

Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ: ЭВОЛЮЦИЯ

Г.С. Розенберг

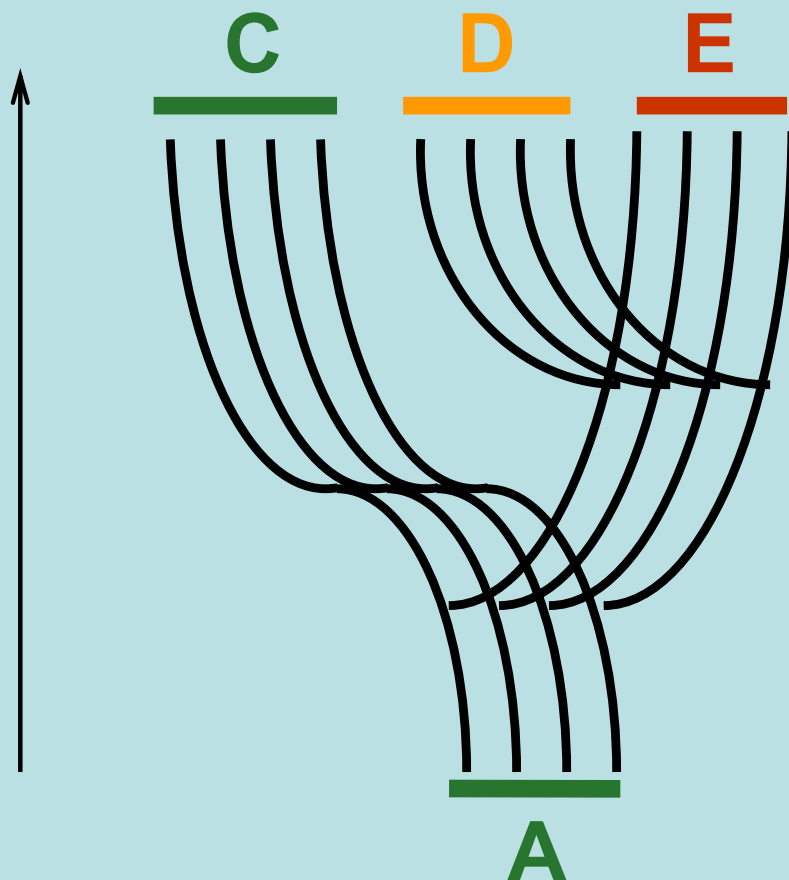


Эволюция экосистем (син. **филоценогенез**)

– это процесс возникновения **новых типов экосистем**; относятся к разряду *необратимых изменений экосистем*.



В соответствии с двумя основными представлениями о структуре и функционировании экосистем (**организмизмом** и **непрерывностью**) различают две модели эволюции – эволюция экосистем как целостностей (параллельная) и сетчатая модель эволюции.



параллельная



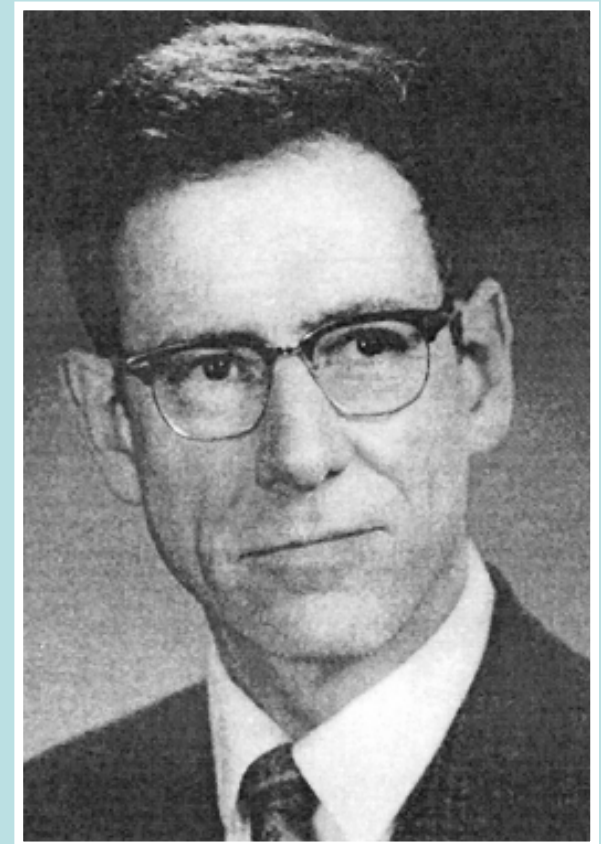
сетчатая

КОНЦЕПЦИЯ СЕТЧАТОЙ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВ Уиттекера

Современное представление об эволюции, как сеткообразном процессе, когда распределения видов вдоль градиента эволюционного времени также независимы и индивидуальны, как и распределения этих видов вдоль экологических или пространственных градиентов. В этом случае *коадаптировать* (коэволюционировать) могут только виды разных трофических уровней (хозяин–паразит, хищник–жертва). В ходе таким образом представленной эволюции происходит **дифференциация экологических ниш** и **плотная упаковка видов** сообщества в эти ниши.

Закономерности сетчатой эволюции сообществ описаны американским экологом **Робертом Уиттекером** в 70-х годах XX века и их можно выразить следующими основными принципами:

- **видовое разнообразие увеличивается при добавлении видов, отличающихся от других по нише и местообитанию;**



Роберт Уиттекер
Robert Harding Whittaker
(1920-1980)

- **адаптация** к окружающей среде проявляется в нескольких признаках структуры и функционирования сообщества (среда, по-видимому, создавала некоторые возможности для этих адаптаций, а они были по-разному реализованы отдельными комбинациями видов, которые эволюционировали в разных районах);
- **сообщества развиваются** в направлении формирования разных уровней устойчивости их структуры и функционирования, а виды – в направлении разнообразия типов функции популяции и различной степени стабильности популяции в одном и том же сообществе (эволюция выработала некоторые комбинации видов в климаксовых сообществах, приспособленные к самоподдержанию);

- **объединения** одних видов с другими в основном слабые и изменчивые; эволюция сообщества подобна сетке в том смысле, что в ходе эволюции виды различным образом комбинируются и рекомбинируются в сообществах;
- поскольку сообщества как целые не имеют центральной контрольной системы и не наследуют для себя генетической информации (отрицание организменных аналогий), их эволюция является, главным образом, **результатом эволюции видов**, входящих в их состав;

- у природных сообществ в процессе эволюции развился специфический тип организации (под этим **Уиттекер** понимает способы, с помощью которых сложная функциональная система поддерживается или более–менее гармонично изменяется в процессе роста.
«Аналогия между организмами и сообществами не оправдывается.
Сообщества – это живые системы, которые существенно отличаются от организмов, поскольку принципы эволюции сообществ иные и более ограничены по сравнению с законами эволюции организмов»; Уиттекер, 1980, с. 324-325).

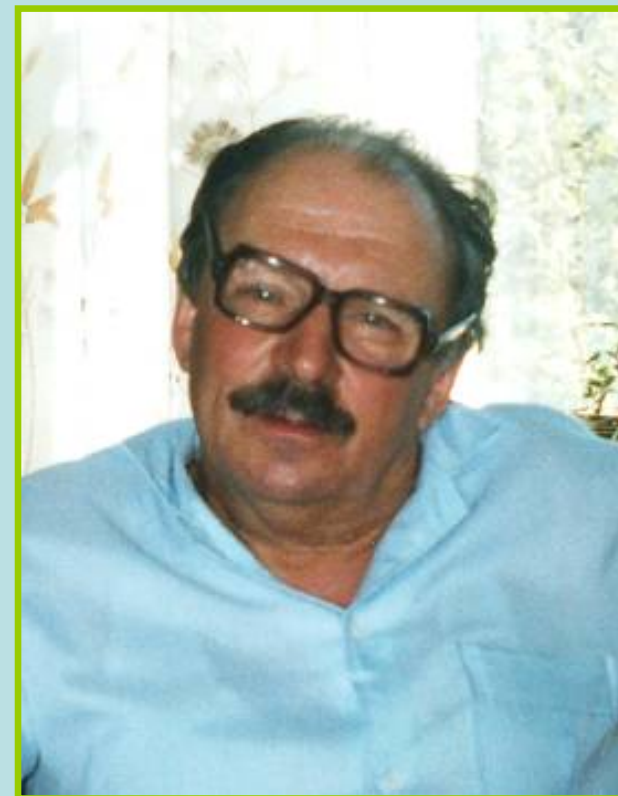
Эволюция может быть не только **природной** (изменения сообществ геологического масштаба времени – десятки тысяч и более лет), но и **антропогенной** (сотни и даже десятки лет – создание агроэкосистем, синантропизация и урбанизация экосистем).

Кроме того, Ю. Одум различает **аллогенную эволюцию** (под воздействием внешних сил – геологических, климатических изменений и пр.) и **автогенную эволюцию** (под воздействием внутренних процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы).

Интересную классификацию **антропогенной эволюции** предлагает Б.М. Миркин (1985, с. 74):

- **целенаправленная эволюция:**

- ❑ замена естественных сообществ на искусственные (например, создание искусственных травосмесей, которые по устойчивости и продуктивности не уступают или превосходят естественные кормовые угодья);
- ❑ интродукция видов и включение их в состав сообществ (классический пример – завоз кроликов в Австралию или сообщества с американской секвойей в Крыму);



Борис Михайлович
Миркин (г.р. 1937)

❑ конструирование новых типов искусственных сообществ (например, газон стадиона или рекультивация техногенных отвалов);

- **стихийная эволюция:**

❑ занос видов из других районов («Одно из крестоцветных России, *Bunias orientalis*, натурализовалось в Булонском лесу после вступления казаков в Париж в 1815 году...» Реклю, 1895, с. 56);



Свербига восточная
(*Bunias orientalis* L.)

- ❑ **уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет уничтожения части форм** (примеров этого явления *Homo sapiens* дал более чем достаточно, о чем свидетельствуют многочисленные «Красные книги»);
- ❑ **смещение границ природных зон вследствие хозяйственной деятельности человека** (классический пример – сведение лесов в Древней Греции и, как следствие, опустынивание);



Convallaria majalis L.

- ❑ **возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов сообществ** (например, развитие бедных видами пастбищных сообществ в результате перевыпаса и сокращения естественных кормовых угодий);
- ❑ **формирование новых сообществ на антропогенных субстратах вследствие их самозарастания** (антропогенная эволюция на техногенных отвалах – возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе в этих зонах).

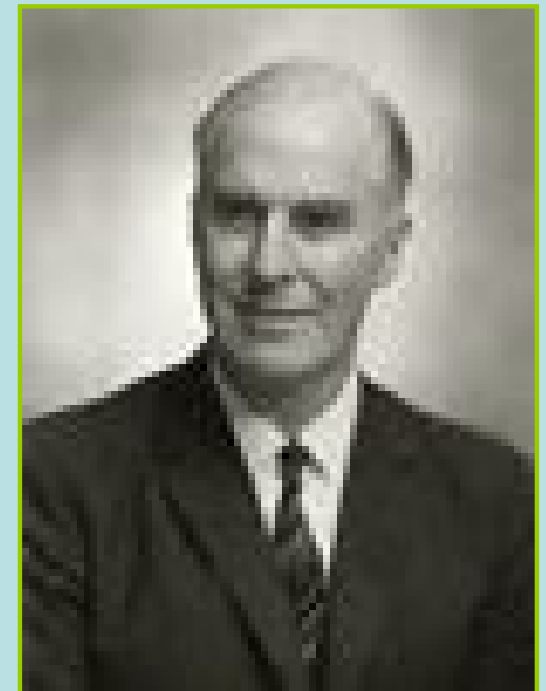


ГИПОТЕЗА ПИЩЕВОЙ КОРРЕЛЯЦИИ Уини-Эдвардса (коэволюции)

В ходе эволюции, как правило, сохраняются только те популяции, **скорость размножения которых скоррелирована с количеством пищевых ресурсов среды их обитания** (при этом скорость размножения должна быть ниже максимально возможной).

Гипотеза предложена английским зоологом (орнитологом)

В. Уини-Эдвардсом в 1962 г.

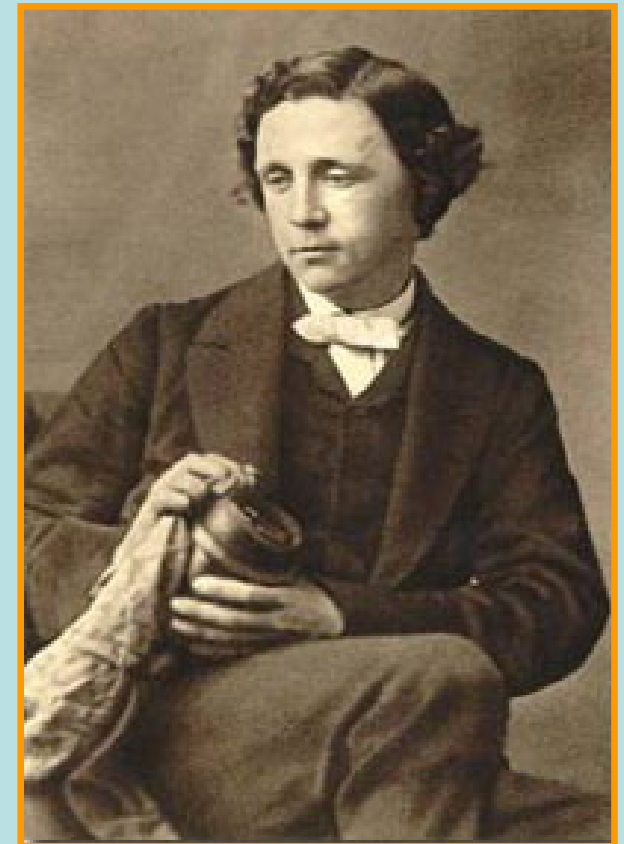


**Веро Уини-Эдвардс
Vero Copner Wynne-Edwards
(1906-1997)**

ГИПОТЕЗА КРАСНОЙ КОРОЛЕВЫ (The Red Queen; примат биотических факторов в эволюции)

Каждое эволюционное прогрессивное изменение любого вида в экосистеме связано с ухудшением окружающей среды для других видов. Поэтому, чтобы выжить, все виды должны эволюционировать вместе, быстро и непрерывно *(«бежать», чтобы оставаться на том же месте)*.

Название гипотезы связано со сказкой **Льюиса Кэрролла** "Алиса в Зазеркалье".

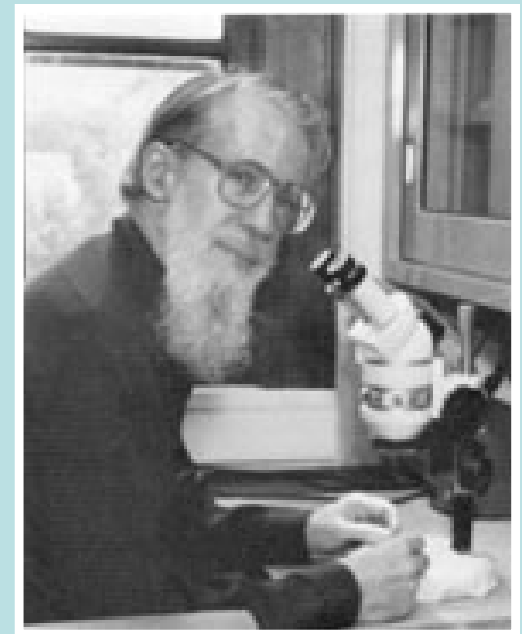


Льюис Кэрролл – Lewis Carroll
Charles Lutwidge Dodgson (1832-1898)

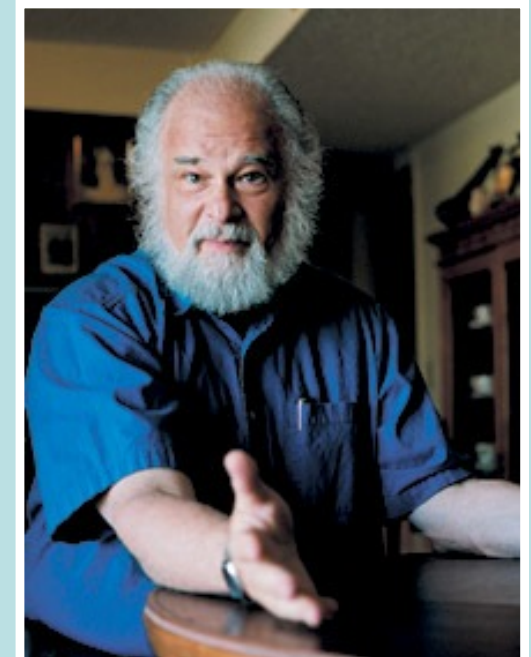
Гипотеза Красной Королевы

была выдвинута в 1973 г. в работах **Л. Ван Валена** и **М. Розенцвейга** и получила свое развитие в целом ряде специальных исследований.

Таким образом, «...в рамках гипотезы предполагается, что наиболее важным фактором среды для популяции являются другие популяции, так как все виды связаны тесной сетью взаимоотношений. Поэтому даже при неизменности климата и других физических факторов эволюция идет с постоянной скоростью» (Абросов, Боголюбов, 1988, с. 125).

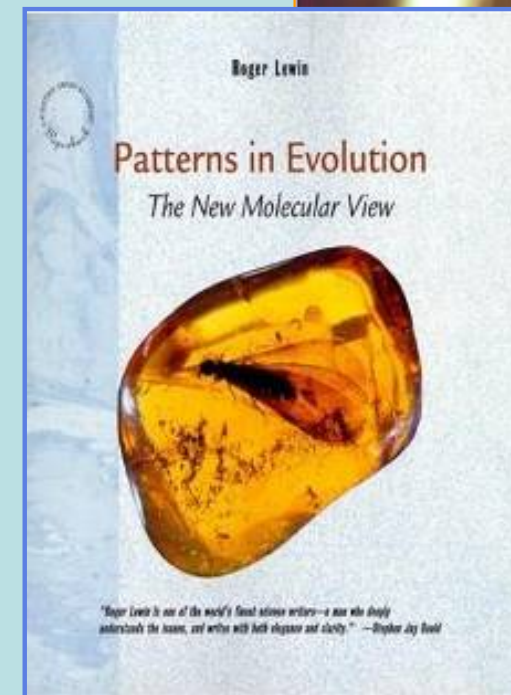


Ли Ван Вален
Leigh Van Valen (г.р. 1935)



Михаэль Розенцвейг
Michael L. Rosenzweig (г.р. 1938)

Гипотеза Красной Королевы предполагает, что «...для каждого вида существует адаптивный пик, к которому вид эволюционирует. Проблема состоит в том, что пик непрерывно отступает, потому что окружающая среда – биотическая окружающая среда – постоянно ухудшается...» (Lewin, 1985, p. 399).



Роджер Ливин
Roger Amos Lewin
(г.р. 1946)

И еще одна цитата:

«...и хотя **гипотеза Красной Королевы** во многом спорна, ей нельзя отказать в привлекательности, в блестящем выборе названия, в способности завоевывать сторонников и держать в боевой готовности противников» (Абросов, Боголюбов, 1988, с. 6).

Александр Григорьевич
Боголюбов (1954-2005)



Николай Сергеевич
Абросов (1947-1998)



ГИПОТЕЗА ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ СУКЦЕССИЕЙ Маргалефа

«...если замена одного генотипа на другой приводит к уменьшению *P/B*–коэффициента как для указанного вида, так и для всей экосистемы, или к соответствующему изменению любого другого индикаторного показателя, пригодного для всей экосистемы и связанного с принятой нами *концепцией сукцессии*, тогда замена эта будет, вероятно, успешной, поскольку новый генотип является локально приемлемым...



Рамон Маргалеф
Ramon López Margalef (1919-2004)

Это кажется смелым утверждением в том смысле, что *переносит естественный отбор на экосистемный уровень*... Виды развиваются благодаря естественному отбору, но кто именно будет отобран, определяется контекстом. И контекст этот изменяется в течение любого сукцессионного процесса, но тенденция к увеличению сложности не включена в концепцию естественного отбора в приложении к видам. Однако сложность, замедление круговорота и некоторые другие свойства в процессе сукцессии усиливаются – бóльшая система устанавливает постепенно сдвигающиеся рамки для действия естественного отбора видов...»
(Маргалеф, 1992, с. 187).

СТАЦИОНАРНАЯ ГИПОТЕЗА (примат абиотических факторов в эволюции)

Альтернативная *гипотезе Красной Королевы*, согласно которой при постоянстве факторов среды эволюция останавливается, но ее механизм снова «запустится», если изменятся внешние условия.



ПРИНЦИП ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОБРАТИМОСТИ

Экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате сукцессии, не может вернуться к первоначальному своему состоянию, если в ходе изменений произошли эволюционные (микроэволюционные) изменения в ее компонентах.

Иными словами, к такой экосистеме надо подходить как к новому природному образованию и не переносить на нее ранее выясненные закономерности.

МОДЕЛЬ ТОМА И ДЖЕРРИ Маргалефа

Представления о параллельном коэволюционном развитии системы с сопоставимым уровнем организации хищника и жертвы:

«...как хищник, так и жертвы оказываются включенными в эволюционный процесс, ведущий к увеличению размеров всех его участников...

Это эскалация экологической войны»



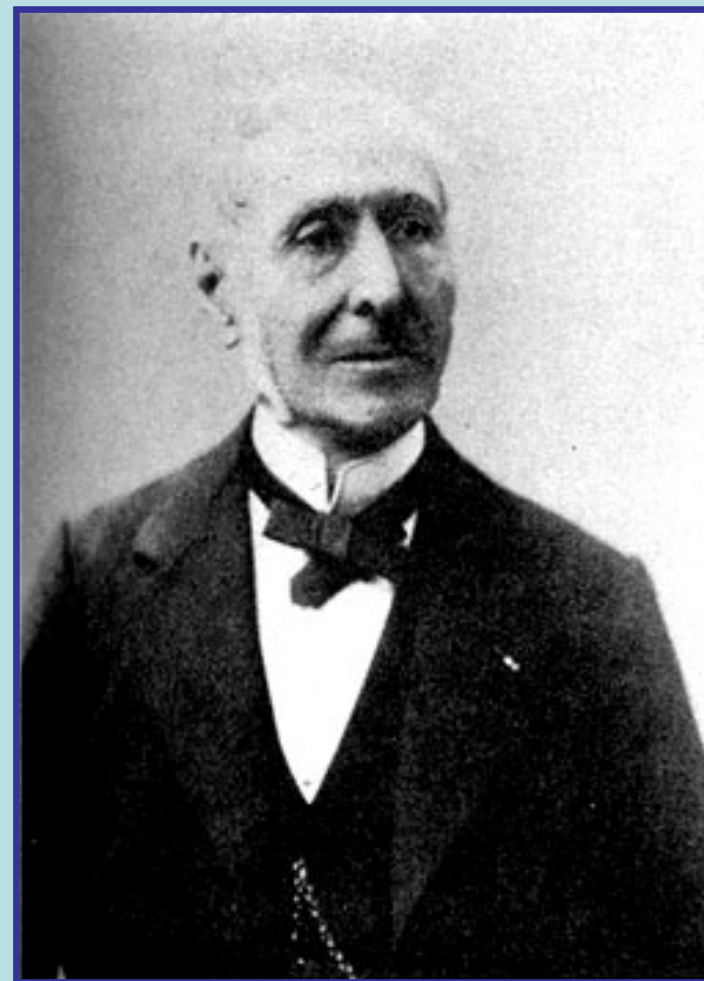
(Маргалеф, 1992,
с. 139).



ПРАВИЛО «AGE AND AREA»

Положение, высказанное еще **А. Де Кандолем** в 1855 г., обсуждавшееся **Ч. Дарвиным**, **Дж. Виллисом** и сравнительно недавно ставшее предметом рассмотрения в статьях **А.И. Кафанова** (1987) и **Ю.И. Чернова** (1988):

чем древнее таксон, тем, как правило, обширнее его ареал.



Альфонс Де Кандоль
Alphonse-Louis-Pierre-Pyramus
De Candolle (1806-1893)

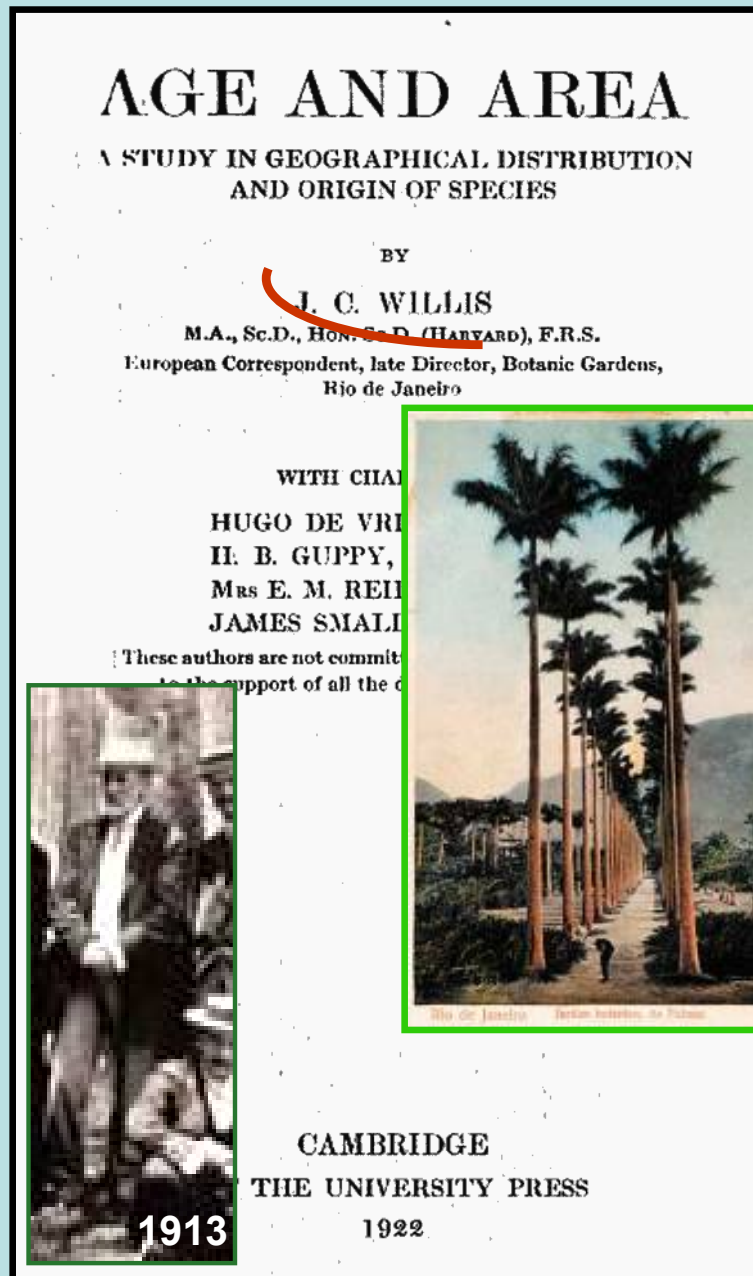
Чарльз Роберт Дарвин
Charles Robert Darwin (1809–1882)



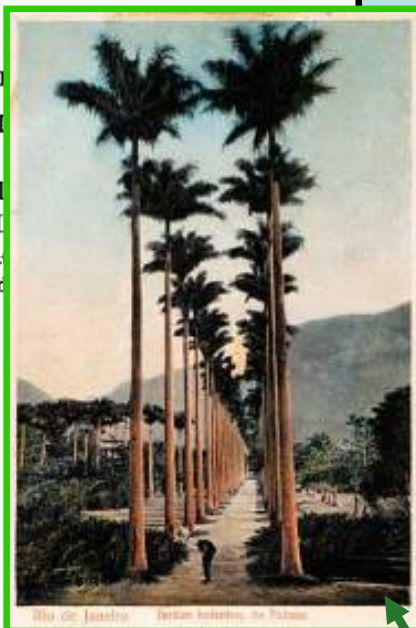
Александр Иванович
Кафанов (г.р. 1947)



Юрий Иванович Чернов
(г.р. 1934)

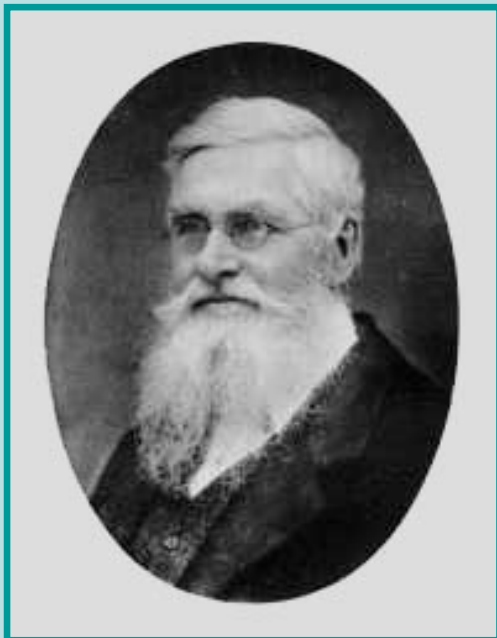


Джон Виллис [Уиллис]
John Christopher Willis (1868-1958)

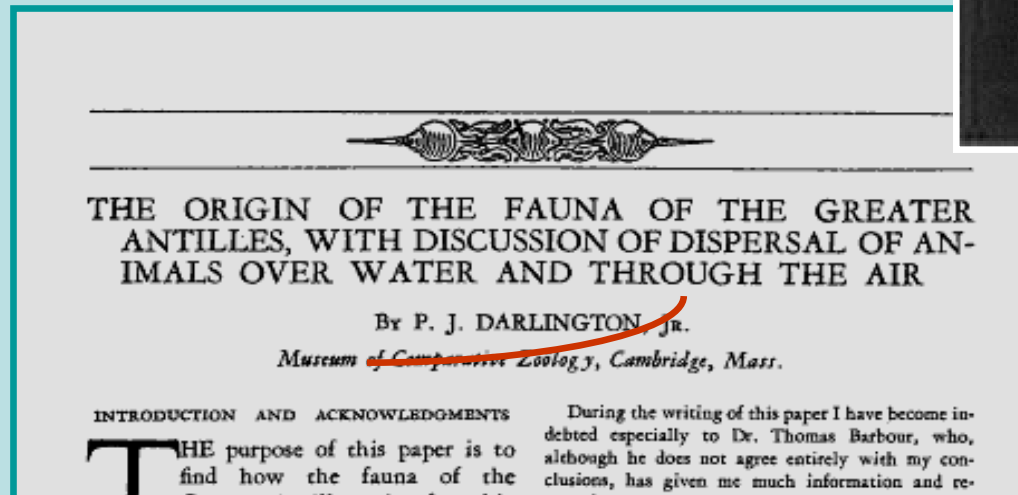


Ботанический сад
Рио-де-Жанейро

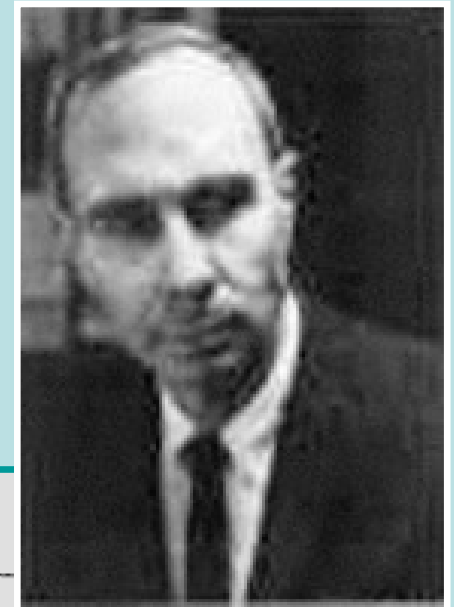
Фактически, в развитие этого правила могут использоваться еще два правила биогеографии – **правило оттеснения реликтов А. Уоллеса** и **правило тропического давления Ф. Дарлингтона** («оттеснение» архаичных примитивных форм более молодыми и продвинутыми).



Альфред Уоллес
Alfred Russel Wallace
(1823-1913)



Филипп Дарлингтон
Philip Jackson
Darlington, Jr. (1904-1983)



Gehringia olympica
Darlington 1933

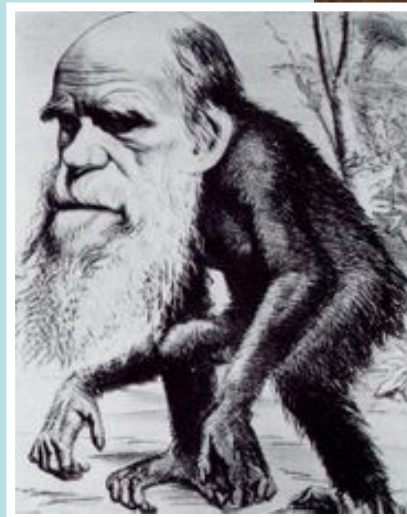
АКСИОМА НЕОБРАТИМОСТИ ЭВОЛЮЦИИ Дарвина – Долло

Эволюционные процессы необратимы; популяция не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду ее «предков».

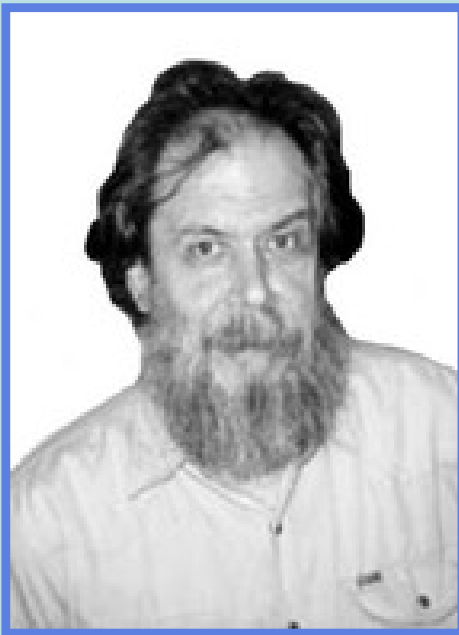
Закон сформулирован в 1893 г.
бельгийским палеонтологом **Л. Долло**.



Луи Долло
Louis Antoine Marie Joseph
Dollo (1857–1931)



Чарльз Роберт Дарвин
Charles Robert Darwin (1809–1882)



Владимир Васильевич
Жерихин (1945–2001)

Интересный список
общих закономерностей
для действительно
эволюционных
процессов в
геологическом масшта-
бе времени пред-
ложили **А.С. Раутиан**
и **В.В. Жерихин**
(1997, с. 37-43).



Александр Сергеевич
Раутиан (г.р. 1949)

1. Эволюция сообществ организмов складывается из длительных периодов их направленной самоорганизации и кратких (в геологическом масштабе времени) экологических кризисов, сопровождающихся деструкцией прежних сообществ (**перемежающееся равновесие**).

2. Применительно к сообществам справедливо важнейшее следствие кибернетического **принципа порогового реагирования У. Росс Эшби** – дискретность есть выражение устойчивости; экологические сообщества – открытые системы с механизмами поддержания устойчивости, основанными на процессах саморегуляции; в этих условиях простейший природный регуляторный механизм – **принцип «строптивости» Ле Шаталье – Брауна** – заменяется более усложненным механизмом – **принципом эволюции Пригожина – Онсагера – Гленсдорфа.**



Уильям Росс Эшби
William Ross Ashby
(1903-1972)

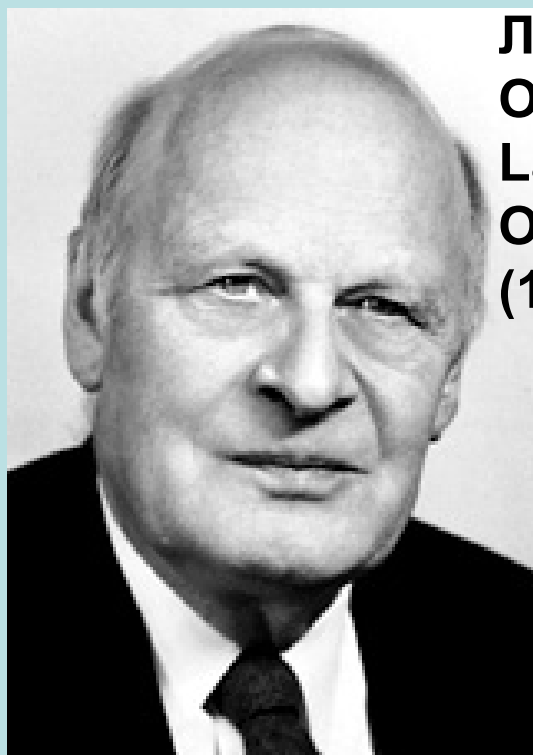


**Анри Луи
Ле Шаталье
Henri Louis
Le Chatelier
(1850-1936)**

**Карл Фердинанд Браун
Karl Ferdinand Braun
(1850-1918)**



**Илья
Романович
Пригожин
Ilya
Prigogine
(1917-2003)**



**Ларс
Онсагер
Lars
Onsager
(1903-1976)**



**Пауль Гленсдорф
Paul Glansdorff**

3. **Филоценогенез прерывисто непрерывен.**
4. В основе всех типов саморегуляции лежит кибернетический **принцип отрицательной обратной связи**, который пригоден для балансовых соотношений в моделях функционирования экосистем и не подходит для описания эволюции сообществ.
5. Эволюция сообществ и биосферы в целом начинается тогда, когда мощности отрицательных обратных связей оказывается недостаточно для погашения эффектов внешних воздействий и/или внутренних возмущений.

6. Явления резонанса всегда являются выражением **положительных обратных связей**, возникающих в эволюционирующем сообществе

[следствие: исследователь должен вскрывать не только внешние (отрицательные связи), но и понять внутренние причины (положительные связи) наблюдаемых эффектов потери устойчивости живых систем].

7. Резонансные эффекты саморазрушения экологических сообществ ведут в эпохи экологических кризисов к массовому вымиранию организмов (в первую очередь, наиболее специализированных форм, участвующих в выполнении наиболее уникальных функций в глобальных геохимических круговоротах, что делает их замену крайне сложной или даже невозможной задачей).

8. Резонансные эффекты, разрушая структуру сообществ в эпоху экологического кризиса, ослабляют биоценотические ограничения филогенеза и вызывают смену доминирующих групп организмов [в соответствии с **гипотезой константности** и с антропоцентрических позиций будет идти процесс **синантропизации**].
9. Темп эволюционной адаптации человека как биологического вида к новым, им же вызванным условиям жизни, не поспевает за темпом перемен в окружающей его природной среде, что ведет к распаду нашей собственной адаптивной нормы и, как следствие, экспоненциальному росту затрат на реабилитацию окружающей среды и поддержку здоровья населения.

10. Наконец, палеонтологическая реконструкция эволюционных процессов свидетельствует о том, что **хотя экологические кризисы и кратки** (в геологическом масштабе времени), **последующие процессы релаксации продолжительны даже по геологическим меркам.**

Естественно, что закономерность **№ 10** в сочетании с эффектами положительных обратных связей (**№ 6-8**) явно не устраивают *Homo sapiens*.

«Единственно реалистическая стратегия – вращение хозяйственной деятельности человека в исторически сложившуюся биосферу» (Раутиан, Жерихин, 1996, с. 43).

Завершая этот раздел, приведем слова С.С. Шварца (1969, с. 13):

*«Закономерности, отражающие зависимость между динамикой структуры популяций и преобразованием их генетического состава, мы рассматриваем в качестве **важнейшего фактора эволюционного процесса**. Изучение этих закономерностей – одна из важнейших задач эволюционной экологии».*



**Станислав Семенович
Шварц (1919–1976)**



Благодарю за внимание ...