.S. Martin, R.G. Klein (eds.). *Quaternary Extinctions*. Tucson: Univ. of Arizona Press. P. 354–403.
- Marzluf J.M. 2001. Worldwide urbanization and its effects on birds // J.M. Marzluff, R. Bowman, R. Donnelly (eds.). *Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World*. Boston: Kluwer. P. 19–47.
- Matter S.F., Hanski I., Gyllenberg M. 2002. A test of the metapopulation model of the species-area relationship // *J. Biogeogr.* Vol. 9. P. 977–983.
- Matthews E. 1983. Global vegetation and land use: new high-resolution data bases for climatic studies // *Journal of Climate and Applied Meteorology*. Vol. 22. P. 474–487.
- Matthews E., Payne R., Rohweder M., Murray. 2000. *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Forest Ecosystems*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Maurer B.A. 1999. *Untangling Ecological Complexity*. Chicago: Univ. of Chicago.
- May R.M. 1973. Stability and Complexity in Model Ecosystems. Princeton: Princeton Univ. Press.
- May R.M. 1974. On the theory of niche overlap // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 5. P. 297–332.
- May R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity // M.L. Cody, J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Mass.: Belknap. P. 81–120.
- McGarigal K.J., McComb W.C. 1995. Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon coast range // *Ecol. Monogr.* Vol. 65. P. 235–260.

- McLaughlin J.F., Hellmann J.J., Boggs C.L., Ehrlich P.R. 2002. Climate change hastens population extinctions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 99. P. 6070–6074.
- Meffe G.K., Carroll C.R. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates.
- Merilä J., Kruuk L.E.B., Sheldon B.C. 2001. Explaining stasis: Microevolutionary studies of natural populations // A. Hendry, M. Kinnison (eds.). *Contemporary Microevolution: Rate, Pattern and Process*. *Genetica*. Vol. 112/113. P. 199–222.
- Metz J.A.J., Jong T.J. de, Klinkhamer P.G.L. 1983. What are the advantages of dispersing; a paper by Kuno explained and extended // *Oecologia*. Vol. 57. P. 166–169.
- Middleton D.A.J., Veitch A.R., Nisbet R.M. 1995. The effect of an upper limit to population size on persistence time // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 48. P. 277–305.
- Mikusinski G., Gromadzki M., Chylarecki P. 2001. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity // *Conserv. Biol.* Vol. 15. P. 208–217.
- Milne A. 1957. The natural control of insect populations // *Can. Entomol.* Vol. 89. P. 193–213.
- Milne A. 1962. On the theory of natural control of insect populations // *J. Theor. Biol.* Vol. 3. P. 19–50.
- Moilanen A. 1999. Patch occupancy models of metapopulation dynamics: efficient parameter estimation using implicit statistical inference // *Ecology*. Vol. 80. P. 1031–1043.
- Moilanen A. 2000. The equilibrium assumption in estimating the parameters of metapopulation models // *J. Anim. Ecol.* Vol. 69. P. 143–153.
- Moilanen A. 2004. SPOMSIM: software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics // *Ecol. Model.* in press
- Moilanen A., Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics: effects of habitat quality and landscape structure // *Ecology*. Vol. 79. P. 2503–2515.
- Moilanen A., Hanski I. 2001. On the use of connectivity measures in spatial ecology // *Oikos*. Vol. 95. P. 147–151.
- Moilanen A., Cabeza M. 2002. Single-species dynamic site selection // *Ecol. Appl.* Vol. 12. P. 913–926.
- Moilanen A., Nieminen M. 2002. Simple connectivity measures for spatial ecology // *Ecology*. Vol. 83. P. 1131–1145.
- Moilanen A., Smith A.T., Hanski I. 1998. Long-term dynamics in a metapopulation of the American pika // *Am. Nat.* Vol. 152. P. 530–542.
- Morbey Y.E., Ydenberg R.C. 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // *Ecol. Lett.* Vol. 4. P. 663–673.
- Morin P.J. 1999. *Community Ecology*. Oxford: Blackwell.
- Morozov N.S. 1996. Avifauna of the Main Botanical Garden in Moscow: Current state and changes during the last 65 years // *Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii*. Vol. 101. P. 16–28 [in Russian].
- Morris D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection // *Oecologia*. Vol. 136. P. 1–13.
- Myers N. 1997. The rich diversity of biodiversity issues // M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson, E.O. Wilson (eds.). *Biodiversity II: Understanding and Protecting our Biological Resources*. Washington D.C.: Joseph Henry Press. P. 125–138.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Fonseca G.A.B. da, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities // *Nature*. Vol. 403. P. 853–858.
- Müller C.B., Adriaanse I.C.T., Belshaw R., Godfray H.C.J. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community // *J. Anim. Ecol.* Vol. 68. P. 346–370.
- Münzbergová Z., Herben T. 2004. Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species // *Oikos*. Vol. 105. P. 408–414.
- Nagelkerke C.J., Verboom J., van den Bosch F., van de Wolfshaar K.E. 2002. Time lags in metapopulation responses to landscape change // K.J. Gutzwiller (ed.). *Applying Landscape Ecology in Biological Conservation*. Berlin: Springer. P. 330–354.

- Neuhauser C. 1998. Habitat destruction and competitive coexistence in spatially explicit models with local interactions // *J. Theor. Biol.* Vol. 193. P. 445–463.
- Newmark W.D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara mountains, Tanzania // *Conserv. Biol.* Vol. 5. P. 67–78.
- Newmark W.D. 1995. Extinction of mammal populations in western North American national parks // *Conserv. Biol.* Vol. 9. P. 512–526.
- Ney-Nifle M., Mangel M. 1999. Species-area curves based on geographic range and occupancy // *J. Theor. Biol.* Vol. 196. P. 327–342.
- Ney-Nifle M., Mangel M. 2000. Habitat loss and changes in the species-area relationship // *Conserv. Biol.* Vol. 14. P. 893–898.
- Nicoll M.A.C., Jones C.G., Norris K. 2003. Declining survival rates in a reintroduced population of the Mauritius kestrel: evidence for non-linear density dependence and environmental stochasticity // *J. Anim. Ecol.* Vol. 72. P. 917–926.
- Nielsen A. 1951. Spring fauna and speciation // *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie.* Vol. 11. P. 261–263.
- Nieminen M., Singer M.C., Fortelius W., Schöps K., Hanski I. 2001. Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations // *Am. Nat.* Vol. 157. P. 237–244.
- Nieminen M., Siljander M., Hanski I. 2004. Structure and dynamics of *Melitaea cinxia* metapopulations // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A model System for Population Biology.* New York: Oxford Univ. Press. P. 63–91.
- Niklas K.J., Tiffney B.H., Knoll A.H. 1985. Patterns in vascular land plant diversification: an analysis at the species level // J.W. Valentine (ed.). *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution.* Princeton: Princeton Univ. Press. P. 97–128.
- Norrdahl K. 1995. Population cycles in northern small mammals // *Biological Review.* Vol. 70. P. 621–637.
- Norton R.A., Williams D.D., Hogg I.D., Palmer S.C. 1988. Biology of the oribatid mite *Mucronothrus nasalis* (Acari: Oribatida: Trhypochthoniidae) from a small coldwater springbrook in eastern Canada // *Can. J. Zool.* Vol. 66. P. 622–629.
- Noss R.F. 1987. Corridors in real landscapes: a reply to Simberloff and Cox // *Conserv. Biol.* Vol. 1. P. 159–164.
- Nykänen H., Alm J., Silvola J., Tolonen K., Martikainen P.J. 1998. Methane fluxes on boreal peatlands of different fertility and the effect of long-term experimental lowering of the water table on flux rates // *Global Biogeochemical Cycles.* Vol. 12. P. 53–69.
- Oates M.R., Warren M.S. 1990. *A Review of Butterfly Introductions in Britain and Ireland.* Godalming: JCCBI/WWF.
- Odling-Smee F.J., Laland K.N., Feldman M.W. 2003. *Niche Construction.* Princeton: Princeton Univ. Press.
- O'Hara R.B., Arjas E., Toivonen H., Hanski I. 2002. Bayesian analysis of metapopulation data // *Ecology.* Vol. 83. P. 2408–2415.
- Ohenoja E., Koistinen R. 1984. Fruit body production of larger fungi in Finland. 2. Edible fungi in northern Finland 1976–1978 // *Ann. Bot. Fenn.* Vol. 21. P. 357–366.
- Okubo A. 1980. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models.* Berlin: Springer-Verlag.
- Oliver P.J. 1997. The breeding birds of inner London, 1966–94 // *British Birds.* Vol. 90. P. 211–225.
- Olivieri I., Berger A. 1985. Seed dimorphism and dispersal: physiological, genetic and demographic aspects // P. Jacquard, G. Heim, J. Antonovics (eds.). *Genetic Differentiation and Dispersal in Plants.* Berlin: Springer-Verlag. P. 413–429.
- Olivieri I., Gouyon P.-H. 1997. Evolution of migration rate and other traits: The metapopulation effect // I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds.). *Metapopulation Biology.* San Diego: Academic Press. P. 293–324.
- Olsen P.E., Shubin N.H., Anders M.H. 1987. New Early Jurassic tetrapod assemblages constrain Jurassic-Triassic tetrapod extinction event // *Science.* Vol. 237. P. 1025–1029.

- Orians G.H. 1980. Habitat selection: General theory and applications to human behavior // J.S. Lockard (ed.). *The Evolution of Human Social Behavior*. N.Y.: Elsevier. P. 49–66.
- Ouborg N.J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch Rhine-system // *Oikos*. Vol. 66. P. 298–308.
- Ouborg N.J., Eriksson O. 2004. Toward a metapopulation concept for plants // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 447–470.
- Ovaskainen O. 2001. The quasi-stationary distribution of the stochastic logistic model // *J. Appl. Probab.* Vol. 38. P. 898–907.
- Ovaskainen O. 2002a. The effective size of a metapopulation living in a heterogeneous patch network // *Am. Nat.* Vol. 160. P. 612–628.
- Ovaskainen O. 2002b. Long-term persistence of species and the SLOSS problem // *J. Theor. Biol.* Vol. 218. P. 419–433.
- Ovaskainen O. 2003. Habitat destruction, habitat restoration and eigenvector-eigenvalue relations // *Math. Biosci.* Vol. 181. P. 165–176.
- Ovaskainen O. 2004. Habitat-specific movement parameters estimated using mark–recapture data and a diffusion model // *Ecology*. Vol. 85. P. 242–257.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2001. Spatially structured metapopulation models: global and local assessment of metapopulation capacity // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 60. P. 281–304.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2002. Transient dynamics in metapopulation response to perturbation // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 61. P. 285–295.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2003a. Extinction threshold in metapopulation models // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 40. P. 81–97.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2003b. How much does an individual habitat fragment contribute to metapopulation dynamics and persistence? // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 64. P. 481–495.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2003c. The species-area relation derived from species-specific incidence functions // *Ecol. Lett.* Vol. 6. P. 903–909.
- Ovaskainen O., Hanski I. 2004. Metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution in Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 73–104.
- Ovaskainen O., Sato K., Bascompte J., Hanski I. 2002. Metapopulation models for extinction threshold in spatially correlated landscapes // *J. Theor. Biol.* Vol. 215. P. 95–108.
- Owen D.F. 1983. The abundance and biomass of forest animals // F.B. Golley (ed.). *Tropical Rain Forest*. Amsterdam: Elsevier. P. 93–100.
- Padilla D.K., Williams S.L. 2004. Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems // *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 2. P. 131–138.
- Pakkala T., Hanski I., Tomppo E. 2002. Spatial ecology of the three-toed woodpecker in managed forest landscapes // *Silva Fenn.* Vol. 36. P. 279–288.
- Parmesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. Vol. 421. P. 37–42.
- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J.K., Thomas C.D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W.J., Thomas J.A., Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming // *Nature*. Vol. 399. P. 579–583.
- Penttilä R., Siitonen J., Kuusinen M. 2004. Polypore diversity in managed and old-growth boreal *Picea abies* forests in southern Finland // *Biol. Conserv.* Vol. 117. P. 271–283.
- Pessa J., Eskelin T., Ohtonen A., Siira J. 1994. *Linnut. Vuotoksen Suunnittelun Allasalueen Luonnon Tutkimukset, osa L*. Oulu, Finland: Oulun yliopisto.
- Pethick J. 2002. Estuarine and tidal wetland restoration in the United Kingdom: policy versus practice // *Restor. Ecol.* Vol. 10. P. 431–437.

- Petit S., Moilanen A., Hanski I., Baguette M. 2001. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches // *Oikos*. Vol. 92. P. 491–500.
- Pickett S.T.A., Cadenasso M.L., Grove J.M., Nilon C.H., Pouyat R.V., Zipperer W.C., Costanza R. 2001. Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socio-economic components of metropolitan areas // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 32. P. 127–157.
- Pietarila H., Varjoranta R., Kangas L., Penttilä R., Siitonen P., O'Hara B. 2003. Bioaerosolien Leviämismallin Kehittäminen. BIOARE1-hankkeen loppuraportti. Helsinki: Ilmatieteen laitos.
- Pimm S.L. 1982. *Food Webs*. London: Chapman and Hall.
- Pimm S.L. 1991. *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Pimm S.L. 2001. *The World According to Pimm*. N.Y.: McGraw-Hill.
- Pimm S.L., Askins R.A. 1995. Forest losses predict bird extinctions in eastern North America // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 92. P. 9343–9347.
- Pimm S.L., Moulton M.P., Justice L.J. 1994. Bird extinctions in the central Pacific // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 344. P. 27–33.
- Pollock D.A. 1991. Natural history, classification, reconstructed phylogeny, and geographic history of *Pytho* Latreille (Coleoptera: Heteromera: Pythidae) // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. Vol. 154. P. 1–104.
- Pope S.E., Fahrig L., Merriam H.G. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations // *Ecology*. Vol. 81. P. 2498–2508.
- Potts R. 1998a. Environmental hypotheses of hominid evolution // *Yearbook of Physical Anthropology*. Vol. 41. P. 93–136.
- Potts R. 1998b. Variability selection in hominid evolution // *Evol. Anthropol.* Vol. 7. P. 81–96.
- Potts R., Behrensmeyer A.K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems // A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.-L. Wing (eds.). *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 419–541.
- Pressey R.L. 1994. Ad hoc reservations: Forward or backward steps in developing representative reserve systems? // *Conserv. Biol.* Vol. 8. P. 662–668.
- Pressey R.L. 1999. Systematic conservation planning for the real world // *Parks*. Vol. 9. P. 1–6.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation // *Am. Nat.* Vol. 132. P. 652–661.
- Pulliam H.R. 1996. Sources and sinks: empirical evidence and population consequences // O.E. Rhodes Jr., R.K. Chester, M.H. Smith (eds.). *Population Dynamics in Ecological Space and Time*. Chicago: Univ. of Chicago Press. P. 45–70.
- Pulliam H.R., Danielson B.J. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics // *Am. Nat.* Vol. 137. P. 50–66.
- Pykäälä J. 2002. Vaateliaat jäkälät häviävät avainbiotoopeilta // *Ympäristö*. Vol. 6. P. 25–26.
- Päivinen J., Ahlroth P., Kaitala V. 2002. Ant-associated beetles of Fennoscandia and Denmark // *Entomol. Fenn.* Vol. 13. P. 20–40.
- Pöysä H. 2001. Dynamics of habitat distribution in breeding mallards: assessing the applicability of current habitat selection models // *Oikos*. Vol. 94. P. 365–373.
- Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoski I. (eds.). 2001. *Suomen Lajien Uhanalaisuus 2000*. Helsinki: Edita.
- Raup D.M. 1986. Biological extinction in earth history // *Science*. Vol. 231. P. 1528–1533.
- Raxworthy C.J., Martinez-Meyer E., Horning N., Nussbaum R.A., Schneider G.E., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar // *Nature*. Vol. 426. P. 837–841.
- Ray C. 2001. Maintaining genetic diversity despite local extinctions: effects of population scale // *Biol. Conserv.* Vol. 100. P. 3–14.
- Reid W.V. 1992. How many species will there be? // T.C. Whitmore, J.A. Sayer (eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. London: Chapman & Hall. P. 55–73.

- Reid W.V., Miller K.R. 1989. Keeping Options Alive: the scientific basis for conserving biodiversity. Washington DC: World Resources Institute.
- Reinhardt J. 1870. Bidrag til kundskab om fuglefaunaen in Brasiliens campos // Vidensk. medd., Dansk Nat.-hist. Foren. Bd. 22. S. 1–124, 315–457.
- Reznick D.N., Ghalambor C.K. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution // *Genetica*. Vol. 112–113. P. 183–198
- Richards C.M. 2000. Inbreeding depression and genetic rescue in a plant metapopulation // *Am. Nat.* Vol. 155. P. 383–394.
- Ricketts T.H. 2001. The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes // *Am. Nat.* Vol. 158. P. 87–99.
- Ricklefs R.E., Lovette I.J. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups // *J. Anim. Ecol.* Vol. 68. P. 1142–1160.
- Ries L., Debinski D.M. 2001. Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa // *J. Anim. Ecol.* Vol. 70. P. 840–852.
- Rodrigues A.S.L., Andelman S.J., Bakarr M.I., Boitani L., Brooks T.M., Cowling R.M., Fishpool L.D.C., Da Fonseca G.A.B., Gaston K.J., Hoffmann M., Long J.S., Marquet P.A., Pilgrim J.D., Pressey R.L., Schipper J., Sechrest W., Stuart S.N., Underhill L.G., Waller R.W., Watts M.E.J., Yan X. 2004. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity // *Nature*. Vol. 428. P. 640–643.
- Roemer G.W., Donlan C.J., Courchamp F. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species turn native predators into prey // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. Vol. 99. P. 791–796.
- Roff D.A. 1975. Population stability and the evolution of dispersal in a heterogeneous environment // *Oecologia*. Vol. 19. P. 217–237.
- Roff D.A. 1994. Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects // *Am. Nat.* Vol. 144. P. 772–798.
- Roff D.A., Fairbairn D.J. 1991. Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the Insecta // *Am. Zool.* Vol. 31. P. 243–251.
- Rolstad J., Wegge P. 1989. Capercaillie, *Tetrao urogallus*, populations and modern forestry — a case study for landscape ecological studies // *Finnish Game Research*. Vol. 46. P. 43–52.
- Ronce O., Olivieri I. 2004. Life history evolution in metapopulations // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 227–257.
- Ronce O., Olivieri I., Clobert J., Danchin E. 2001. Perspectives on the study of dispersal evolution // J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt, J.D. Nichols (eds.). *Dispersal*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 341–357.
- Root R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* Vol. 37. P. 317–350.
- Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. Vol. 421. P. 57–60.
- Rose M., Hermanutz L. 2004. Are boreal ecosystems susceptible to alien plant invasion? Evidence from protected areas // *Oecologia*. Vol. 139. P. 467–477.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Roughgarden J. 1995. *Anolis Lizards of the Caribbean*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Ruddiman W.F., Kutzbach J.E. 1989. Forcing of Late Cenozoic Northern Hemisphere climate by plateau uplift in southern Asia and the American west // *Journal of Geophysical Research*. Vol. 94. No. D15. P. 409–418, 427.
- Ruiz G.M., Carlton J.T., Grosholz E.D., Hines A.H. 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent and consequences // *Am. Zool.* Vol. 37. P. 621–632.

- Rülcker C., Algelstam P., Rosenberg P. 1994. Natural forest fire dynamics can guide conservation and silviculture in boreal forest // *SkogForsk Results* 2.
- Saalas U. 1932. Muistiinpanoja hyönteiskeräysretkiltä Yläneen Kolvassa ym. toistasataa vuota sitten // *Luonnon Ystävä*. Vol. 36. P. 190–193.
- Saaristo L. 1998. Korpikolvan elinympäristövaatimukset ja populaatorakenne. MSc thesis, Univ. of Helsinki, Helsinki.
- Saastamoinen O. 2004. Forests and poverty reduction // A. Erkkilä, O. Savonlahti (eds.). *Proceedings of the 12st UNEP/University of Joensuu Symposium on Challenges to Sustainable Development*. Univ. of Joensuu, Finland.
- Saccheri I.J., Brakefield P.M. 2002. Rapid spread of immigrant genomes into inbred populations // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 269. P. 1073–1078.
- Saccheri I.J., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W., Hanski I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation // *Nature*. Vol. 392. P. 491–494.
- Saether B.-E., Engen S. 2002. Including uncertainties in population viability analysis using population prediction intervals // S.R. Beissinger, D.R. McCulloough (eds.). *Population Viability Analysis*. Chicago: Univ. of Chicago Press. P. 191–212.
- Saether B.-E., S. Engen, A. Islam, R. McCleery, C. Perrins. 1998a. Environmental stochasticity and extinction risk in a population of a small songbird, the great tit // *Am. Nat.* Vol. 151. P. 441–450.
- Saether B.-E., Engen S., Swenson J.E., Bakke Ø., Sandegren F. 1998b. Assessing the viability of Scandinavian brown bear, *Ursus arctos*, populations: the effects of uncertain parameter estimates // *Oikos*. Vol. 83. P. 403–416.
- Saurola P. 1995. Suomen Pöllöt. Helsinki: Kirjayhtymä.
- Sax D.F., Gaines S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 18. P. 561–566.
- Schlaepfer M.A., Runge M.C., Sherman P.W. 2002. Ecological and evolutionary traps // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 17. P. 474–480.
- Schoener T.W. 1991. Extinction and the nature of the metapopulation: a case study // *Acta Oecol.* Vol. 12. P. 53–75.
- Schoener T.W., Spiller D.A. 1987. Effect of lizards on spider populations: manipulative reconstruction of a natural experiment // *Science*. Vol. 236. P. 949–952.
- Schroeder M. 1991. *Fractals, Chaos and Power Laws*. N.Y.: W.H. Freedman and Co.
- Scott D.A., Poole C.M. 1989. *A Status Overview of Asian Wetlands*. No. 53. Kuala Lumpur, Malaysia: AWB.
- Selonen V., Hanski I.K., Stevens P.C. 2001. Space use of the Siberian flying squirrel *Pteromys volans* in fragmented forest landscapes // *Ecography*. Vol. 24. P. 588–600.
- Serrano D., Tella J.L., Donazar J.A., Pomarol M. 2003. Social and individual features affecting natal dispersal in the colonial lesser kestrel // *Ecology*. Vol. 84. P. 3044–3054.
- Sheppe W. 1965. Island populations and gene flow in the deer mouse, *Peromyscus leucopus* // *Evolution*. Vol. 19. P. 480–495.
- Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // *Ecological Bulletins*. Vol. 49. P. 11–41.
- Siitonen J., Martikainen P. 1994. Coleoptera and *Aradus* (Hemiptera) collected from aspen in Finnish and Russian Karelia: Notes on rare and threatened species // *Scandinavian Journal of Forestry Research*. Vol. 9. P. 185–191.
- Siitonen J., Saaristo L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest // *Biol. Conserv.* Vol. 94. P. 211–220.
- Siitonen J., Hanski I. 2004. Metsälajiston ekologia ja monimuotoisuus // T. Kuuluvainen, L. Saaristo, P. Keto-Tokoi, J. Kostamo, J. Kuuluvainen, M. Kuusinen, M. Ollikainen, P. Salpakivi-Salomaa (eds.). *Metsän Kätköissä, Suomen Metsäluonnon Monimuotoisuus*. Helsinki: Edita. P. 76–105.
- Siitonen J., Martikainen P., Kaila L., Nikula A., Punttila P. 1995. Kovakuoriaislajiston monimuotoisuus eri tavoin käsitellyillä metsäluilla Suomessa ja Karjalan tasavallassa // *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja*. No. 564. P. 43–63.

- Siitonen J., Penttilä R., Kotiranta H. 2001. Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia // *Ecological Bulletins*. Vol. 49. P. 231–242.
- Silvola J., Alm J., Ahlholm U., Nykänen H. 1996. CO<sub>2</sub> fluxes from peat in boreal mires under varying temperature and moisture conditions // *J. Ecol.* Vol. 84. P. 219–228.
- Simberloff D. 1988. The contribution of population and community biology to conservation science // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 19. P. 473–512.
- Simberloff D.S., Abele L.G. 1976. Island biogeography theory and conservation practice // *Science*. Vol. 191. P. 285–286.
- Sinclair A.R.E. 1989. Population regulation in animals // J.M. Cherrett (ed.). *Ecological Concepts*. Oxford: Blackwell. P. 197–242.
- Sinclair A.R.E., Hik D.S., Schmitz O.J., Scudder G.G.E., Turpin D.H., Larter N.C. 1995. Biodiversity and the need for habitat renewal // *Ecol. Appl.* Vol. 5. P. 579–587.
- Singer F.J., Zeigenfuss L.C., Spicer L. 2001. Role of patch size, disease, and movement in rapid extinction of bighorn sheep // *Conserv. Biol.* Vol. 15. P. 1347–1354.
- Singer M.C. 2004. Measurement, correlates, and importance of oviposition preference in the life of Checkerspots // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A Model System for Population Biology*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 112–137.
- Singer M.C., Lee J.R. 2000. Discrimination within and between host species by a butterfly: Implications for design of preference experiments // *Ecol. Lett.* Vol. 3. P. 101–105.
- Singer M.C., Hanski I. 2004. Dispersal behavior and evolutionary metapopulation dynamics // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots: A model System for Population Biology*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 181–198.
- Sjögren P. 1991. Extinction and isolation gradients in metapopulations: The case of the pool frog (*Rana lessonae*) // *Biol. J. Linn. Soc.* Vol. 42. P. 135–147.
- Sjögren-Gulve P., Hanski I. 2000. Metapopulation viability analysis using occupancy models // *Ecological Bulletins*. Vol. 48. P. 53–71.
- Skellam J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations // *Biometrika*. Vol. 38. P. 196–218.
- Skellam D., Tucker C.J. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in the Amazon: satellite data from 1978 to 1988 // *Science*. Vol. 260. P. 1905–1910.
- Soulé M.E., Bolger D.T., Alberts A.C., Sauvajot R.M., Wright J., Sorice M., Hill S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands // *Conserv. Biol.* Vol. 2. P. 75–92.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* Vol. 46. P. 337–365.
- Stockwell C.A., Weeks S.C. 1999. Translocations and rapid evolutionary responses in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*) // *Animal Conservation*. Vol. 2. P. 103–110.
- Stockwell C.A., Hendry A.P., Kinnison M.T. 2003. Contemporary evolution meets conservation biology // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 18. P. 94–101.
- Strong D.R., Simberloff D., Abele L.G., Thistle A.B. 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Ståhls G. 1987. Dipter levande i swamp i Kilpisjärvi-trakten. Master Thesis, Univ. of Helsinki, Helsinki.
- Suorsa P., Huhta E., Nikula A., Nikinmaa M., Jäntti A., Helle H., Hakkarainen H. 2003. Forest management is associated with physiological stress in an old-growth forest passerine // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 270. P. 963–969.
- Sutcliffe O.L., Thomas C.D. 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings // *Conserv. Biol.* Vol. 10. P. 1359–1365.
- Sutela T., Mutenia A. 2001. Kirjallisuuskatsaus Pohjoisten Tekojärvien Kalataloudesta // Kala- ja riistaraportteja, nro 214. Helsinki: RKTL.

- ter Braak C.J.F., Etienne R.S. 2003. Improved Bayesian analysis of metapopulation data with an application to a tree frog metapopulation // *Ecology*. Vol. 84. P. 231–241.
- ter Braak J.F., Hanski I., Verboom J. 1998. The incidence function approach to modeling of metapopulation dynamics // J. Bascompte, R.V. Solé (eds.). *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*. Berlin: Springer-Verlag. P. 167–188.
- Thienemann A. 1949. Veränderungen in der Tierwelt unserer Quellen von 1918 bis 1948 // *Die Heimat*. Bd. 56. S. 2–5.
- Thomas C.D. 1994a. Difficulties in deducing dynamics from static distributions // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 9. P. 300.
- Thomas C.D. 1994b. Extinction, colonization, and metapopulations: Environmental tracking by rare species // *Conserv. Biol.* Vol. 8. P. 373–378.
- Thomas C.D. 1994c. Local extinctions, colonizations and distributions: habitat tracking by British butterflies // S.R. Leather, A.D. Watt, N.J. Mills, K.F.A. Walters (eds.). *Individuals, Populations and Patterns in Ecology*. Andover: Intercept Ltd. P. 319–336.
- Thomas C.D. 1996. Essential ingredients of real metapopulations, exemplified by the butterfly *Plebejus argus* // M.E. Hochberg, J. Clobert, R. Barbault (eds.). *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity*. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 292–307.
- Thomas C.D., Hanski I. 2004. Metapopulation dynamics in changing environments: butterfly responses to habitat and climate change // I. Hanski, O.E. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 489–514.
- Thomas C.D., Singer M.C., Boughton D.A. 1996. Catastrophic extinction of population sources in a butterfly metapopulation // *Am. Nat.* Vol. 148. P. 957–975.
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davies Z.G., Musche M., Conradt L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins // *Nature*. Vol. 411. P. 577–581.
- Thomas C.D., Wilson R.J., Lewis O.T. 2002. Short-term studies underestimate 30-generation changes in a butterfly metapopulation // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 269. P. 563–569.
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., De Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E. 2004a. Extinction risk from climate change // *Nature*. Vol. 427. P. 145–148.
- Thomas J.A. 1980. Why did the large blue become extinct in Britain // *Oryx*. Vol. 15. P. 243–247.
- Thomas J.A. 1984. The conservation of butterflies in temperate countries: past efforts and lessons for the future // R.I. Vane-Wright, P.R. Ackery (eds.). *The Biology of Butterflies*. Princeton, USA: Princeton Univ. Press. P. 333–353.
- Thomas J.A. 1995. The ecology and conservation of *Maculinea arion* and other European species of large blue butterfly // A.S. Pullin (ed.). *Ecology and conservation of butterflies*. London: Chapman & Hall. P. 180–197.
- Thomas J.A., Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J.J.D., Asher J., Fox R., Clarke R.T., Lawton J.H. 2004b. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis // *Science*. Vol. 303. P. 1879–1881.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt // *Nature*. Vol. 371. P. 65–66.
- Tischendorf L., Fahrig L. 2000. On the usage of landscape connectivity // *Oikos*. Vol. 90. P. 7–19.
- Tomimatsu H., Ohara M. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense* // *Conserv. Biol.* Vol. 16. P. 1277–1285.
- Tomimatsu H., Ohara M. 2003. Genetic diversity and local population structure of fragmented populations of *Trillium camschatcense* (Trilliaceae) // *Biol. Conserv.* Vol. 109. P. 249–258.
- Tomimatsu H., Ohara M. 2004. Edge effects on recruitment of *Trillium camschatcense* in small forest fragments // *Biol. Conserv.*
- Traverse A. 1988. Plant evolution dances to a different beat: plant and animal evolutionary mechanisms compared // *Historical Biology*. Vol. 1. P. 277–301.

- Tucker C.-J., Townshend J.R.G. 2000. Strategies for monitoring tropical deforestation using satellite data // *Int. J. Remote Sens.* Vol. 21. P. 1461–1471.
- Tuljapurkar S.D. 1982. Population dynamics in variable environments. III. Evolutionary dynamics of r-selection // *Theor. Popul. Biol.* Vol. 21. P. 141–165.
- Turcek F.J. 1969. Large mammal secondary production in European broad leaved and mixed forests: some results and methods of recent research // *Biologia (Bratislava)*. Vol. 24. P. 173–181.
- Turchin P. 1995. Population regulation: old arguments and a new synthesis // N. Cappuccino, P. Price (eds.). *Population Dynamics: New Approaches and Synthesis*. London: Academic Press. P. 19–40.
- Turchin P. 1998. *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modelling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Turchin P. 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton: Princeton Univ. Press.
- Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V. 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. N.Y.: Springer.
- USFWS. 1980. *Habitat Evaluation Procedures*. Washington, DC: United States Fish and Wildlife Service, Department of the Interior.
- van Nouhuys S., Hanski I. 2002. Colonization rates and distances of a host butterfly and two specific parasitoids in a fragmented landscape // *J. Anim. Ecol.* Vol. 71. P. 639–650.
- van Nouhuys S., Hanski I. 2004. Natural enemies of checkerspot butterflies // P.R. Ehrlich, I. Hanski (eds.). *On the Wings of Checkerspots*. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 161–180.
- van Valen L. 1971. Group selection and the evolution of dispersal // *Evolution*. Vol. 25. P. 591–598.
- Várkonyi G., Kuussaari M., Lappalainen H. 2003. Use of forest corridors by boreal *Xestia* moths // *Oecologia*. Vol. 137. P. 466–474.
- Veltman C.J., Nee S., Crawley M.J. 1996. Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds // *Am. Nat.* Vol. 147. P. 542–557.
- Venable D.L., Levin D.A. 1983. Morphological dispersal structures in relation to growth habit in the Compositae // *Plant Syst. Evol.* Vol. 143. P. 1–16.
- Verboom J. 1996. *Modelling fragmented populations: between theory and application in landscape planning*. Ph.D. thesis, Wageningen, the Netherlands.
- Villard M.-A., Trzcinski M.K., Merriam G. 1999. Fragmentation effects on forest birds: relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy // *Conserv. Biol.* Vol. 13. P. 774–783.
- Virkkala R., Toivonen H. 1999. *Maintaining Biological Diversity in Finnish Forests*. Suomen ympäristö 278, Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Virkkala R., Korhonen K.T., Haapanen R., Aapala K. 2000. Metsien ja Soiden Suojelutilanne Metsä- ja Suokasvillisuusvyöhykkeittäin Valtakunnan Metsien 8. Inventoinnin Perusteella. Suomen Ympäristö 395, Suomen Ympäristökeskus, Metsäntutkimuslaitos.
- Vos C.C., ter Braak C.J.F., Nieuwenhuizen W. 2000. Incidence function modelling and conservation of the tree frog *Hyla arborea* in the Netherlands // *Ecological Bulletins*. Vol. 48. P. 165–180.
- Vrba E.S. 1995. The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate // E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge, L.H. Burckle (eds.). *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale: Yale Univ. Press. P. 385–424.
- Vuorisalo T., Laihonon P. 2000. Biodiversity conservation in the north: history of habitat and species protection in Finland // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 37. P. 281–297.
- Vuorisalo T., Lahtinen R., Laaksonen H. 2001. Urban biodiversity in local newspapers: a historical perspective // *Biodivers. Conserv.* Vol. 10. P. 1739–1756.
- Vuorisalo T., Andersson H., Hugg T., Lahtinen R., Laaksonen H., Lehikoinen E. 2003. Urban development from an avian perspective: causes of hooded crow (*Corvus corone cornix*) urbanisation in two Finnish cities // *Landscape Urban Plann.* Vol. 62. P. 69–87.
- Wahlberg N., Moilanen A., Hanski I. 1996. Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes // *Science*. Vol. 273. P. 1536–1538.

- Wahlberg N., Klemetti T., Hanski I. 2002. Dynamic populations in a dynamic landscape: the metapopulation structure of the marsh fritillary butterfly // *Ecography*. Vol. 25. P. 224–232.
- Wahlström E., Reinikainen T., Hallanaro E.-L. 1992. *Ympäristön Tila Suomessa*. Forssa: Gaudeamus.
- Warren M.S. 1987. The ecology and conservation of the heath fritillary butterfly, *Mellicta athalia*. I. Host selection and phenology // *J. Appl. Ecol.* Vol. 24. P. 467–482.
- Warren M.S., Hill J.K., Thomas J.A., Asher J., Fox R., Huntley B., Roy D.B., Telfer M.G., Jeffcoate S., Harding P., Jeffcoate G., Willis S.G., Greatorex-Davies J.N., Moss D., Thomas C.D. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change // *Nature*. Vol. 414. P. 65–69.
- Watkinson A.R., Sutherland W.J. 1995. Sources, sinks and pseudo-sinks // *J. Anim. Ecol.* Vol. 64. P. 126–130.
- Weiss S.B. 1999. Cars, cows, and checkerspot butterflies: Nitrogen deposition and management of nutrient poor grasslands for a threatened species // *Conserv. Biol.* Vol. 13. P. 1476–1486.
- Whitlock M.C. 2004. Selection and drift in metapopulations // I. Hanski, O. Gaggiotti (eds.). *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. P. 153–173.
- Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. 1973. Niche, habitat, and ecotope // *Am. Nat.* Vol. 107. P. 321–338.
- Wiens J.A., Rotenberry J. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrub-steppe environments // *Ecol. Monogr.* Vol. 51. P. 21–41.
- Wikars L.-O. 1997. Effects of forest fire and the ecology of fire-adapted insects. PhD thesis, Uppsala Univ., Sweden.
- Wilcove D.S., Rothstein D., Dubow J., Phillips A., Losos E. 1998. Quantifying threats to imperilled species in the United States // *Bioscience*. Vol. 48. P. 607–615.
- Williams C.B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. London and N.Y.: Academic Press.
- Williams D.D., Williams N.E. 1998. Invertebrate communities from freshwater springs: What can they contribute to pure and applied ecology? // L. Botosaneanu (ed.). *Studies in Crenobiology. The Biology of Springs and Springbrooks*. Leiden: Backhuys Publishers. P. 251–261.
- Williams M.R. 1995. An extreme-value function model of the species incidence and species-area relations // *Ecology*. Vol. 76. P. 2607–2616.
- Williams S.E., Bolitho E.E., Fox S. 2003. Climate change in Australian tropical rainforests: an impending environmental catastrophe // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 270. P. 1887–1892.
- Wilson E.O. 1989. Threats to biodiversity // *Scientific American*. Vol. 261. P. 60–66.
- Wilson E.O., Willis E.O. 1975. *Applied biogeography* // M.L. Cody, J.M. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Massachusetts, USA: Belknap Press. P. 522–534.
- Winchester N.N., Ring R.A. 1996. Centinelan extinctions: extirpation of northern temperate old-growth rainforest arthropod communities // *Selbyana*. Vol. 17. P. 50–57.
- Wing S.L., Sues H.-D. 1992. Mesozoic and early Cenozoic terrestrial ecosystems // A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, S.-L. Wing (eds.). *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleocology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago: Chicago Univ. Press. P. 326–416.
- With K.A., King A.W. 1999. Extinction thresholds for species in fractal landscapes // *Conserv. Biol.* Vol. 13. P. 314–326.
- With K.A., King A.W. 2001. Analysis of landscape sources and sinks: the effect of spatial pattern on avian demography // *Biol. Conserv.* Vol. 100. P. 75–88.
- Wolfe J.A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary // *Geophysical Monographs*. Vol. 32. P. 357–375.
- Wolff J.O. 1995. Friends and strangers in vole population cycles // *Oikos*. Vol. 73. P. 411–414.
- Wolpoff M.H. 1980. *Paleoantropology*. N.Y.: Knopf.
- World Bank. 2000. *World Development Indicators 2000*. Washington DC.

- WRI. 2000. World Resources 2000–2001: People and Ecosystems: The Fraying Web of Life. Washington, DC: World Resources Institute (WRI) in collaboration with United Nations Environment Programme (UNEP), United Nations Development Programme (UNDP), and World Bank.
- Yrjönen K. (ed.). 2004. Metsälain Erityisen Tärkeät Elinympäristöt. Vammala: MMM:n julkaisu 9/2004.
- Zanette L., Doyle P., Trémont S.M. 2000. Food shortage in small fragments: evidence from an area-sensitive passerine // *Ecology*. Vol. 81. P. 1654–1666.
- Zhang Z., Usher M.B. 1991. Dispersal of wood mice and bank voles in an agricultural landscape // *Acta Theriol.* Vol. 36. P. 239–245.

## Содержание

Илкка Хански и его книга «Ускользящий мир», <i>Б. Шефтель</i> .....	5
Предисловие автора для российских читателей .....	9
<b>ГЛАВА 1. МЕСТООБИТАНИЕ</b> .....	12
Вступление .....	12
1.1. Местообитания и ниши .....	16
1.2. Классификация местообитаний .....	27
1.3. Фрагментированные ландшафты .....	42
1.4. Связность и непрерывность .....	49
1.5. Характерные микроместообитания .....	60
1.6. Основные местообитания прошлого .....	68
1.7. Основные местообитания Земли в наши дни .....	77
1.8. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить .....	80
<b>ГЛАВА 2. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЙ</b> .....	83
Вступление .....	83
2.1. От потребностей видов к глобальным изменениям .....	87
2.2. Четыре варианта утраты местообитания .....	89
2.3. Утрата лесов и лесных местообитаний .....	104
2.4. Потеря заболоченных местообитаний .....	112
2.5. Утрата микроместообитаний .....	115
2.6. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить .....	118
<b>ГЛАВА 3. ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ НА УТРАТУ МЕСТООБИТАНИЙ НА УРОВНЕ ОСОБИ, ПОПУЛЯЦИИ И ВИДА</b> .....	120
Вступление .....	120
3.1. Выбор местообитания и пути осуществления этого выбора .....	126
3.2. Реакция особей и популяций на деградацию местообитания .....	136
3.3. Источники и стоки .....	141
3.4. Фрагментация .....	147
3.5. Природные коридоры .....	155
3.6. Генетические последствия утраты местообитания и его фрагментации .....	158
3.7. Как утраты местообитаний отражаются на эволюционном процессе? .....	160

3.8. Чем характеризуется только что фрагментированная популяция? .....	165
3.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить .....	166
<b>ГЛАВА 4. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЯ И ВЫМИРАНИЕ .....</b>	<b>169</b>
Вступление .....	169
4.1. Вымирание популяций .....	174
4.2. Цепи вымирания и вымирания в пищевых цепях .....	193
4.3. Пороги вымирания .....	195
4.4. Утрата местообитания для метапопуляций .....	200
4.5. Метапопуляции, падающие с порога вымирания .....	218
4.6. Что особенно важно для практических мероприятий по охране природы: качество местообитания, сокращение его площади или фрагментация? .....	227
4.7. Соотношение виды – площадь .....	234
4.8. Вымирания видов .....	243
4.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить .....	248
<b>ГЛАВА 5. УСКОЛЬЗАЮЩИЙ МИР .....</b>	<b>251</b>
Вступление .....	251
5.1. Утрата местообитаний и вопросы их сохранения .....	255
5.2. Восстановление местообитаний .....	265
5.3. Экология, охрана природы и конкурирующие интересы в обществе .....	278
5.4. Расширенные местообитания и инвазивные виды .....	284
5.5. Выбор местообитаний у человека .....	291
5.6. Утрата местообитаний в нашем сознании .....	293
5.7 Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить .....	298
Эпилог .....	300
Комментарии к экологическим терминам .....	304
Комментарии к англоязычным аббревиатурам .....	309
Список литературы .....	314



Профессор Хельсинского Университета (Финляндия) Илкка Хански в 1999 г. победил в конкурсе Международного Экологического Института (International Ecology Institute — ECI) на звание эколога года в дисциплине «экология наземных сообществ». Профессор И. Хански — общепризнанный лидер в современной экологии. В своих работах он затрагивает проблемы популяционной биологии, существования сообществ и охраны природы, однако особое внимание в своих исследованиях он уделяет метапопуляционной биологии. Профессор И. Хански, используя как модельный вид бабочку — обыкновенную шашечницу (*Melitaea cinxia*), изучал экологию, генетику, эволюционные аспекты популяций существующих во фрагментированном ландшафте. Результаты исследований автора востребованы при разработке методических подходов к сохранению биоразнообразия, которое играет ключевую роль для существования и функционирования экосистем.

Эта книга была первоначально опубликована Международным Экологическим Институтом в серии «Лучшие экологические исследования». В ней описываются и анализируются ситуации, возникающие при потере и фрагментации природных местообитаний, возникшие в результате хозяйственной деятельностью людей. Профессор И. Хански в своей книге акцентирует внимание на том, что сохранение всего разнообразия существующих местообитаний — фундаментальная предпосылка для существования и дальнейшей эволюции всех жизненных форм на Земле, в том числе и человека. Эта книга представляет существенный интерес для всех, кто интересуется биологическими процессами, влияющими на поддержание биологического разнообразия на нашей планете.

