

УДК 573.22: 519.6

РАЗДЕЛЕНИЕ НИШ – УСЛОВИЕ ИЛИ СЛЕДСТВИЕ НАБЛЮДАЕМОГО ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ? ОПТИМИЗАЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ

© 2012 г. Е. Н. Букварева¹, Г. М. Алещенко²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
E-mail: bukvarева@mail.ru

Рассмотрены процессы оптимизации разнообразия на популяционном и ценотическом уровнях. На основании принципа оптимального разнообразия предложена схема совместной работы различных механизмов формирования видовой структуры сообществ. Показано, во-первых, что число видов и ширина их ниш определяются прежде всего процессами оптимизации разнообразия в соответствии с объемом доступного ресурса и степенью стабильности среды; во-вторых, что в ходе формирования видового состава происходит модификация этих показателей другими механизмами в зависимости от соотношения показателей “богатства” и стабильности среды.

Ключевые слова: экологические ниши, “нейтральная теория”, принцип оптимального разнообразия, механизмы формирования видовой структуры сообществ, абиотические фильтры, компенсаторная динамика видов, принцип сосуществования, принцип конкурентного исключения.

Выявление механизмов, формирующих видовое разнообразие и структуру сообществ, традиционно представляет собой одно из основных направлений экологических исследований. Сегодня, с учетом ключевой роли биоразнообразия в обеспечении жизненно важных для человека экосистемных функций, оно приобретает особую важность [14–16].

Основной концепцией, объясняющей механизмы формирования сообществ, является теория экологических ниш¹. На протяжении десятилетий она оставалась одной из центральных тем экологических исследований, хотя в последнее время наметилось некоторое снижение интереса к этой тематике [33] вместе с ростом популярности так называемой “нейтральной теории”. Еще один возможный тип механизмов формирования структуры сообществ – оптимизация видового и внутривидового разнообразия [3]. Задача данной публикации – про-

анализировать возможные соотношения этих путей формирования структуры экологических сообществ.

ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ И РАЗДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ

Представление о том, что виды, использующие одни и те же ресурсы и нуждающиеся в одинаковых условиях, не могут обитать вместе, существует уже более 100 лет [67]. После работ В. Вольтерры и Г.Ф. Гаузе в 1920–30 гг. оно стало одним из центральных положений экологии сообществ. В. Вольтерра, исследуя систему уравнений, описывающих конкуренцию двух видов за один ресурс, показал, что среди ее решений имеются “точки равновесия”, в которых они могут сосуществовать, но эти решения не являются устойчивыми и реализация таких состояний маловероятна. На основании этого был сделан вывод, что при конкуренции нескольких видов за один ресурс, скорее всего, будет выживать только один из них. Возможность полного вытеснения одного вида другим продемонстрировал Г.Ф. Гаузе в лабора-

¹ Понятие экологической ниши может иметь различные смысловые оттенки (см., например, [17, 20]). Мы рассматриваем только реализованные ниши, и для наших исследований на данном этапе вполне подходит представление о нише как диапазоне условий, в которых существует и воспроизводится популяция.

торных опытах с инфузориями. Представление о том, что виды с одинаковыми потребностями, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать, стало восприниматься как одно из основных экологических правил и получило название “принципа конкурентного исключения” или “принципа Гаузе (Вольтерры-Гаузе)”². Уже в самой формулировке этого принципа заключается основной механизм, позволяющий избежать его действия – это различный характер использования видами ресурсов, т.е. разделение их экологических ниш. При существовании видов в разных нишах выполняется условие, вытекающее из модели Вольтерры – сосуществование конкурентов возможно, если внутривидовая конкуренция сильнее межвидовой, т.е. каждая популяция должна подавлять свой собственный рост больше, чем она подавляет рост своего конкурента.

Исследованиям конкуренции было посвящено большое число экспериментов и наблюдений в природе. Можно выделить следующие основные группы таких работ.

– Опыты по выявлению динамики конкурирующих видов простейших, животных и растений в лабораторных микрокосмах и посевах. Эти эксперименты показывают большое разнообразие исходов взаимодействия видов – в одних случаях принцип конкурентного исключения подтверждается, в других же, даже очень похожих на опыты самого Г.Ф. Гаузе, конкурентного исключения не происходит и разные виды сосуществуют на одном ресурсе [42].

– Демонстрации взаимного угнетения видов-конкурентов, когда при удалении одного вида численность, плодовитость или биомасса другого становятся больше, и наоборот, в присутствии конкурента эти показатели снижаются. При этом интересно, что эксперименты в садках или клетках показывают больший конкурентный эффект, чем в открытых условиях [48].

– Демонстрации различия по разнообразным параметрам видовых ниш в природе и экспериментах. Эти работы охватывают организмы из обширного спектра таксономических групп, но особенно важны среди них исследования растительных сообществ [71, 73], так как видовое разнообразие растений во многом определяет разнообразие животных.

– Демонстрации изменения ширины и положения реализованных ниш видов в присутствии

и отсутствии конкурентов. Эти работы показывают, что при совместном обитании в природе или выращивании в эксперименте ниши видов расходятся сильнее, чем при одиночном существовании видов (одновременно с расхождением ниш часто наблюдается смещение видовых признаков), или демонстрируют, что при отсутствии конкурента наблюдается расширение экологической ниши (явление “освобождения от конкуренции” или “экологического освобождения”). Например, в одной из последних работ на примере 50 пар родственных видов хищных млекопитающих показано, что у пар видов, ареалы которых сильно перекрываются, морфологические различия зубов больше, чем у тех, которые живут порознь [40].

– Исследования динамики численности экологически сходных видов в природе, когда противofазные колебания численности (компенсаторная динамика) трактуются как результат действия конкуренции между ними, а синхронные колебания – как отсутствие существенной конкуренции. По данным одного из последних обзоров работ по этой теме [55], чаще наблюдается синхронная динамика разных видов, что авторы обзора считают свидетельством того, что конкуренция оказывает на сообщества более слабое влияние, чем другие факторы, например условия абиотической среды. Однако свидетельств компенсаторной динамики видов в сообществах также имеется немало [45].

– Анализ пространственного распределения и относительного обилия видов внутри сообщества. Отличие полученных данных от случайного распределения трактуется как результат действия конкуренции, расхождения по нишам и других детерминистических механизмов (см., например, [61]). Распределения, сходные со случайными, оцениваются как результат преобладания случайных (“нейтральных”) механизмов (например, [79]). Однако в последние годы было показано, что модели, основанные на разделении ниш, и модели, основанные на случайных процессах расселения видов, могут выдавать очень похожие распределения (см. ниже).

– Анализ частоты совместного обитания видов – потенциальных конкурентов. В одной из последних работ (анализ 96 серий данных о встречаемости видов из разных таксономических групп в масштабах от 0.25 м² до крупных океанических островов) показано, что совместная встречаемость видов меньше, чем следует ожидать при их случайном распределении. Можно сделать вывод, что это является результатом действия кон-

² Различные формулировки этого принципа приведены в статье [67].

курении между видами, однако, как отмечают сами авторы, множество других факторов может быть причиной такого распределения, например, историческая изоляция их ареалов [46].

Таким образом, исследования природных сообществ и эксперименты подтверждают, что конкуренция и разделение экологических ниш действительно существуют, причем примеры конкуренции имеются не только между близкими видами, но и между далекими друг от друга таксонами и даже между представителями различных царств природы, например, между росянками и пауками [59].

Но можно ли считать эти факты доказательством действия принципа конкурентного исключения и невозможности сосуществования видов в одной экологической нише? Принцип конкурентного исключения и представление о разделении ниш, как о необходимом условии сосуществования видов, оказались гипотезами, которые практически невозможно ни опровергнуть, ни доказать [2, 8, 17]. С одной стороны, само по себе обнаружение дифференциации ниш между сосуществующими видами не является доказательством того, что эти различия необходимы или достаточны для их долговременного сосуществования. С другой стороны, отсутствие разделения ниш в природе невозможно доказать, так как даже в том случае, когда различия ниш не выявлены, всегда можно утверждать, что они все же имеются по неучтенным в исследовании параметрам. В целом получается логически порочный круг: описание разных видов производится на основании различий между ними, а из того факта, что виды различаются, делается вывод о том, что эти различия – необходимое условие для их сосуществования.

КОНКУРЕНТНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ – ПРАВИЛО ИЛИ ИСКЛЮЧЕНИЕ ИЗ ПРАВИЛ?

Принцип конкурентного исключения противоречит наблюдаемому многообразию живой природы. В наиболее яркой форме этот вопрос поставил Хатчинсон на примере планктонного сообщества [58], где в поверхностном слое воды живут вместе десятки видов микроскопических водорослей и цианобактерий, конкурирующих за крайне ограниченный набор ресурсов – свет, несколько элементов минерального питания и углекислый газ. Тот же вопрос был поставлен и в отношении огромного разнообразия тропических

лесов³ и коралловых рифов [39]. Описание многочисленных случаев сосуществования в одном местообитании видов со сходными потребностями привело к формированию в начале 1980-х годов представления о том, что принцип конкурентного вытеснения видов – это не правило, а, скорее, исключение из правил. Вместо него в природе действует “принцип сосуществования”. Причем последний является эмпирическим обобщением многочисленных наблюдений, в то время как принцип конкурентного исключения – теоретическое следствие простой математической модели и лабораторных экспериментов, условия которых далеки от того, что реально происходит в природе [10, 44].

Исследования последних лет подтверждают возможность широкого перекрытия ниш разных видов. Так, для тропических и листопадных лесов было показано, что у разных видов деревьев внутривидовая изменчивость выше межвидовой [38, 57]. Например, на юго-востоке США средние значения скорости роста деревьев разных видов примерно одинаково реагировали на межгодовые изменения влажности, причем у каждого вида выявлена очень большая вариабельность реакций отдельных деревьев, намного превышающая средние различия между видами. Практически полное перекрытие ниш обнаружено у травяной и остромордой лягушек в разных частях их ареала [19]. Широкое перекрытие ниш выявлено и для инвазивных видов. Например, среди элодей, проникших в Европу, есть два вида с очень сходными экологическими требованиями и широким перекрытием ниш в течение вегетационного периода [53].

Особый интерес представляют так называемые “виды-двойники”⁴, выявление которых быстро росло последние 20 лет благодаря распространению методов геносистематики. Они обнаружены в различных таксонах животных и в разных географических регионах – от полюсов до экватора [28, 70]. Описаны случаи, когда после выявления “видов-двойников” прежний вид-генералист окказывался комплексом из нескольких новых видов-специалистов. Прежде всего, это касается случаев специализации растительноядных насекомых на разных видах растений [29, 50, 76] и специализации насекомых-паразитов на личинках разных видов насекомых [60, 74], т.е. определяется видовым разнообразием хозяев. Однако во

³ На одном гектаре влажного тропического леса могут расти сотни видов деревьев.

⁴ Виды, практически не различимые морфологически, которые ранее считались одним видом, но позднейшие исследования показали, что это разные виды.

многих случаях после описания “видов-двойников” удается выявить лишь незначительные экологические различия между ними (см., например, [13]). Описаны также практически идентичные в экологическом плане “виды-двойники”, например, осы, опыляющие один вид инжира [66].

ПОИСК МЕХАНИЗМОВ, НЕЙТРАЛИЗУЮЩИХ КОНКУРЕНТНОЕ ИСКЛЮЧЕНИЕ

Поиски механизмов, которые бы позволяли “обойти” принцип конкурентного исключения и сосуществовать видам в природе, сформировали обширную область исследований, включающую эксперименты, наблюдения в природе и математическое моделирование. Предложено более сотни механизмов и несколько вариантов их классификации [24, 30, 36, 67, 80, 81]. Многообразие механизмов, позволяющих избегать конкурентного исключения, можно представить в виде схемы на рис. 1 (на основании классификации П. Чессона).

Наиболее радикальным “путем обхода” принципа конкурентного исключения можно считать “нейтральную теорию”. Накопление данных о возможности сосуществования экологически близких видов привело к мысли, что виды могут сосуществовать не в силу *различий*, а в силу *сходства* своих характеристик. Как отмечает Гиляров [9], эту идею высказывали Л.Г. Раменский и Г. Глисон еще в 1920-е гг. А.М. Гиляров тоже предположил, что исследованные им два близких вида дафний, живущих в одном озере, сосуществуют именно в силу сходства их экологических характеристик – было показано, что их сезонная динамика плодовитости и численности практически идентична, т.е. контролируется одними и теми же факторами [7]. В начале 2000-х гг. Белл и Хаббелл [25, 26, 56] независимо друг от друга предложили нейтральную теорию⁵, которая бурно развивалась последние 10 лет и была наиболее часто моделируемой и тестируемой в природе концепцией [37, 41, 43], хотя многие специалисты выступают против нее [37].

Нейтральная теория рассматривает локальное сообщество как часть окружающего мета-сообщества, из которого в него постоянно мигрируют виды – по аналогии с концепцией равновесия в теории островной биогеографии МакАртура-Вильсона. В локальном сообществе имеется не-

которое постоянное число мест, которые могут быть заняты особями разных видов. Все особи независимо от их видовой принадлежности имеют равные шансы на выживание в каждой точке пространства (это свойство называется “нейтральностью” или “функциональной эквивалентностью” видов). Структура локального сообщества формируется как результат баланса скоростей смертности, рождаемости, миграции и видообразования, свойственных разным видам. Видовой состав при этом может меняться – происходит случайный процесс замещения видов (так называемый “экологический дрейф”). В нейтральных моделях имеется сильная конкуренция между особями за места в сообществе, но исход этой конкуренции не зависит от видовых характеристик.

Многие экологи считают, что функциональная эквивалентность видов в нейтральных моделях противоречит основным экологическим представлениям [34, 43], но Хаббелл [57] подчеркивает, что это положение следует понимать широко – не как идентичность свойств видов, а как равные шансы на успех у видов с разными экологическими характеристиками в результате разнонаправленного отбора в многовидовых сообществах. Модели подтверждают, что виды с сильно различающимися характеристиками могут достигать экологической эквивалентности в игре с нулевой суммой [41].

Основным методом проверки нейтральной теории в природе является анализ соответствия между данными о природных сообществах и предсказанными нейтральными моделями пространственными распределениями и относительным обилием видов. Для некоторых сообществ нейтральная теория объясняет распределения обилия видов лучше, чем нишевая [27, 54, 79], для других – хуже [64]. Однако, как показывают последние модели, характер распределений не может однозначно указывать на характер механизмов, так как сходные распределения видовой разнообразия получаются и в нейтральных, и в нишевых моделях [23, 30, 35]. В природе тоже зафиксированы случаи, когда при очевидном расхождении видов по нишам распределение их относительного обилия совпадает с предсказаниями нейтральной теории [49].

КОНТИНУУМ УСЛОВИЙ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ ВИДОВ

На самом деле нишевая и нейтральная теории не противоречат друг другу. Модели конкуренции на основе уравнений Лотки-Вольтерры показыва-

⁵ Очерк истории развития нейтральной теории можно найти в работе [34].

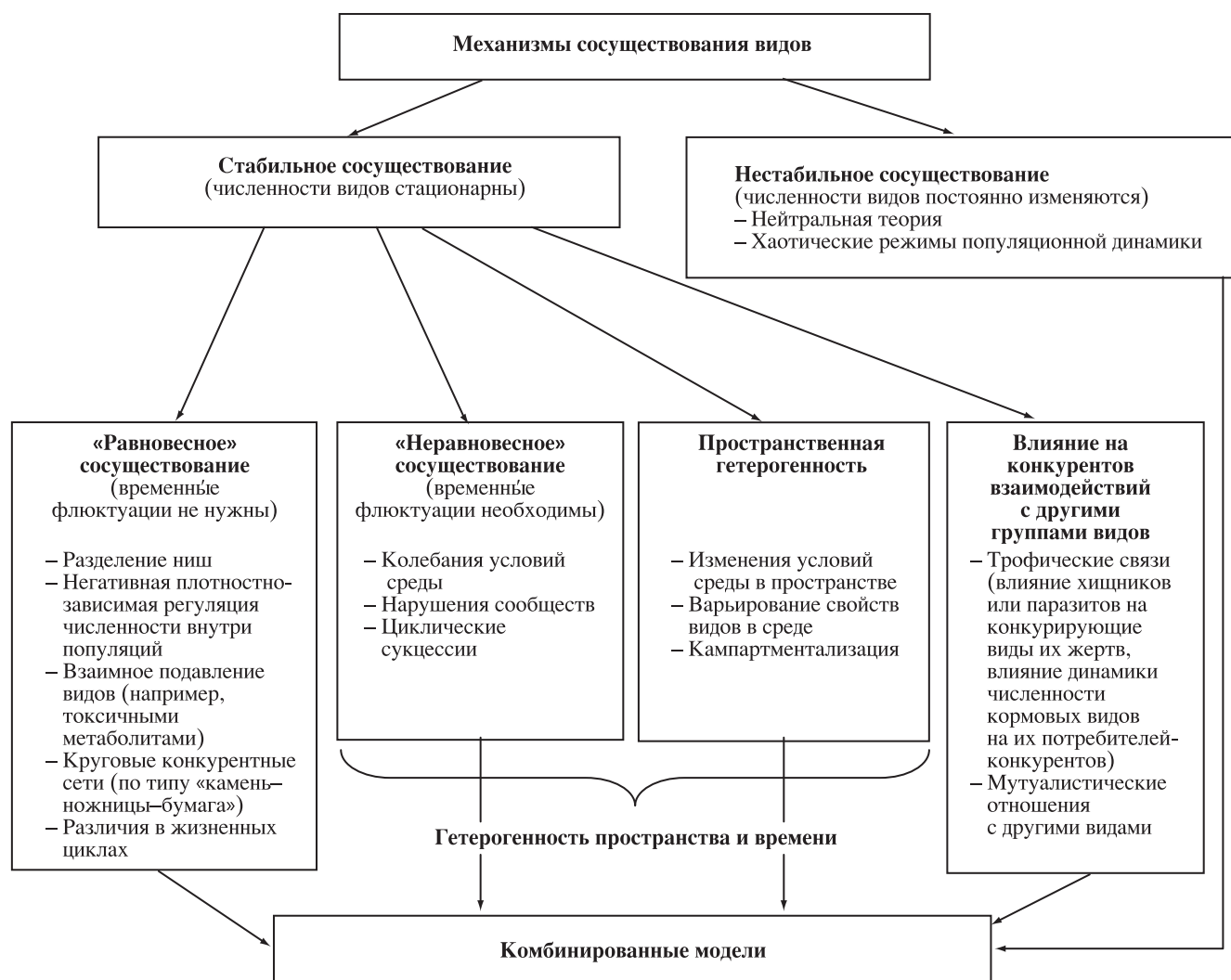


Рис. 1. Группы основных механизмов, позволяющих нейтрализовать действие принципа конкурентного исключения.

ют, что сосуществование видов может быть результатом как различий между видами, так и их сходства. Исследуя эти возможности, Чессон [36] выделил два основных типа механизмов сосуществования видов:

- выравнивающие (нейтральные) механизмы, минимизирующие различия между приспособленностями видов;
- стабилизирующие (нишевые) механизмы, усиливающие внутривидовую конкуренцию по мере роста доминирования любого вида, что ведет к снижению скорости его роста.

В одиночку ни выравнивающие, ни стабилизирующие механизмы не могут обеспечить устойчивое сосуществование видов. Оно наиболее вероятно при их определенных комбинациях [23, 36]. В реальности, скорее всего, действуют и те, и другие механизмы [23, 47, 52], что подтверждает-

ся эмпирическими тестами [54], т.е. имеется континуум условий, где между крайними вариантами находятся различные сочетания выравнивания и стабилизации. В зависимости от преобладания тех или иных механизмов исследователи выделяют два типа сообществ: а) сформированные прежде всего механизмами разделения ниш; б) сформированные механизмами расселения организмов [10]. Тяготение сообщества к тому или иному типу определяется особенностями видов, условиями среды, стадией развития сообщества. Интересно, что поскольку устоявшихся подходов к оценке значимости нейтральных и нишевых механизмов пока нет, интерпретации действия сходных факторов разными исследователями иногда могут быть противоположными. Например, Шереметьев и Гамалей [21] на основании того, что в аридных условиях сообщества растений состоят из стрессоустойчивых видов со сходным водным

режимом, делают вывод, что их видовой состав определяется прежде всего экотопическим отбором, не связанным с конкуренцией. В зонах с более влажными условиями экотопический отбор ослабевает, а конкурентные отношения усиливаются – происходит расхождение видов по нишам. Поэтому здесь сообщества представлены видами с разными характеристиками водного обмена. Противоположным образом интерпретируется действие фактора неблагоприятной среды в работе [31] при сравнении видовой разнообразия пресноводных прудов. Периодическое пересыхание прудов, по оценке [31], создает экологический “фильтр”, преодолеть который могут лишь немногие виды, способные выживать в таких условиях. Поэтому в пересыхающих прудах обнаруживается сходный набор видов, что автор [31] интерпретирует как действие детерминистических (нишевых) механизмов. По мере улучшения условий возрастает вероятность случайной колонизации прудов разными видами. В результате возникают множественные варианты видовой структуры сообществ, сообщества разных прудов существенно различаются по видовому составу (высокое бета-разнообразие). Это автор интерпретирует как указание на преобладание случайных (нейтральных) механизмов в формировании сообществ [32].

В качестве одного из подходов, объединяющего нейтральные и нишевые механизмы, стоит упомянуть “концепцию возникающих групп” [52], предполагающую, что в сообществе имеются группы видов, которые достаточно экологически близки для нейтрального поведения, имеют сходные функциональные ниши и конвергентные экологические стратегии⁶. Внутри таких групп работают прежде всего нейтральные механизмы, между группами – нишевые. Интересно, что в одной из моделей конкурирующих видов с нишами, расположенными на одной оси, вопреки ожиданию авторов, виды распределялись не равномерно, а именно группами, причем, чем больше была ширина ниш видов внутри групп, тем больше было расстояние между группами [72].

ПРИНЦИП ОПТИМАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ – ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ

Таким образом, сегодня имеется немало эмпирических данных как о действии конкуренции и разделении ниш, так и о широком перекрывании

ниш и даже о сосуществовании видов практически в одной нише. Предложен обширный набор механизмов, обеспечивающих реализацию этих состояний. Но вопрос, почему видов именно столько, сколько наблюдается в природных сообществах, остается открытым.

Нишевые механизмы определяют число видов как результат “упаковки” видовых ниш в сообществе. “Правило лимитирующего сходства” пытается ответить на вопрос, какова максимальная степень перекрывания ниш, которая позволяет видам сосуществовать, деля одномерный ресурс. 40 лет назад для модификаций модели Лотки-Вольтерры было показано, что вероятность сосуществования видов достаточно велика, если средние значения функций потребляемых ими ресурсов различаются не меньше, чем на величину стандартного отклонения этих функций [63]. Другая формулировка говорит о том, что чем сильнее перекрываются ниши видов, тем меньше диапазон условий, в которых они могут сосуществовать [62]. С тех пор это правило принципиально не изменилось, несмотря на разработку все более изощренных моделей [72]. “Правило разнообразия лимитирующих факторов” рассматривает разделение видами многомерного нишевого пространства. Самый простой вариант сосуществования видов – использование ими разных ресурсов, когда ниши не перекрываются. В более сложном случае все виды используют один и тот же набор ресурсов, но лимитирующими для разных видов оказываются разные ресурсы. Каждый вид ограничен своим ресурсом, т.е. менее эффективен при низкой концентрации того ресурса, которого ему нужно больше всех, чтобы увеличивать численность [69], или каждый вид в большей степени потребляет тот ресурс, который больше ограничивает его собственный рост [78]. В соответствии с этим правилом, принцип конкурентного исключения в одной из формулировок гласит, что число видов, неограниченно долго сосуществующих с постоянными численностями в гомогенном неменяющемся местообитании, не может превышать числа плотнозависимых факторов, лимитирующих развитие их популяций [10].

Нейтральные механизмы объясняют число видов в сообществе как результат баланса скоростей миграции, рождаемости и смертности разных видов. В некоторых моделях учитываются также скорости видообразования и вымирания видов.

Однако все эти объяснения отвечают на заданный вопрос лишь частично. Нишевые механиз-

⁶ Автор подчеркивает, что выделяемые группы не тождественны понятиям гильдий и функциональных групп видов.

мы не могут объяснить сосуществование видов с сильно перекрывающимися нишами и экологических “двойников”. Правило разнообразия лимитирующих факторов не решает проблему, а лишь переводит ее в другой вопрос – откуда берется разнообразие ограничивающих факторов, будь то разнообразие ресурсов, хищников или абиотических факторов. Более того, вычленение отдельных факторов производится относительно характеристик видов, т.е., сказав, что данные виды контролируются разными факторами, мы лишь утверждаем, что характеристики данных видов таковы, что виды независимо реагируют на изменение этих факторов. Многочисленные модели, исследующие механизмы, нейтрализующие конкурентное исключение, доказывают, что виды с определенными характеристиками могут сосуществовать, но не отвечают на вопрос, почему характеристики видов именно таковы, что позволяют сосуществовать вместе наблюдаемому числу видов. К тому же подавляющее большинство моделей, рассматривающих динамику видов в сообществах, пытается решить этот вопрос на уровне отдельных видов, пусть и взаимодействующих. Сообщество как самостоятельная система с собственными закономерностями развития при этом рассматривается редко.

Подход, интегрирующий процессы на популяционном и ценоотическом уровне, в этой ситуации мог бы принести пользу. Таким дополнительным подходом может служить принцип оптимального разнообразия биосистем [3], в соответствии с которым оптимальные значения разнообразия возникают на популяционном и ценоотическом уровнях в ходе их взаимодействия. На популяционном уровне показателем разнообразия является ширина фенотипического распределения в популяции, которое в отношении экологически значимых признаков можно интерпретировать как показатель ширины экологической ниши популяции. Разнообразие на ценоотическом уровне соответствует числу видов в сообществе.

Для проверки действия принципа оптимального разнообразия нами были разработаны две версии модели – одна из них не учитывает явления разделения ниш, вторая – позволяет видам располагаться в разных частях диапазона доступного ресурса, что можно интерпретировать как расхождение их ниш.

Краткое описание первой модели таково (более подробно см. [1]). Среда характеризуется интенсивностью потока ресурса и степенью стабильности. В каждый момент времени реализуется

некоторое значение параметра среды, который можно интерпретировать как характеристику какого-либо наиболее важного ресурса (например, размер добычи) или как некий фактор среды, обеспечивающий его потребление (например, температуру). Ширина распределения реализующихся значений определяет степень стабильности поступления ресурса (степень стабильности среды). Динамика численности популяции формируется логистическим законом, который определяется значениями постоянного коэффициента смертности, максимальной скорости роста численности популяции и максимально возможной численности популяции. Популяция состоит из особей различных фенотипов. Фенотипический признак – способность размножаться при реализации различных значений параметра среды. В каждый момент времени размножается группа фенотипов вокруг реализованного значения среды, каждый из них воспроизводит вокруг себя группу потомков. В ходе эксперимента популяция либо вымирает, либо выходит на стационарный режим с определенными значениями численности и общего фенотипического разнообразия. Модельное сообщество состоит из популяций, которые делят один и тот же ресурс (сообщество одного трофического уровня). В данной модели принимается, что все популяции одинаковы по своим параметрам, т.е. явления доминирования и разделения ниш не рассматриваются. На двух иерархических уровнях решается оптимизационная задача. Оптимизируемым параметром на уровне популяций является фенотипическое разнообразие, на уровне сообщества – число популяций (т.е. видов). Критерий оптимальности на обоих уровнях – эффективность использования ресурса биосистемами.

Во второй модели среда также представлена градиентом параметра ресурса. Ось ресурса образует кольцо, чтобы избежать краевых эффектов. В каждый момент времени в несколько точек на оси поступает ресурс. Точки поступления ресурса выбираются на каждом шаге моделирования случайным образом (рис. 2). Степень стабильности среды определяется числом точек, в которые поступает ресурс на каждом шаге – чем в большее число точек поступает ресурс, тем более стабильна среда. В этой среде существует несколько видов, каждый из которых состоит из различных фенотипов. Как и в первой модели, фенотипический признак – способность размножаться при реализации данного значения параметра ресурса. Механизмы смертности, размножения и распространения фенотипов в соседние ячейки сходны с таковыми в первой модели. Изначально на оси

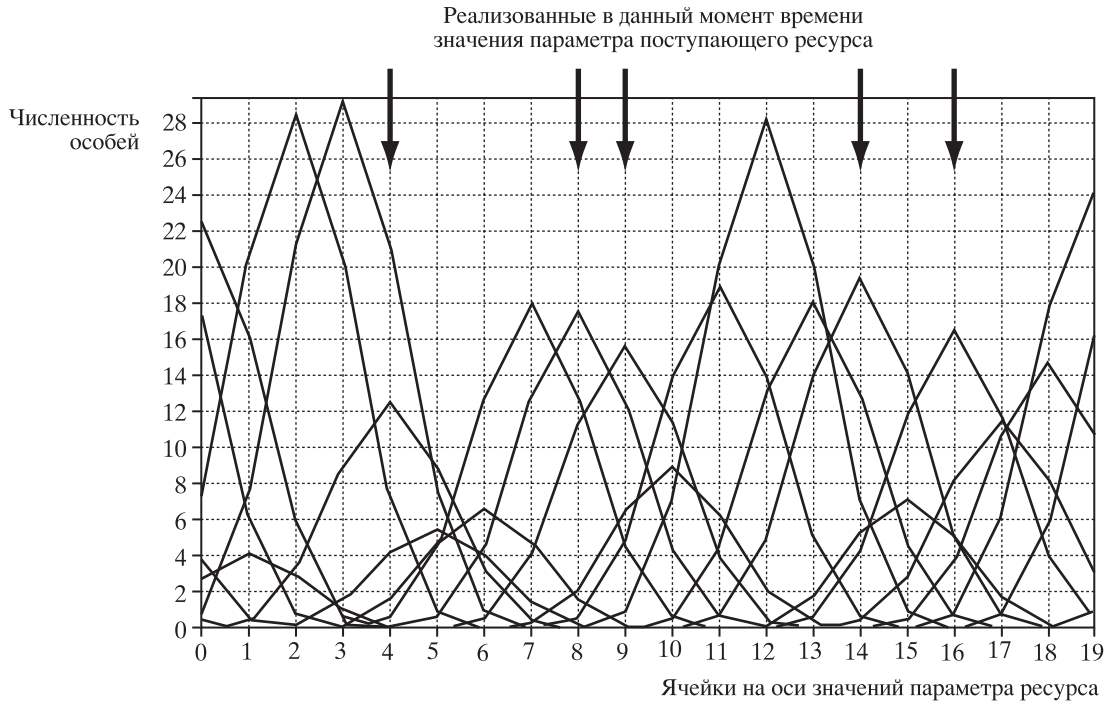


Рис. 2. Распределение видов на оси параметра ресурса на некотором шаге моделирования (вариант модели с 20 ячейками).

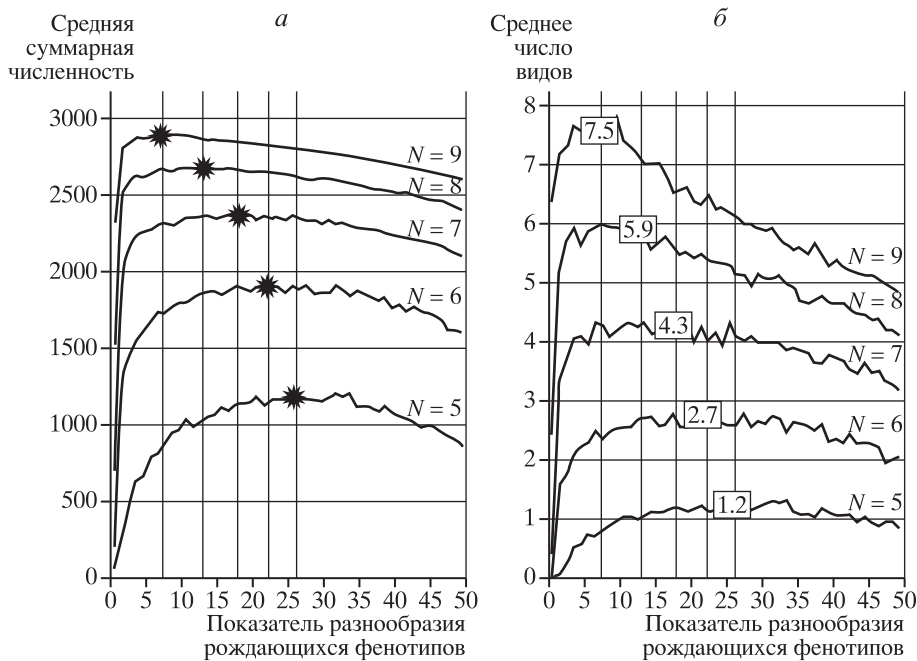


Рис. 3. Изменение оптимальных значений внутривидового разнообразия (а, звёздочки) и числа видов (б, числа в рамках) в модели с расхождением видов по нишам. N – число ячеек, в которые поступает ресурс.

ресурса виды размещаются в каждой ячейке. Через несколько поколений система переходит в стационарное состояние или все виды вымирают. Ширина фенотипического распределения вида интерпретируется как ширина его ниши. Ниши

видов могут перекрываться. Формальное описание модели представлено ниже.

На рис. 3 показаны результаты исследования модели, из которых видно, что оптимальные значения внутривидового разнообразия

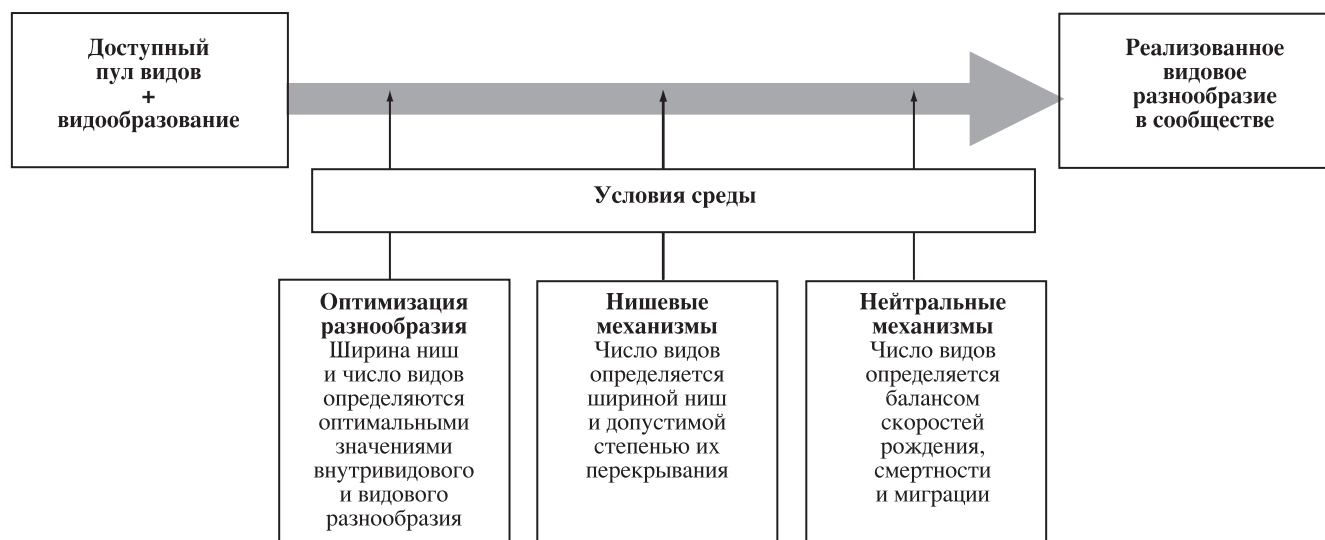


Рис. 4. Механизмы, формирующие видовое разнообразие в сообществе.

(как и в первой модели, его показателем является разнообразие потомков, воспроизводимых каждым фенотипом на каждом шаге моделирования) увеличиваются по мере дестабилизации среды, одновременно снижается суммарная численность особей в сообществе (рис. 3, а). Оптимальное число видов в сообществе снижается по мере дестабилизации среды (рис. 3, б).

Таким образом, качественный характер изменения оптимальных значений разнообразия на популяционном и ценозическом уровнях в зависимости от степени стабильности среды в двух версиях модели одинаков: в менее стабильных средах оптимальное внутривидовое разнообразие (ширина ниш) увеличивается, а оптимальное число видов в сообществе – сокращается. В более стабильных средах наоборот – оптимальное число видов растет, ширина ниш сужается. Поэтому ненарушенные природные сообщества, существующие в “богатых” и стабильных средах должны состоять из большого числа видов с узкими нишами, в “бедных” нестабильных средах – из малого числа видов с широкими нишами. Эти выводы в самом общем виде соответствует хорошо известным эмпирическим закономерностям распределения разнообразия в разных типах экосистем и климатических условий, что позволяет нам принять принцип оптимального разнообразия биосистем в качестве дополнительной рабочей гипотезы, которая может расширить спектр объясняемых эмпирических наблюдений [3]. Например, явления образования внутривидовых форм и видов на островах, в озерах и в других изолированных местообитаниях в “ненасыщенной (обедненной)” биотической среде

часто интерпретируются как результат отсутствия межвидовой конкуренции. Принцип оптимального разнообразия позволяет интерпретировать эти процессы как движение популяций и состоящего из них сообщества к оптимальным уровням разнообразия при недостатке видов [4, 5]. Принцип оптимального разнообразия может быть одним из объяснений симпатрического существования экологических видов-двойников, труднообъяснимого с помощью представлений о конкуренции и разделении ниш. Например, у травяной и остромордой лягушек различия их экологических ниш почти полностью перекрываются и “с точки зрения биоценоза” оба вида неразличимы [18, 19]. Пища у двух видов лягушек одна и та же, но конкуренции за нее нет, так как потребности полностью перекрываются доступными ресурсами.

На основании того, что оптимальные значения разнообразия возникают в обеих моделях, можно предположить, что оптимизация разнообразия может быть самостоятельным фактором, определяющим число видов в сообществе, независимо от процессов расхождения видов по нишам. Таким образом, в определении числа видов в сообществе могут принимать участие как минимум три группы механизмов: нишевые, нейтральные и оптимизационные (рис. 4). Они не противоречат другу, надо лишь определить диапазоны их действия и их соотношение в разных условиях. Очевидно, что в разных местообитаниях (условиях) и на разных стадиях развития сообществ, а также в зависимости от особенностей составляющих их видов (например, их тяготения к r- и K-стратегиям), разные механизмы могут иметь разное значение.

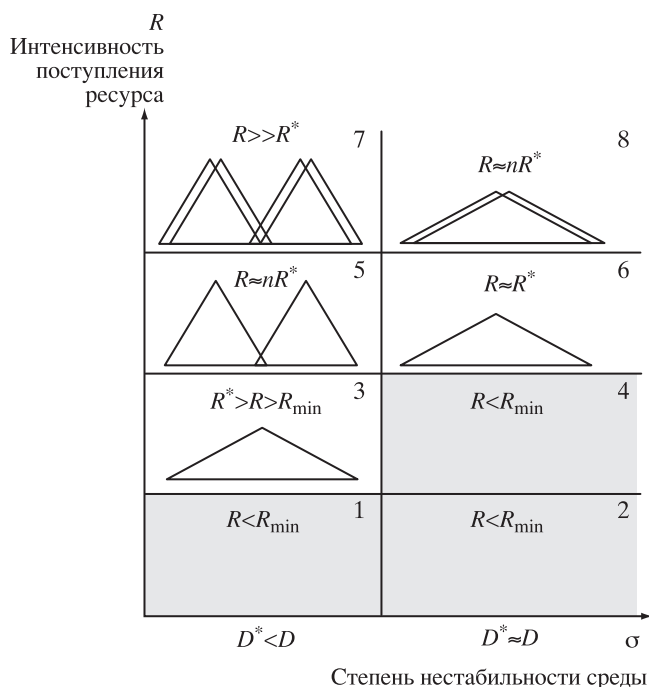


Рис. 5. Варианты распределения ниш в зависимости от соотношения объема доступного ресурса и степени нестабильности среды. R – ресурс, поступающий в каждую ячейку; R^* – ресурс, необходимый для существования популяции с оптимальной в данной ячейке шириной экологической ниши; R_{\min} – минимальный ресурс, на котором может существовать популяция; D – диапазон значений параметра ресурса; D^* – оптимальная в данной ячейке ширина экологической ниши. Треугольники схематично обозначают фенотипические распределения популяций, соответствующие ширине ниш.

Попробуем в самом общем виде определить соотношение этих групп механизмов в зависимости от условий среды, оставив в стороне факторы гетерогенности среды, развития сообществ и свойства видов. Рассмотрим в осях мощности потока ресурса и степени нестабильности среды простейший вариант стационарного состояния сообщества, состоящего из видов с одинаковыми характеристиками (включая функцию роста потребления ресурса при росте нестабильности среды). В этом мысленном эксперименте у видов могут изменяться только ширина ниши и потребление ресурса.

Для наглядности разделим пространство условий в осях “ресурс – стабильность” на ячейки (рис. 5). Предположим, что диапазон параметра поступающего ресурса D во всех ячейках одинаков, например, размер кормовых частиц везде колеблется от 1 до 2 мм (на рис. 5 этот диапазон соответствует суммарной ширине ниш в каждой ячейке). Однако стабильность поступления ресурса различна (она определяется так же, как в нашей второй модели): в стабильных услови-

ях (левый ряд ячеек) на каждом шаге развития популяция получает частицы разных размеров, в нестабильных (правый ряд) – только одного размера и каждый раз – разного. В ячейках существуют популяции разных видов с оптимальной шириной ниши (D^*), кроме ячейки 3, где ширина ниши неоптимальна (см. ниже). Обозначим объем поступающего ресурса как R (он увеличивается от нижнего ряда ячеек к верхнему), R^* – объем ресурса, необходимый для популяции с оптимальной шириной ниши, R_{\min} – минимальный объем ресурса, на котором может существовать популяция.

В соответствии с принципом оптимального разнообразия, в нашей схеме число видов и ширина их ниш определяются процессами оптимизации разнообразия в имеющихся условиях среды⁷: оптимальная ширина ниши D^* определяется степенью нестабильности среды, оптимальное число видов определяется степенью нестабильности среды и объемом доступного ресурса, а проще говоря, тем, сколько видов с оптимальной в данных условиях шириной ниши может существовать на поступающем ресурсе. При крайне низких показателях поступления ресурса ($R < R_{\min}$, ячейки 1 и 2) не может существовать ни один вид, даже в стабильной среде. При увеличении ресурса (ячейки 3 и 4) его хватает только на существование одного вида в стабильной среде, но этот вид вынужден в столь скудной среде иметь более широкую, чем оптимальная, нишу, чтобы обеспечить себя ресурсами ($R^* < R < R_{\min}$, ячейка 3)⁸. При еще большем поступлении ресурса могут существовать несколько видов (показаны два) в стабильной среде ($R \approx nR^*$, ячейка 5) и один – в нестабильной ($R \approx R^*$, ячейка 6), так как существование в нестабильной среде требует больших затрат ресурса. И, наконец, при еще большем количестве ресурса могут существовать много видов (показаны 4) в стабильных условиях ($R \gg R^*$, ячейка 7) и небольшое число видов (показаны два) – в нестабильных (ячейка 8).

Возникает вопрос – почему в нашей схеме при росте поступления ресурса увеличивается число видов, а не растет численность одного вида-победителя? Если рассуждать на уровне отдельных видов, это кажется нелогичным. Но при переходе на уровень сообщества картина становится совсем другой. Известно, что разнообразие видов

⁷ Оптимальные значения числа видов и ширины их ниш можно сопоставить с “пространством лицензий” в терминологии В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова [12].

⁸ Теоретическое обоснование расширения ниши по мере сокращения объема ресурса см. [17, с. 279].

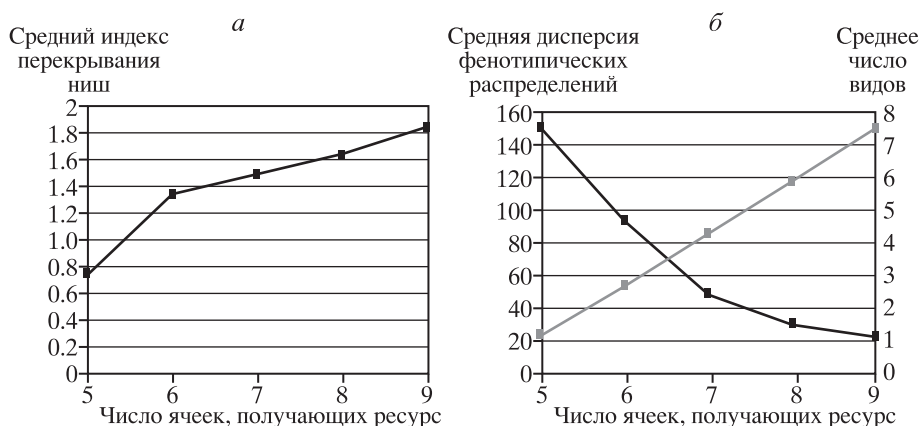


Рис. 6. Увеличение перекрытия ниш по мере стабилизации среды (*a*) и изменение оптимальных значений числа видов (*б*, серый цвет) и дисперсии фенотипических распределений как показателя ширины ниши (*б*, черный цвет). Показатель степени стабильности среды – число ячеек, получающих ресурс на каждом шаге моделирования.

позволяет более эффективно использовать ресурсы среды. Это подтверждается многочисленными исследованиями связи экосистемных функций и видового разнообразия (краткий обзор см. [14]). Исследования растительных сообществ показывают, что основными механизмами повышения их эффективности с ростом числа видов (в диапазоне от 1 до естественных значений) являются эффекты “комплементарности” и “асинхронности”, когда различия видов в использовании ресурсов и асинхронные изменения их численности в ответ на колебания условий среды обеспечивают более высокую и стабильную суммарную продуктивность всего сообщества [51, 75]. Однако наши модели позволяют предположить, что увеличение эффективности сообществ в этом диапазоне значений числа видов может происходить и без расхождения видов по нишам. Об этом свидетельствует возникновение оптимальных значений числа видов, отличных от 1, без расхождения видов по нишам. Так или иначе, сообщество, в котором один вид вытеснит все другие, будет менее эффективно использовать поступающий ресурс и, в конце концов, будет само вытеснено другим более оптимальным сообществом за счет механизмов, сходных со сменой сукцессионных стадий.

Оптимальные значения числа видов и ширины их ниш модифицируются другими механизмами. Рассмотрим, каким может быть их соотношение в разных условиях среды.

Если ресурса очень много (рис. 5, ячейка 7), в одной нише могут существовать несколько видов со сходными экологическими характеристиками и видовой состав во многом будет определяться нейтральными механизмами. Эту ячейку можно сопоставить с условиями тропического леса,

на примере которого и была разработана нейтральная теория. Аналогичную картину можно ожидать также в очень стабильной среде при средней интенсивности поступления ресурса. Результаты нашего моделирования показывают, что при одном и том же ресурсе по мере стабилизации среды показатель перекрытия ниш⁹ растет (рис. 6, *a*). Можно было бы ожидать, что при стабилизации среды степень перекрытия ниш будет уменьшаться, так как ширина ниш сужается. Но число видов при этом растет (рис. 6, *б*), причем эффект от роста числа видов сказывается на величине перекрытия ниш сильнее, чем от сужения ниш.

Если ресурса очень мало (рис. 5, ячейка 3), то разделения ниш не происходит, так как в этих суровых условиях в ячейке выживает только один вид. Эти условия можно сопоставить с экстремальными местообитаниями, например, аридными (ср. с рассуждениями С.Н. Шереметьева и Ю.Н. Гамалея выше), и считать, что здесь видовой состав и структура сообществ определяются прежде всего отбором видов, устойчивых к абиотическим факторам (“абиотический фильтр”).

Расхождение видов по нишам в наиболее явном виде может происходить в ячейке № 5, где оптимальная ширина ниши меньше доступного диапазона параметра ресурса ($D^* < D$) и поступающего ресурса хватает для небольшого числа видов ($R = nR^*$). Условие, при котором конкуренция в максимальной степени влияет на формирование

⁹ Показатель перекрытия ниш вычислялся по формуле $\sqrt{d(N/n)}$, где d – средняя дисперсия фенотипических распределений видов, N – число видов, n – число ячеек на оси ресурса.



Рис. 7. Схема преимущественного действия основных механизмов формирования видовой структуры в зависимости от соотношения числа оптимальных ниш и числа видов, которые могут существовать на имеющемся ресурсе.

сообщества, можно записать так: $D/D^* \approx R/R^*$ – т.е. число оптимальных ниш, которые “помещаются” в этом местообитании, разделив диапазон параметра ресурса, и число видов, которые могут существовать на имеющемся количестве ресурса, примерно одинаково.

Таким образом, преобладание того или иного типа механизмов формирования структуры сообществ в нашей схеме определяется не просто “богатством” и стабильностью среды, а соотношением этих характеристик с учетом потребностей и адаптивных возможностей видов, показателем чего является соотношение D/D^* и R/R^* (рис. 7). Выше зоны примерного равенства $D/D^* \approx R/R^*$ (где мы ожидаем наиболее явного проявления конкуренции) мощный поток ресурса в среде допускает существование гораздо большего числа видов, чем имеющееся число оптимальных ниш. Здесь можно ожидать преобладания нейтральных механизмов в формировании сообщества. Ниже зоны $D/D^* \approx R/R^*$, наоборот, число видов, обеспеченных ресурсом, существенно меньше числа оптимальных ниш, из-за чего некоторые из них вообще могут остаться пустыми. Поэтому конкуренция в этой зоне, вероятно, тоже будет слабой, а главную роль в формировании сообщества будут играть “абиотические фильтры”. В зоне, прилегающей к нулю, где объема и диапазона ресурса хватает только для крайне ограниченного числа видов, вероятно, можно встретить примеры конкурентного исключения.

В случае формирования групп экологически сходных видов внутри сообществ, которые в

нашей схеме возможны в “богатой” и стабильной среде, в соответствии с концепцией [52], внутри групп действуют преимущественно нейтральные механизмы, между группами – нишевые. К этому следует добавить, что число видов внутри групп и число самих групп может определяться оптимизационными механизмами, но на разных уровнях иерархической структуры сообщества.

Оптимальные значения разнообразия зависят не только от условий среды, но и от характеристик видов [3–5], поэтому в ходе формирования видовой структуры сообщества и смены сукцессионных стадий может происходить существенная модификация оптимальных значений разнообразия. Некоторые примеры изменения оптимальных значений разнообразия в ходе процессов экологического, микроэволюционного и эволюционного масштабов приведены нами в предыдущих публикациях [4, 5]. Остановимся на некоторых из них вкратце.

В экологическом масштабе происходят два взаимосвязанных процесса – самоорганизация сообщества из биогеографически доступной биоты (в зарубежной литературе используется термин “региональный пул видов”) и изменение среды сообществом, сопровождающееся сменой сукцессионных стадий [6]. В ходе развития сообщества в результате усиления механизмов экологического гомеостаза и стабилизации внутренней среды сообщества следует ожидать увеличения оптимальных значений видовой разнообразия и сокращения оптимальной ширины ниш. Однако при частичной изолированности местообитания

или недостатке видов в региональном пуле сообщество не может достичь оптимальных значений видового разнообразия. В этих условиях *микроэволюционным* механизмом, компенсирующим недостаток видов, может служить формирование симпатрических внутривидовых форм, широко распространенное в относительно изолированных местообитаниях (острова, озера). Это явление можно трактовать как оптимизацию внутривидового разнообразия и структуры сообщества при стабилизации среды и нехватке видов. *Эволюционные* процессы формируют пул видов, из которых может состоять сообщество. Устойчивые природные сообщества представляют собой не случайный набор видов, а исторически сложившиеся коадаптивные комплексы [11], способные максимально эффективно использовать ресурсы среды и устойчиво поддерживать геохимический круговорот [6]. Как отмечает Длусский [11], по мере развития коадаптивных комплексов происходит увеличение числа видов и их специализация, т.е. сужение ниш. Можно предположить, что на ранних стадиях формирования таких комплексов в них также может ощущаться недостаток видов для формирования оптимальной структуры сообществ. В качестве вероятного примера такой ситуации можно привести “горбатую” форму зависимости числа видов от продуктивности сообществ, показывающую, что видовое разнообразие максимально при средних значениях продуктивности [65], хотя из теоретических соображений следует ожидать положительной зависимости между этими показателями. Одна из гипотез, объясняющих этот феномен, заключается в том, что для травянистых сообществ, для которых получено большинство имеющихся данных, высокоплодородные местообитания являются исторически нетипичными и редкими, из-за чего пул видов, адаптированных к таким местообитаниям, относительно мал [22, 68]. В подтверждение этой гипотезы показано [68], что в то время, как в умеренной зоне доминирует “горбатая” кривая, в тропиках, где высокопродуктивные местообитания более типичны, преобладает положительная зависимость между видовым разнообразием и продуктивностью.

ФОРМАЛЬНОЕ ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Рассмотрим сообщество одного трофического уровня, состоящее из I популяций. Сообщество существует в среде, характеризующейся градиентом параметра обобщенного ресурса (этот параметр среды может быть как характеристикой самого ресурса, так и любым параметром

среды, который определяет возможность использования этого ресурса, например, температура, влажность и т.д.). Каждая популяция состоит из J фенотипов, определяемых по их способности размножаться при реализации данного значения параметра среды.

Обозначим $N_{ij}(t)$ – число особей i -й популяции j -го фенотипа в момент времени t ($i \in I, j \in J, t = 1, 2, \dots$).

Составим систему рекуррентных балансовых уравнений

$$N_{ij}(t+1) = N_{ij}(t) - N_{ij}^-(t) + N_{ij}^+(t), \quad (1)$$

где $N_{ij}^-(t)$ – количество особей, умерших за интервал времени $[t, t+1]$, а $N_{ij}^+(t)$ – количество особей, появившихся в j -м фенотипе i -й популяции.

Пусть

$$N_{ij}^-(t) = d_i N_{ij}(t), \quad (2)$$

а

$$N_{ij}^+(t) = r_{ij} \beta_{ij} N_{ij}(t) + r_{ij-1} \beta_{j-1j} N_{ij-1} + r_{ij+1} \beta_{j+1j} N_{ij+1}(t). \quad (3)$$

В (2) и (3) d_i – коэффициент смертности для i -го вида, r_{ij} – коэффициент рождаемости для соответствующего фенотипа i -й популяции, β_{nm} – доля особей, рожденных в m -м фенотипе и перешедших в фенотип n . В соответствии с условием (3) предполагается, что рождаются могут только особи данного и соседних с данным фенотипов. На параметры β_{nm} наложено ограничение $\beta_{jj} + \beta_{j+1j} + \beta_{j-1j} = 1$.

Определим коэффициенты $r_{ij}(t)$ следующим образом. Пусть

$$r_{ij}(t) = r_{\max} \left(1 - \frac{K_j(t)}{R_j(t)} \right) \left(1 - \frac{S(t)}{R} \right), \quad (4)$$

где r_{\max} – максимально допустимый коэффициент размножения; $K_j(t) = \sum_i N_{ij}(t)$ – сумма всех особей, потребляющих ресурс, характеризующийся j -м значением; $S(t) = \sum_j K_j(t)$ – общая численность особей в момент времени t ; $R_j(t)$ – случайная величина, определяющая количество j -го ресурса, реализовавшееся в момент времени t ; $R = \text{const}$ – количество ресурса, подлежащее случайному распределению между типами особей

$$\left(\sum_j R_j(t) = R \right).$$

В ходе вычислительного эксперимента виды либо вымирают, либо выходят в стационарный

режим существования. Анализировались параметры популяций и сообществ, достигавших стационарного режима.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании принципа оптимального разнообразия можно предложить следующую схему совместной работы различных механизмов формирования видовой структуры сообществ:

1) число видов и ширина их ниш определяются прежде всего процессами оптимизации разнообразия в соответствии с объемом доступного ресурса и степенью стабильности среды;

2) в ходе формирования видового состава происходит модификация показателей разнообразия другими механизмами, относительная роль которых зависит от соотношения показателей “богатства” и стабильности среды:

– преимущественно за счет нейтральных механизмов – в очень “богатой” или очень стабильной среде,

– преимущественно за счет нишевых механизмов – при средних значениях “богатства” и стабильности среды,

– преимущественно “абиотическими фильтрами” – в скудной (суровой) или в чрезвычайно нестабильной среде.

Таким образом, пытаясь ответить на вопрос, вынесенный в заголовок статьи, можно предположить, что разделение ниш не является обязательным условием для формирования видового разнообразия сообществ. В предложенной нами схеме число видов в сообществе и ширина их ниш определяются прежде всего процессами оптимизации разнообразия, а конкуренция и расхождение видов по нишам модифицирует эту структуру в зависимости от условий среды, характеристик видов в региональных пулах, стадии развития коадаптивных комплексов видов и т.д. В условиях, где роль нишевых механизмов невелика (“богатая” и стабильная среда), наблюдаемые различия видовых ниш могут быть результатом случайного сочетания разнообразных факторов. Например, показано, что небольшие различия ниш упомянутых ранее травяной и остромордой лягушек обусловлены не их конкуренцией в составе современных сообществ, а спецификой путей их видообразования [18, 19]. Многообразие факторов, влияющих на ход формирования видов, настолько велико, что вероятность возникновения абсолютно экологически идентичных видов практически равна нулю, те

или иные экологические различия видов всегда будут присутствовать. Но в существенном диапазоне условий они не являются ведущим фактором формирования структуры сообщества, а лишь – факультативным дополнением, которое, впрочем, может давать некоторые преимущества сообществу благодаря эффектам “комплементарности” и “асинхронности” (см. выше). Аналогичное предположение можно сделать и в отношении симпатрического видообразования в условиях “богатой” и стабильной среды. Так, Орлов [13] описывает образование у тропических лягушек целых “сообществ” симпатрических видов-двойников, которые различаются лишь небольшими деталями поведения и экологии. Можно задать себе вопрос: какой фактор может быть ведущим при формировании таких комплексов – разделение ниш или оптимизация разнообразия. С нашей точки зрения, представляется маловероятным, чтобы трудноуловимые различия ниш могли сыграть роль энергетически значимого двигателя процесса видообразования. Возможно, ведущим фактором тут является оптимизация видового и внутривидового разнообразия – в стабильной и “богатой” среде один вид распадается на несколько чуть более специализированных видов, при этом оптимизируются показатели разнообразия – число видов растет, а ширина ниш сужается.

Конечно, все высказанные в данной статье суждения – это лишь предварительные предположения, требующие дальнейших исследований. Но мы надеемся, что анализ возможности работы механизмов оптимизации разнообразия на популяционном и ценоотическом уровнях может быть полезным для понимания путей формирования экологических сообществ.

Авторы выражают благодарность А.С. Северцову за конструктивное обсуждение статьи и ценные дополнения, которые были использованы при подготовке публикации.

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алещенко Г.М., Букварева Е.Н. // Известия РАН. Сер. Биол. 2010. № 1. С. 5.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи популяції и сообщество. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
3. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи современной биологии. 2005. Т. 125. № 4. С. 337.

4. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Эволюция. Проблемы и дискуссии / Под ред. Л.Е. Гринина, А.В. Маркова, А.В. Корогаева. М.: Изд-во ЛКИ, 2010. С. 17.
5. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130. № 2. С. 115.
6. Вахрушев А.А., Раутиан А.С. // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 5. С. 532.
7. Гиляров А.М. // Доклады АН СССР. 1981. Т. 257. № 1. С. 251.
8. Гиляров А.М. // Природа. 2002. № 11. С. 71.
9. Гиляров А.М. // Природа. 2007. № 11. С. 29.
10. Гиляров А.М. // Журнал общ. биологии. 2010. Т. 71. № 5. С. 386.
11. Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
12. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. // Журнал общ. биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 619.
13. Орлов Н.Л. // Успехи соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 6. С. 612.
14. Павлов Д.С., Букварева Е.Н. // Вестник РАН. 2007. Т. 77. № 11. С. 974.
15. Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. М.: Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России, 2009. 84 с.
16. Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н. // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 2. С. 131.
17. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
18. Северцов А.С. // Эволюционная биология. Материалы конференции “Проблема вида и видообразования”. Т. 1. Томск: Томский гос. университет, 2001. С. 89.
19. Северцов А.С., Ляпков С.М., Сурова Г.С. // Журнал общ. биологии. 1998. Т. 59. № 3. С. 279.
20. Хлебосолов Е.И. // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116. № 4. С. 447.
21. Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В. // Журн. общ. биологии. 2009. Т. 70. № 6. С. 459.
22. Aarssen L.W. // Basic and Applied Ecology. 2001. V. 2. № 2. P. 105.
23. Adler P.B., Hillerislambers J., Levine J.M. // Ecol. Lett. 2007. V. 10. № 2. P. 95.
24. Barot S. // Oikos. 2004. V. 106. № 1. P. 185.
25. Bell G. // American Naturalist. 2000. V. 155. № 5. P. 606.
26. Bell G. // Science. 2001. V. 293. № 5539. P. 2413.
27. Bell G., Lechowicz M.J., Waterway M.J. // Ecology. 2006. V. 87. № 6. P. 1378.
28. Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K., Das I. // Trends in Ecology and Evolution. 2006. V. 22. № 3. P. 148.
29. Blair C.P., Abrahamson W.G., Jackman J.A., Tyrrell L. // Evolution. 2005. V.59. № 2. P. 304.
30. Chase J.M. // Functional Ecology. 2005. V. 19. № 1. P. 182.
31. Chase J.M. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. № 44. P. 17430.
32. Chase J.M. // Science. 2010. V. 328. № 5984. P. 1388.
33. Chase J.M., Leibold M.A. Ecological Niches. Chicago University Press, 2003. 212 p.
34. Chave J. // Ecology Letters. 2004. V. 7. № 3. P. 241.
35. Chave J., Muller-Landau H.C., Levin S.A. // American Naturalist. 2002. V. 159. № 1. P. 1.
36. Chesson P.L. // Annual Review of Ecology and Systematics. 2000. V. 31. P.343.
37. Clark J.S. // Trends in Ecology and Evolution. 2008. V. 24. № 1. P. 8.
38. Clark J.S. // Science. 2010. V. 327. № 5969. P. 1129.
39. Connell J. H. // Science. 1978. V. 199. № 4335. P. 1302.
40. Davies T.J., Meiri S., Barraclough T.G., Gittleman J.L. // Ecology Letters. 2007. V. 10. № 2. P. 146.
41. Doncaster C.P. // PLoS ONE. 2009. V. 4. № 10. 8 p.
42. Fox J.W., Barreto C. // Community Ecology. 2006. V. 7. № 2. P. 143.
43. Gaston K.J., Chown S.L. // Functional Ecology. 2005. V. 19. № 1. P. 1.
44. Ghilarov A.M. // Oikos. 1984. V. 43. № 1. P. 46.
45. Gonzalez A., Loreau M. // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 2009. V. 40. P. 393.
46. Gotelli N.J., McCabe D.J. // Ecology. 2002. V. 83. № 8. P. 2091.
47. Gravel D., Canham C.D., Beaudet M., Messier C. // Ecology Letters. 2006. V. 9. № 4. P. 399.
48. Gurevitch J., Morrow L.L., Wallace A., Walsh J.S. // American Naturalist. 1992. V. 140. № 4. P. 539.
49. Harpole W.S., Tilman D. // Ecology Letters. 2006. V. 9. № 1. P.15.
50. Hebert P.D.N., Penton E.H., Burns J.M., Janzen D.H., Hallwachs W. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. № 41. P. 14812.

51. *Hector A., Hautier Y., Saner P., Wacker L., Bagchi R., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Spehn E.M., Bazeley-White E., Weilenmann M., Caldeira M.C., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Huss-Danell K., Jumpponen A., Mulder C.P.H., Palmborg C., Pereira J.S., Siamantziouras A.-S.D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Schmid B., Loreau M.* // *Ecology*. 2010. V. 91. № 8. P. 2213.
52. *Herault B.* // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2007. V. 9. № 2. P. 71.
53. *Herault B., Bornet A., Tremolieres M.* // *Biol. Invasions*. 2008. V. 10. № 7. P. 1099.
54. *Holyoak M., Loreau M.* // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1370.
55. *Houlahan J.E., Currie D.J., Cotteni K., Cumming G.S., Ernest S.K.M., Findlay C.S., Fuhlendorf S.D., Gaedke U., Legendre P., Magnuson J.J., McArdle B.H., Muldavin E.H., Noble D., Russell R., Stevens R.D., Willis T.J., Woiwod I.P., Wondzell S.M.* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. V. 104. № 9. P.3273.
56. *Hubbell S.P.* *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton Univ. Press, 2001. 448 p.
57. *Hubbell S.P.* // *Functional Ecology*. 2005. V. 19. № 1. P. 166.
58. *Hutchinson G.E.* // *American Naturalist*. 1961. V. 95. № 882. P.137.
59. *Jennings D.E., Krupa J.J., Raffel T.R., Rohr J.R.* // *Proc Biol Sci*. 2010. V. 277. № 1696. P. 3001.
60. *Kankare M., Van Nouhuys S., Hanski I.* // *Ann. Entomol. Soc. Am.* 2005. V. 98. № 3. P. 382.
61. *Kraft N.J.B., Valencia R., Ackerly D.D.* // *Science*. 2008. V. 322. № 5901. P. 580.
62. *May R.M.* *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton: Princeton Univ. Press. 1973. 235 p.
63. *May R.M., MacArthur R.H.* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1972. V. 69. № 5. P. 1109.
64. *McGill B.J., Maurer B.A., Weiser M.D.* // *Ecology*. 2006. V. 87. № 6. P. 1411.
65. *Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I., Gough L.* // *Ecology*. 2001. V. 82. № 9. P. 2381.
66. *Molbo D., Machado C.A., Sevenster J.G., Keller L., Herre E.A.* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2003. V. 100. № 10. P. 5867.
67. *Palmer M.W.* // *Folia Geobot. Phytotaxon*. 1994. V. 29. № 4. P. 511.
68. *Partel M.* // *Ecology*. 2002. V. 83. № 9. P. 2361.
69. *Petersen R.* // *The American Naturalist*. 1975. V. 109. № 965. P. 35.
70. *Pfenninger M., Schwenk K.* // *BMC Evol. Biol*. 2007. V. 7. P. 121.
71. *Rees M., Condit R., Crawley M., Pacala S., Tilman D.* // *Science*. 2001. V. 293. № 5530. P. 650.
72. *Scheffer M., van Nes E.H.* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. № 16. P. 6230.
73. *Silvertown J.* // *Trends in Ecology and Evolution*. 2004. V. 19. № 11. P. 605.
74. *Smith M.A., Woodley N.E., Janzen D.H., Hallwachs W., Hebert P.D.N.* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. № 10. P. 3657.
75. *Spehn E.M., Hector A., Joshi J., Scherer-Lorenzen M., Schmid B., Bazeley-White E., Beierkuhnlein C., Caldeira M.C., Diemer M., Dimitrakopoulos P.G., Finn J.A., Freitas H., Giller P.S., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Jumpponen A., Koricheva J., Leadley P.W., Loreau M., Minns A., Mulder C.P.H., O'Donovan G., Otway S.J., Palmborg C., Pereira J.S., Pfisterer A.B., Prinz A., Read D.J., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-D., Terry A.C., Troumbis A.Y., Woodward F.I., Yachi S., Lawton J.H.* // *Ecological Monographs*. 2005. V. 75. № 1. P. 37.
76. *Stireman III J.O., Nason J.D., Heard S.B.* // *Evolution*. 2005. V. 59. № 12. P. 2573.
77. *Szabó P., Meszéna G.* *Limiting Similarity Revisited*. Interim Report IR-05-050. Laxenburg: International Institute for Applied Systems Analysis, 2005. 39 p.
78. *Tilman D.* *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.
79. *Volkov I., Banavar J.R., Hubbell S.P., Maritan A.* // *Nature*. 2007. V. 450. № 7166. P. 45.
80. *Wilson J.B.* // *New Zealand Journal of Ecology*. 1990. V. 13. № 1. P. 17.
81. *Wright S.J.* // *Oecologia*. 2002. V. 130. № 1. P. 1.

**Is the Differentiation of Niches a Condition or Consequence
of the Species Diversity Observed?
Optimization of Diversity as an Additional Mechanism for Forming
the Structure of Ecological Communities**

E. N. Bukvareva¹, G. M. Aleshchenko²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

The concept of ecological niche and “neutral theory” are the basic current concepts considering mechanisms of forming the community structure. Optimization of diversity at the population and coenotic levels is suggested as an additional type of mechanisms. A possible scheme of joint work of different mechanisms forming the species structure of communities is proposed: (1) the number of species and niche width are primarily determined by processes of optimizing the diversity in accordance with the resources available and the degree of the environment stability; (2) in the course of the formation of the species composition, these optimal parameters are modified by other mechanisms related to the ratio between richness and stability of the environment. These mechanisms are (a) predominantly “neutral” mechanisms in a very rich and very stable environment; (b) mostly niche mechanisms at average values of richness and stability of the environment; (c) predominantly “abiotic filters” in the poor, harsh or highly unstable environment.