

ИЛККА ХАНСКИ

УСКОЛЬЗАЮЩИЙ МИР

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ
УТРАТЫ МЕСТООБИТАНИЙ



УДК 574.91
ББК 28.080.1
Х19

Хански И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. 2-е изд. М.: Т-во научных изданий КМК. 2015. 340 с.

Книга посвящена анализу экологических последствий утраты и фрагментации местообитаний, происходящих в результате интенсивной хозяйственной деятельности людей и имеющих большое значение для сохранения биоразнообразия. Все экологические процессы, рассматриваемые в книге, анализируются с позиций теории метапопуляций. Примеры фрагментации местообитаний, приведенные в данной работе, охватывают все разнообразие природных зон Земли, но наиболее часто обсуждаются проблемы сохранения местообитаний в бореальных лесах Фенноскандии. Эта природная зона лучше других знакома автору, а кроме того именно здесь происходит потеря местообитаний и видов из-за неправильного выделения модельных ключевых участков при разработке природоохранных мероприятий.

Книга предназначена для профессиональных экологов, специалистов лесного хозяйства, студентов экологических и лесохозяйственных кафедр и факультетов, для специалистов смежных биологических направлений. Безусловно, эта публикация представляет интерес и для широкого круга любителей природы, которым небезразлично, что будет с нашей планетой в недалеком будущем.

Перевод с английского: В.И. Ланцов (Институт экологии горных территорий КБНЦ РАН), С.В. Чудов.

Научный редактор:
кандидат биологических наук Б.И. Шефтель

Фотография на обложке Дмитрия Щигеля; 2005; Salla, Finland.

ISBN 978-5-9906071-6-3

© I. Hanski, 2005
© Товарищество научных изданий КМК,
издание на русском языке, 2010, 2015

Содержание

Илкка Хански и его книга «Ускользящий мир», <i>Б. Шефтель</i>	5
Предисловие автора ко второму русскому изданию	9
Предисловие автора для российских читателей	13
ГЛАВА 1. МЕСТООБИТАНИЕ	16
Вступление	16
1.1. Местообитания и ниши	20
1.2. Классификация местообитаний	31
1.3. Фрагментированные ландшафты	46
1.4. Связность и непрерывность	53
1.5. Характерные микроместообитания	64
1.6. Основные местообитания прошлого	72
1.7. Основные местообитания Земли в наши дни	81
1.8. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить	84
ГЛАВА 2. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЙ	87
Вступление	87
2.1. От потребностей видов к глобальным изменениям	91
2.2. Четыре варианта утраты местообитания	93
2.3. Утрата лесов и лесных местообитаний	108
2.4. Потеря заболоченных местообитаний	116
2.5. Утрата микроместообитаний	119
2.6 Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить	122
ГЛАВА 3. ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ НА УТРАТУ МЕСТООБИТАНИЙ НА УРОВНЕ ОСОБИ, ПОПУЛЯЦИИ И ВИДА	124
Вступление	124
3.1. Выбор местообитания и пути осуществления этого выбора	130
3.2. Реакция особей и популяций на деградацию местообитания	140
3.3. Источники и стоки	145
3.4. Фрагментация	151
3.5. Природные коридоры	159
3.6. Генетические последствия утраты местообитания и его фрагментации	162
3.7. Как утраты местообитаний отражаются на эволюционном процессе?	164

3.8. Чем характеризуется только что фрагментированная популяция?	169
3.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить	170
ГЛАВА 4. УТРАТА МЕСТООБИТАНИЯ И ВЫМИРАНИЕ	173
Вступление	173
4.1. Вымирание популяций	178
4.2. Цепи вымирания и вымирания в пищевых цепях	197
4.3. Пороги вымирания	199
4.4. Утрата местообитания для метапопуляций	204
4.5. Метапопуляции, падающие с порога вымирания	222
4.6. Что особенно важно для практических мероприятий по охране природы: качество местообитания, сокращение его площади или фрагментация?	231
4.7. Соотношение виды – площадь	238
4.8. Вымирания видов	247
4.9. Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить	252
ГЛАВА 5. УСКОЛЬЗАЮЩИЙ МИР	255
Вступление	255
5.1. Утрата местообитаний и вопросы их сохранения	259
5.2. Восстановление местообитаний	269
5.3. Экология, охрана природы и конкурирующие интересы в обществе	282
5.4. Расширенные местообитания и инвазивные виды	288
5.5. Выбор местообитаний у человека	295
5.6. Утрата местообитаний в нашем сознании	297
5.7 Резюме: пять пунктов, которые стоит запомнить	302
Эпилог	304
Комментарии к экологическим терминам, <i>Б. Шефтель</i>	308
Комментарии к англоязычным аббревиатурам, <i>Б. Шефтель</i>	313
Список литературы	318

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 кукушку 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, кукушку 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 вырастал 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 деревьев — 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 м³/га, а объем упавших стволов и сучьев составляет от 73 до 111 м³/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 ручьёв, 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 поверхности 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

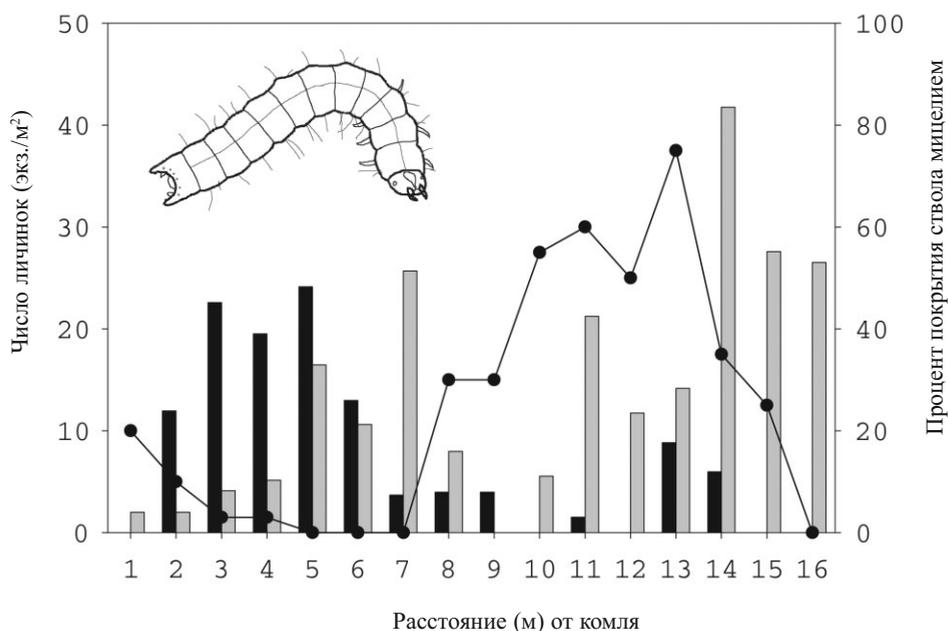


Рис. 1.1. Распределение личинок жуков-трухляков *Pytho kolwensis* (черные столбики), жуков-усачей *Rhagium inquisitor* (серые столбики) на 16-метровом стволе упавшей ели. Сплошной линией показан процент покрытия мицелием поверхности ствола под корой, который максимален на расстоянии 13 м от комля (по: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

обычно покрывает большую часть поверхности ствола и начинают появляться 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-флоэного 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*) ря-

дом 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 α -разнообразием, а разнообразие, растущее с увеличением числа рассматриваемых биотопов, называлось разнообразием местообитаний, или β -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 скрупулёзно 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 наземных 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 долгосрочных 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 *филоценотической 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 филоценологическую 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).

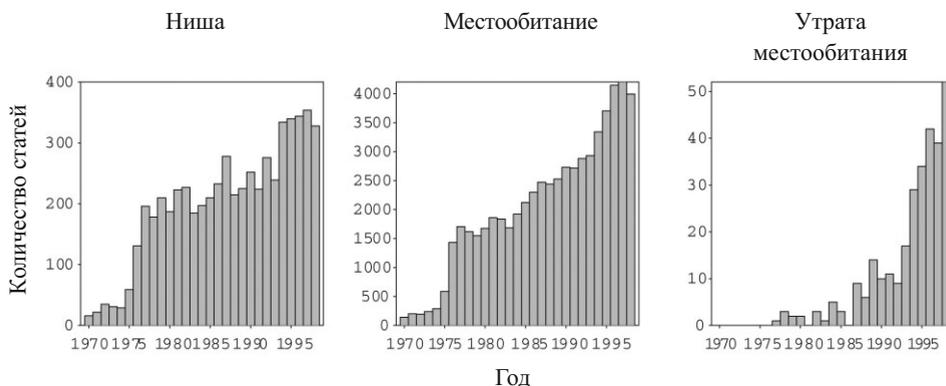


Рис. 1.2. Встречаемость в публикациях ключевых слов *ниша*, *местообитание* и *утрата местообитания* по базе данных BIOSIS в период с 1970 по 1998 г. (Ориг.).

(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. км² 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. км², 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 (Anonimous, 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 флоры:

- 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 флоры 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 при-

влекает 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