

- Работнов Т. А. К методике анализа результатов долготлетних опытов на лугах.— Экология, 1983, № 3, с. 17—23.
- Работнов Т. А., Демин А. П. Численность придаточных корней как признак структуры луговых фитоценозов.— Докл. АН СССР, 1971, т. 201, № 1, с. 246—249.
- Раменский Л. Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж: Изд. НКЗ, 1925. 37 с.
- Скрипко Г. С. Влияние удобрений на нарастание и распределение листовой поверхности.— Вестн. Московск. ун-та. Биол. и почвовед., 1971, № 1, с. 65—72.
- Brenchley W. E., Heintze S. G. Colonization by *Epilobium angustifolium*.— J. Ecol., 1933, v. 21, № 1, p. 101—102.
- Brenchley W. E., Warington K. The Park Grass Plots in Rothamsted, 1856—1949. Harpenden, 1958. 144 p.
- Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, 1963. 943 p.
- Evans P. S. Comparative root morphology of some pasture grasses and clovers.— New Zealand J. Agric. Res., 1977, v. 20, № 3, p. 331—335.
- Lande Gremer de la L. C. N. Experience de fertilisation minerale et organique sur prairie permanente — Ile D'Ameland (1899—1969).— Annal. agronom., 1976, v. 27, № 5—6, p. 1007—1026.
- Runge M. Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme.— Scripta Geobotan. Göttingen, 1973, B. 4. 77 p.
- Wind G. P. Influence of nitrogen fertilizing on water consumption of grassland.— In: Europ. Grassland Conf. EOOC. P., 1954, p. 211—214.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, биологический факультет

Поступила в редакцию
6.V.1983

INFLUENCE OF FERTILIZERS ON MEADOW PHYTOCOENOSSES

T. A. RABOTNOV

Biological Faculty, State University of Moscow

Summary

The meadow phytocoenoses suffer changes under the influence of long-term introduction of fertilizers (especially nitrogenous): productivity increases markedly and remains at a high level during many decades, number of plant species is reduced, quantitative ratios between species decrease, polydominance decreases, selection of species takes place and, within the limits of ecotypes which react most favourably to the improvement of provision with nutrients mesophytization of phytocoenoses proceeds and range of fluctuations decreases.

УДК 581.526.422 : 572.026

УНИЧТОЖЕНИЕ ВЛАЖНЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСОВ И МАССОВОЕ ВЫМИРАНИЕ ВИДОВ

Д. СИМБЕРЛОФФ

Имеются все основания полагать, что разрушение тропических лесов в Южной Америке уже привело к волне вымираний, которые окончатся массовым вымиранием, сравнимым с таковым в геологическом прошлом. Простые биогеографические рассуждения уменьшения площади и увеличения инсультации заставляют предполагать, что в течение следующего столетия создадутся условия для вымирания примерно 2/3 всех видов тропических растений и птиц.

Тропические дождевые леса представляют собой вместилища от половины до 2/3 известных на земле живых организмов, а большая часть этих видов еще не описана (N. R. S., 1980). Эта богатейшая экосистема в наше время разрушается быстрее, чем любая другая. Каждый год около 71 тыс. км² тропических лесов полностью разрушается (Lanly, 1982), а вдвое большая площадь приходит в такой упадок, что основная часть флоры погибает (Myers, 1980; Lanly, 1982). Другими словами, каждый год уничтожается площадь размером по крайней мере с Австралию. Основная причина этого разрушения заключается в распространении подсечного земледелия, порождаемого быстро растущим населением трех основных тропических районов: Азии, Африки и Южной Америки. Другой важный фактор разрушения тропических лесов — разведение крупного рогатого скота и вырубка деревьев для получения древесины и бумаги. На сегодня осталось приблизительно 10 млн. км² тропических лесов (при исходной площади около 15 млн. км² — Myers, 1980; N. R. S., 1980). Таким образом, при современных темпах уничтожения через полтора столетия влажных тропических лесов вообще не останется. В таких районах, как Филиппины и Мадагаскар, в течение 10 лет останется так мало первичных лесов, что темпы их восстановления снизятся. Лэнли (Lanly, 1982) подсчитал, что мировые темпы разрушения будут возрастать, по крайней мере незначительно, до 2000 г.

Можно предположить, что такое быстрое разрушение вызовет массовое вымирание организмов, и было сделано немало предсказаний по этому поводу. Например, по заявлению Национального исследовательского совета США (1980), «вымирание растений и животных будет происходить с небывалой в истории мира скоростью». Многие уподобляют этот грядущий катаклизм крупнейшим вымираниям в геологическом прошлом. Майерс (Myers, 1981) утверждает, что тропические леса уничтожаются так быстро, что «к концу столетия они сократятся до деградирующих остатков, если не исчезнут совсем. Это будет биологическое бедствие, превосходящее все катастрофы, имевшие место со времени возникновения жизни на Земле 3,6 млрд. лет назад». Естественно, сложность таких предположений заключается в том, что они чисто спекулятивны, так как чрезвычайно трудно выяснить, когда тот или иной вид исчезнет. Даже относительно большинства современных видов, как правило, нельзя сказать, когда исчезла последняя особь, и мы обычно считаем, что вид больше не существует, когда место его обитания полностью исчезло или когда обширный длительный поиск не смог выявить никаких признаков хотя бы единственной особи. Что касается тропических дождевых лесов, то ситуация усложняется тем, что мы знаем гораздо меньше об условиях обитания в них большинства видов и границы ареалов могут быть определены только для очень немногих видов. Кроме того, экономические ресурсы не позволяют проводить интенсивные систематические исследования, которые подтвердили бы вымирание.

Поскольку доказательства надвигающегося вымирания были весьма умозрительны, ряд лесоводов и экономистов опубликовали противоречивые прогнозы. Например, Симон (см. Naas, 1983) утверждает, что угроза вымирания тропических лесов сильно преувеличена и что можно будет продолжать их эксплуатацию с прежней скоростью в течение многих последующих лет. Авторы обзора «Ресурсы для будущего» решительно говорят, что «имеющиеся данные не поддерживают утверждения... что тропические леса оголены» (Анон., 1982). Вероятно, существуют три причины для скептицизма относительно массового вымирания видов в тропических лесах к концу нашего столетия. Во-первых, леса Амазонии, Заира и некоторых других районов так велики и часть их так недоступна, что они бесспорно хорошо уцелеют и в следующем столетии. Во-вторых, так как нельзя доказать, что много видов уже вымерло, несмотря на большие сокращения лесных массивов, можно усомниться и в дальнейшем массовом вымирании, даже если допустить, что темпы использования лесов сохранятся или возрастут. В-третьих, до недавнего времени данные о темпах изменения тропических лесов были довольно отрывочны и часто недостаточно согласованы. До этого десятилетия основная оценка была сделана Соммером (Sommer, 1976) и базировалась на данных только 13 стран, включающих лишь 18% существующих ныне тропических лесов. Однако в самой последней работе Лэнли (Lanly, 1982) использует отдаленные прогнозы и другие данные из 76 стран, которые охватывают 97% тропиков. Тщательное изучение этого материала и несколько более ранней работы Майерса (Myers, 1980) показывает совпадение точек зрения по поводу темпов полного уничтожения и изменения, которое приближается к окончательной деструкции.

Следовательно, можно не учитывать утверждение некоторых биологов, занимающихся охраной природы, о том, что насущность проблемы и малое количество информации не делают научный анализ бесполезным. Так, Гомез-Помпа и др. (Gómez-Pompa et al., 1972) писали: «Современные темпы уничтожения тропических лесов создают серьезную опасность их массового истребления... Тысячи видов могут исчезнуть до того, как их биология будет изучена. Существующие научные доказательства этого утверждения недостаточны, но если мы будем ждать, пока новое поколение представит нам полные доказательства, то тропических лесов, о которых идет речь, уже не останется». Аналогично Суле (Soule, 1980) оценивает обычный статистический анализ как «роскошь, которую сейчас не могут позволить себе биологи, связанные с охраной природы, говоря о темпах уничтожения среды обитания видов». Я утверждаю, что научное рассмотрение этой проблемы на базе расширенных данных по крайней мере будет стоить затраченных усилий.

Попытаемся применить существующие экологическую и биогеографическую теории к вопросу о том, сравнимо ли массовое вымирание организмов в тропиках с крупнейшими вымираниями в геологическом прошлом, и если это так, то когда это может произойти. Остановимся на латиноамериканских лесах. Они составляют более половины всех остающихся тропических лесов (Lanly, 1982) и менее разрушены, чем азиатские и африканские леса; более половины американских тропических лесов все еще не тронуты. С точки зрения охраны природы, основной недостаток большинства экологических и биогеографических моделей, касающихся возможностей вымирания видов, состоит в том, что они требуют исчерпывающего перечисления существующих в данном месте видов плюс информацию о темпах рождаемости и смертности. Такую информацию трудно получить даже для хорошо изученной биоты умеренного пояса и практически невозможно — для тропиков. Однако хорошим началом может послужить региональный перечень. Мною получены такие списки для растений неотропиков у Джентри (Gentry, 1979) и для птиц Амазонии у Ремсена (Remsen).

Процесс обезлесения приводит к двум сопутствующим изменениям, связанным теоретически с противоположными явлениями. Первое — площадь обитания будет уменьшаться. Число видов, как правило, скор-

релировано с величиной региона (Сонног, МакКоу, 1979). Эта связь обычно дается выражением

$$S = cA^z, \quad (1)$$

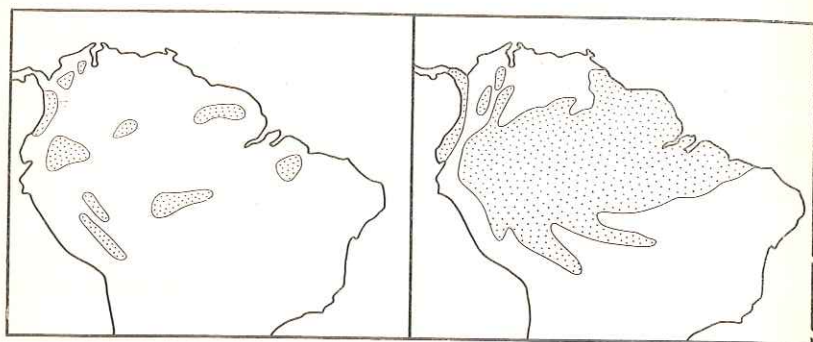
где S — число видов, A — величина региона, а c и z — определяемые постоянные. Коннор и Мак-Кой показали, что многие специфические данные лучше выражаются двумя другими приводимыми ими уравнениями. Качественные результаты, которые будут описаны ниже, одинаково получаются, если я использую любое из этих уравнений, связывающих число видов с величиной региона. Когда взаимосвязь выражается уравнением (1), показатель z , вычисляемый обычно эмпирически, составляет около 0,25 (Сонног, МакКоу, 1979; Sugihara, 1981; Сонног et al., 1983), и эту величину я использовал в моей модели. Однако результаты не изменятся существенно при любой величине показателя между 0,15 и 0,50.

Второе изменение, которое происходит при разрушении тропических лесов, состоит в том, что остающиеся места обитания все больше инсультризируются: они разделяются на «островки» обитания. Влияние инсультризации на биотическое разнообразие двояко. О ближайших последствиях инсультризации ведутся дебаты, но последние работы (Симберлофф, 1982; Simberloff, Abele, 1982) показывают, что теоретические предсказания общего характера здесь невозможны. Эмпирическое исследование многочисленных случаев позволяет сделать вывод о том, что инсультризация имеет более отрицательное воздействие на животных, чем на растения, и значительно больше сказывается на крупных животных, чем на мелких. Эти данные не основываются непосредственно на том, что происходит в тропических лесах. Более того, они предполагают, что величина региона остается постоянной — просто сравнивается сокращение, происходящее от разделения определенного ареала. В тропиках же наблюдается быстрое уменьшение площади, сопровождаемое одновременным разделением зон обитания на острова.

Возможный длительный эффект инсультризации состоит в том, что она может создать необходимое условие для аллопатрического видообразования, препятствуя обмену генов между конспецифичными популяциями. Фактически именно этот эффект выдвигался Хэффером (Haffer, 1969) для птиц, Прэнсом (Prance, 1982) для растений и другими авторами (см. обзор Симпсона и Хэффера — Simpson, Haffer, 1978) для некоторых иных таксонов как причина удивительного многообразия неотропиков (например, около трети всех известных покрытосеменных являются неотропическими — Raven, 1976). Их гипотеза заключается в том, что дождевые тропические леса Амазонии достигают почти максимальной протяженности, несмотря на недавние разрушения, и что неоднократно в позднем плейстоцене протяженность тропических лесов несколько раз сокращалась до гораздо меньших изолированных «рефугиумов» в течение холодных сухих периодов. Предполагалось, что промежуточная область превратилась в сухую саванну, и таким образом возникло препятствие для распространения видов дождевых тропических лесов. Популяции этих видов были, таким образом, изолированы в рефугиумах и подверглись аллопатрическому видообразованию. Когда климат становился теплее и влажнее, рефугиумы расширялись и сливались, образуя вновь сплошной дождевой тропический лес с сестринскими видами, вторгающимися в ареалы друг друга (или остающимися парapatрическими), усиливая таким образом общее разнообразие.

Эта «теория рефугиумов» тропического разнообразия подверглась критике с двух сторон (Benson, 1982; Endler, 1982; Strong, 1982; Beven et al., 1984). Во-первых, подвергается сомнению факт существования плейстоценового климатического цикла. Во-вторых, существуют другие гипотезы, могущие объяснить наблюдаемое тропическое разнообразие. Однако теория рефугиумов пока наиболее популярна среди людей, работающих в неотропиках (Prance, 1982). Даже ее противники согласны с тем, что островные местообитания, если они были достаточно велики и сохранялись достаточно долго, должны были привести к аллопатри-

ческому видообразованию. Последователи теории рефугиумов должны были признать, что если островки местообитаний были слишком малы или эфемерны, то вымирание произошло бы прежде, чем образовались аллопатрические виды. Многие сторонники этой теории предполагали различные размеры и размещение рефугиумов (Simpson, Haffer, 1978, и др.), но все сходятся на том, что инсультация в течение холодных и сухих периодов была сильной. Например, исходная схема Хэффера (рисунок) показывает, что в позднем плейстоцене в разное время произошло уменьшение четырех больших областей тропических лесов, существующих сейчас, до десяти меньших «островов» с общей площадью около 16% от современной.



Современные тропики Амазонии (справа) и рефугиумы в течение сухих периодов плейстоцена (слева)

Итак, моя цель состоит в том, чтобы постараться предсказать эффект современного обезлесения в неотропиках путем выяснения влияния предполагаемого сокращения площади и инсультации на биотическое многообразие.

МЕТОДЫ

В 1983 г. А. Джентри (A. Gentry) представил перечень приблизительно 92 128 видов растений из 239 семейств, найденных в неотропической биогеографической области. Не больше 10 тыс. из них ограничены умеренным поясом этой области, так что полный перечень может быть использован как грубое приближение известной флоры неотропических лесов. В том же году Дж. В. Ремсен (J. V. Remsen) представил перечень птиц Амазонии, включающий 704 вида из 40 семейств.

Для предполагаемого сокращения площади мною принято следующее. Для растений я использовал расчеты Майерса (Myers, 1980) по количеству влажных неотропических лесов, оставшихся на конец нашего столетия, и перечень Джентри (Gentry, 1979) учрежденных национальных парков и других специально охраняемых природных территорий этого региона. Их общая площадь составляет около 96 700 км² и может рассматриваться как «худший случай» результата разрушения тропических лесов в неспределенном будущем. Соммер (Sommer, 1976) рассчитал, что уже произошло сокращение тропических лесов примерно на 37%, но это переоценка, так как он включил в диапазон тропических лесов всю территорию без учета эдафических и других факторов обитания (Myers, 1980). Я произвольно принял, что в наше время сокращение достигло только 27%, так что исходно было 6,93 · 10⁶ км² леса. Я также предположил, что никакие виды растений не исчезли, хотя считаю, что некоторые уже погибли (см. ниже).

Для птиц Амазонии я попытался найти последствия трех вариантов сокращения: 1) если бы Амазония сократилась к концу нашего столетия пропорционально общему прогнозу Соммера для тропических лесов (что составляет до 0,593 их первоначальной протяженности); 2) если

бы Амазония сократилась до размера рефугиума, обозначенного Хэффером (Haffer, 1969; рисунок), который составляет 0,160 первоначальной площади; 3) если бы Амазония была редуцирована до специально охраняемых природных территорий, расположенных как в Амазонии, так и в соседних с ней областях и перечисленных в списке Джентри (Gentry, 1979), включающем 0,009 первоначальной площади лесов.

Мой статистический анализ носит двойной характер. Для каждого предполагаемого изменения площади мною использовано для оценки изменения числа видов уравнение (1), где $z=0,25$. Я брал также $z=0,15$ и 0,50, не получив существенных изменений результатов. После вычисления изменений в числе видов я использовал показатель разреженности (rarefaction — Simberloff, 1978) для оценки соответствующих изменений в числе семейств, чтобы сравнить предсказанное вымирание в тропиках с массовым вымиранием в прошлые геологические эпохи, которые почти все документированы именно на уровне семейств (Newell, 1962, 1967; Raup, 1972; Raup, Sepkoski, 1982). Показатель разреженности оценивает, сколько семейств будет в наличии для случайно выбранной группы видов. Он определяется по формуле

$$E(F_{\text{new}}) = F_{\text{orig}} - \left(\frac{S_{\text{orig}}}{S_{\text{new}}} \right)^{-1} \cdot \sum_{i=1}^{F_{\text{orig}}} \left(\frac{S_{\text{orig}} - S_i}{S_{\text{new}}} \right). \quad (2)$$

Здесь F_{new} — новое число семейств, F_{orig} — исходное число семейств, S_{new} — новое число видов, S_{orig} — исходное число видов и S_i — число видов в семействе i . Варианса легко вычисляется (Heck et al., 1975; Simberloff, 1978) и обычно невелика.

Хотя показатель разрежения использовался прежде (Raup, 1979) для соотнесения данных уровня семейств геологического массового вымирания с видовым вымиранием, обычно рассматриваемым экологами, и хотя я уверен в том, что этот статистический метод лучше всего соответствует целям данной статьи, тем не менее в этом контексте он имеет свои ограничения. Это объясняется тем, что выживающие виды в предполагаемом тропическом вымирании не будут, естественно, представлять случайную выборку из видового пула. Скорее они будут иметь тенденцию объединения по таксономическим группам. Определенные семейства вымирание затронет в гораздо большей степени. Это объясняется тем, что виды одного семейства имеют тенденцию к экологическому единству — они часто занимают сходные места обитания и ниши и географически близки. Результатом экологической и географической зависимости видов одного семейства является следующее: когда вследствие различных причин данный вид исчезает, возрастает вероятность того, что следующий вид исчезнет в этом же семействе. Статистический эффект этой неслучайности на разрежение определяется тем, сколько семейств останется после серии процессов вымирания: будет исчезать больше семейств, чем можно было бы предположить, исходя из разрежения.

Пытаться скорректировать это смещение разрежения, не имея множества дополнительных данных по экологии и географии тропических видов, невозможно. Ниже я приведу аргументы, подтверждающие, что наличие таких данных помогло бы нам гораздо легче оценить угрозу тропическим видам, не обращаясь за помощью к статистическим приемам. Но тропические виды так плохо изучены (N. R. S., 1980), что едва ли мы сможем получить такие данные раньше, чем через столетие. Вследствие этого я попытался оценить смещение, вносимое в разрежение статистическим влиянием вычислительного моделирования вымирания. Случайным образом устраняя виды из известного числа распределений с различной степенью моделированного влияния, я сравнивал число оставшихся семейств с числом семейств, получаемых из уравнения (2). В результате исчезало вдвое больше семейств, чем можно было предполагать только из действия разрежения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты представлены в табл. 1. В сумме по этим методам можно предсказать, что к 2000 г. неотропические леса настолько сократятся, что в неопределенном будущем это приведет к массовому вымиранию как птиц, так и растений, но не в масштабе крупнейшего геологического вымирания (см. ниже). Если удалось бы привести в равновесие число видов птиц и растений с площадью лесов, оставшихся к тому времени, то можно было бы предположить конечные потери всех видов растений в размере 15% и всех семейств растений в размере 2%. Для птиц Амазонии вымирание коснулось бы примерно 12% видов и 1% семейств. Эти цифры обозначают около 15 тыс. видов растений и 100 видов птиц. Однако такое равновесие никогда не будет достигнуто, так как оно может наступить при условии, что изменение лесов прекратится к 2000 г. Поскольку оно будет продолжаться и после этого, то конечное равновесие будет представлять гораздо более мрачную картину.

Таблица 1

Предполагаемое вымирание среди растений и наземных птиц влажных неотропических лесов Амазонии

Предполагаемое вымирание	A	S	E (F)
Растения			
Исходное	1,000	92,128	239
Год 2000-ный	0,528	78,534	233,70
Конечный результат	0,013	31,662	204,78
Птицы			
Исходное	1,000	704	40
Год 2000-ный	0,593	618	39,44
Плейстоценовые рефугиумы	0,160	445	37,46
Конечный результат	0,009	217	29,54

Примечание. A — часть исходной площади, S — равновесное число видов, E (F) — предполагаемое число семейств. Показатели разреженности уменьшены числа семейств удвоены.

Если современные темпы изменения сохраняются, то все леса, за исключением рефугиумов, будут уничтожены на протяжении следующего столетия. На этом этапе оставшаяся площадь будет такова, что после установления равновесия около 66% видов и 14% семейств неотропических растений погибнут. Для птиц Амазонии аналогичная статистика показывает исчезновение 69% всех видов и 26% семейств.

ОБСУЖДЕНИЕ

По поводу приведенных выше оценок следует отметить три момента. Мною пока не рассмотрена раздробленность. Площадь лесов не только уменьшится, но будет также раздроблена на множество маленьких островов. Если теория рефугиумов верна, то эта растущая инсультация может привести через достаточно длительный период времени к возникновению новых видов. Например, уменьшение площади Амазонии на 84% с настоящего времени до рефугиумов плейстоцена привело бы, согласно уравнению (1), к равновесию с менее чем 37% видов. Однако сопутствующее увеличение количества островов с 4 до 10 с площадью, указанной на рисунке, приведет к тому, что мы сможем предсказать по методу Симберлоффа и Абеля (Simberloff, Abele, 1976a) увеличение числа видов на 70% (если бы все аллопатрические популяции выжили и дали виды).

Я скептически отношусь к тому, что увеличение инсультации тропических лесов приведет к увеличению биотического разнообразия. Хотя нельзя отрицать тот факт, что видообразование может происходить довольно быстро, данных, говорящих за это, слишком мало. Напротив,

большинство эволюционистов, по моему мнению, согласились бы с тем, что процесс видообразования обычно требует столетий, если не миллионов лет. Поэтому любое увеличение многообразия посредством инсультации произойдет в очень далеком будущем. Но, я полагаю, другой аспект инсультации тропических лесов уменьшит или уничтожит даже это увеличение.

Растущая инсультация с сопутствующим уменьшением площади (что является будущим тропических лесов), несомненно, приведет к тому, что острова станут слишком малы, чтобы сохранить многие из исходных видов (Simberloff, Abele, 1976a, 1982; Simberloff, Gotelli, 1984). Мы еще не знаем точно, насколько малы должны быть острова, чтобы они не могли долго поддерживать большую часть их биоты. Эти сведения носят эмпирический характер, и в настоящее время намечаются исследования в данном направлении.

Шаффер (Shaffer, 1981) на основании большого числа литературных данных приходит к заключению, что каждый вид имеет «критический размер популяции», ниже которого она вряд ли может выжить. Различные стохастические силы, как генетические, так и средовые, обрекают малочисленные популяции на гибель. Пока не существует данных, которые позволяют оценить критические размеры популяций (или связанные с ними критические площади) для тропических растений, но для птиц существуют два указания на то, что некоторые виды требуют больших площадей. Остров Барро Колорадо в оз. Гатун образовался, когда р. Чагрес была запружена в связи с постройкой Панамского канала (Karr, 1982). Некоторые виды птиц с тех пор исчезли. Так как эта площадь была раньше частично обработана и теперь претерпевает сукцессию, можно предположить, что изменения в среде обитания оказались причиной вымирания (Simberloff, Abele, 1976a, b), но ряд лесных видов также исчез (Willis, Eisenmann, 1979). Некоторые из них, возможно, погибли в результате того, что численность популяций упала ниже критического уровня. Например, некоторые муравьеловковые (Formicariidae) исчезли, вероятно, из-за того, что остров площадью всего в 17 км² не имел достаточного количества муравьев, чтобы прокормить их. Лавджой и сотр. (Lovejoy et al., 1983) положили начало эксперименту в Бразилии, который должен пролить свет на связь критических размеров популяции и площади, занимаемой ею. Они создали острова различных размеров, убрав окружающий лес, и наблюдают за последующими биотическими изменениями. Два вида муравьеловковых (Formicariidae) уже исчезли с наименьших островов (площадь 1 и 10 га).

Необходимо провести гораздо больше эмпирических исследований такого типа, чтобы определить критические площади для тропических птиц и растений, но вряд ли такие исследования будут финансироваться. Тем не менее представляется возможным, что многие виды не смогут выжить на островах тропических лесов, размер которых будет доминировать в следующем столетии при современных темпах уничтожения. Безусловно, многие уже образованные рефугиумы меньше по площади, чем даже о. Барро Колорадо.

О том, сколько времени понадобится для достижения равновесия видового разнообразия, указанного в табл. 1, можно только гадать. Даймонд (Diamond, 1972) и Тербог (Terborgh, 1974) считают, что периоды релаксации для достижения нового равновесия орнитофауны океанических островов требуют порядка 10 тыс. лет после уменьшения площади и (или) инсультации в результате поднятия уровня моря. Абель и Коннор (Abele, Connor, 1979) указывают на многочисленные статистические ошибки и спорные предположения, лежащие в основе этих оценок, и высказывают предположение, что период релаксации будет, вероятно, намного короче. Печально, что помимо нескольких непосредственных экспериментов на очень малых системах (например, Simberloff, 1976) имеющиеся данные не дают обоснованного ответа о времени, необходимом для установления равновесия. Поскольку вымирание обычно происходит быстрее на малых изолированных островах, возмож-

Таблица 2
Массовое вымирание в геологическом прошлом

Период	Таксон	Максимальная длительность, млн. лет	Исчезнувшие семейства, %
Поздний ордовик	Морские животные	5	12
Поздний девон	То же	25	14
Поздняя пермь	»	22	52
Поздний триас	»	5	12
Поздний мел	»	6	11
Плейстоцен (Великий Американский)	Млекопитающие Нового Света	3	27

Примечание. Данные из Маршалла и др. (Marshall et al., 1982) и Роупа и Сепкоского (Raup, Sepkoski, 1982).

но, и уравнивание произойдет тем быстрее, чем меньше изолированные острова в системе. Кроме приведенных выше, не существует почти никаких основных принципов или обобщений. Несомненно, релаксация потребует различного времени для различных таксонов. Я полагаю, например, что потеря видов растений на пути достижения нового равновесия произойдет медленнее, чем потеря видов животных, так как растения часто очень долго живут и имеют вегетативное размножение. Критические размеры популяций растений обычно бывают меньше, чем у животных, опять же отчасти потому, что многие растения могут размножаться вегетативно. Поэтому небольшой остров обитания быстрее потеряет животных, чем растения. Другие соображения, возможно, позволят сделать некоторые предположения о видовых системах. Но пока не получены новые данные, вопрос о времени уравнивания остается открытым.

Однако даже если уравнивание займет 10 тыс. лет, предполагаемое исчезновение тропических лесов (табл. 1) вполне сравнимо с величайшими массовыми историческими вымираниями. Массовые вымирания растений плохо документированы (Newell, 1962, 1967), но ряд массовых вымираний животных (Newell, 1962, 1967; Schopf, 1974; Raup, Sepkoski, 1982; Marshall et al., 1982) хорошо известен (табл. 2). Предполагаемые причины колеблются от космических (радиация или метеориты) до нормальных экологических (изменение местообитания или нехватка ресурсов), но в целом нет ни одного общепринятого объяснения. Изменения площади и степень инсультации также привлекались для объяснения причин различных массовых вымираний (Moore, 1954; Flessa, Imbrie, 1973; Simberloff, 1974; Schopf, 1974, 1979), хотя Яблонский (Jablonski, 1984) показывает, что изменения площади сами по себе не являются достаточным объяснением. Какими бы ни были причины массовых геологических вымираний, видно, что предполагаемое вымирание растений и птиц не тропических лесов имеет вполне сравнимую амплитуду (табл. 2): фактически только пермское вымирание явно значительнее.

Рассмотрение данных об ископаемых не позволяет точно установить время вымирания: геологические масштабы охватывают миллионы лет, хотя вымирание могло произойти быстрее. Следовательно, по времени, указанном в табл. 2, нельзя сказать, что предстоящее тропическое вымирание, даже если оно потребует 10 тыс. лет, будет происходить быстрее, чем в прошлом. За последнее время возник интерес к возможности влияния метеоритов на некоторые массовые вымирания, особенно происшедшие в конце мелового периода (Lewin, 1983). Однако маловероятно, что все вымирания можно объяснить таким образом, и даже 10-тысячелетнее массовое вымирание было бы быстрым по сравнению с традиционной временной шкалой.

Очевидно, что угрожающее уничтожение тропических лесов может быть таким же внезапным и по размеру, и по скорости, как крупнейшие

катастрофы в течение истории существования жизни. Тогда возникает вопрос, почему, как утверждает Симон (см. Naas, 1983), существует так мало данных о вымираниях. Дело заключается в незнании в основном трех моментов. Во-первых, большинство тропических видов не было даже научно описано, поэтому и нельзя продемонстрировать их исчезновение. Точное соотношение описанных и неописанных видов можно оценить только приблизительно, но, вероятно, не будет слишком ошибочным предположить, что на каждый известный вид приходится около шести неизвестных (N. R. C., 1980; Raven, 1983). Следовательно, если бы мы знали, сколько известных нам видов вымерло, мы должны бы были умножить это число по крайней мере на шесть. На самом деле, вероятно, неизвестные виды имеют меньшие ареалы и более специальные требования к среде обитания, чем известные, поэтому и они могут иметь гораздо более высокие темпы вымирания.

Во-вторых, мы едва ли можем знать о времени вымирания известных видов. Обычно так мало сведений об их биологии, что, будь у нас время, возможности и желание узнать, где их искать, мы все равно не могли бы многое выяснить. Места их обитания и распространения мало известны, а размеры их популяции — еще меньше. Как же мы узнаем, что последняя особь вида исчезла? Полемика вокруг вопроса, является ли белоклювый дятел (*Campephilus principalis*) вымершим на юго-востоке США, освещает эту проблему (Greenway, 1967). Если мы даже не можем быть уверены на протяжении многих лет, существуют ли еще яркие большие птицы с эффектными повадками в населенных районах, где много наблюдателей за птицами, как можно надеяться сделать подобные выводы об огромном большинстве видов в тропиках, которые так мало изучены? Потребуется экстраординарные биологические знания, чтобы на основании данных об учете численности можно было утверждать, что вид исчез.

Можно рассуждать на косвенные доказательства исчезновения вида. Если нам известна географическая область распространения вида и его потребности, можно предположить, что вымирание произошло, когда необходимые местообитания в пределах ареала перестали существовать, и для этого не требуется проводить учет численности. Хилти (Hilty, 1983) использовал именно этот метод, чтобы определить, что некоторые колумбийские птицы или уже вымерли, или вымрут до конца нашего столетия. Например, одна из древесных куриц (гокко *Penelope perspicax*) — большая птица, живущая в лесах в верхней части долины Каука. Непосредственное рассмотрение этой области показывает, что здесь лесов вообще не осталось; на протяжении многих лет этих птиц там не видели. Похоже, что они вымерли, хотя этого и нельзя доказать. Гораздо большая часть неотропических птиц по сравнению с неарктическими имеют очень незначительные ареалы (Terborgh, Winter, 1982), и это заставляет нас предположить, что уничтожение естественной среды в тропиках быстрее приведет к вымиранию птиц. Однако есть еще и третья сторона вопроса, мешающая нам использовать эти косвенные данные для доказательства вымирания. Для большинства неотропических птиц мы недостаточно хорошо знаем их ареалы и требования к среде обитания, а для других таксонов ситуация еще хуже. Например, для известных видов растений большинство ареалов нанесено на карту ареалов проходит вдоль рек, так как это были основные маршруты ученых. Для известных видов насекомых большинство ареалов нанесено на нескольких точках на карте, где приходилось работать коллекционерам.

В целом неудивительно, что у нас мало положительных доказательств того, что вымирание происходит по мере разрушения тропических лесов. Действительно, имея определенные сведения, необходимые для обеспечения такого доказательства, было бы удивительно, если бы мы смогли зафиксировать такое вымирание, даже если бы оно происходило в исключительных масштабах. Соответственно отсутствие доказательств вымирания нельзя рассматривать как несуществующую опасность массового вымирания.

Многие рассмотрены только возможные результаты от изменения площади и инсультации. Поскольку тропические леса все больше разрушаются и разделяются на части, изменения естественной среды здесь, вероятно, будут происходить как в больших, так и в малых масштабах, что обязательно приведет к ускорению вымирания в тропиках и, возможно, даже в других районах. В локальном масштабе, как, например, показали Лавджой и др. (Lovejoy et al., 1983), малые тропические «острова» леса, окруженные вырубками, увеличивают ветровал, что в свою очередь дает косвенное доказательство того, что такие изменения ведут к гибели и других деревьев на этих островах. Джордан (Jordan, 1982) показал, что очищенные от лесов участки в тропиках страдают от огромных потерь калия, магния и азота из-за выщелачивания, и предполагает, что современная лесная практика порубок так изменит почву, что ее восстановление будет очень долговременным процессом. Если вырубки достаточно велики, то исходная растительность может никогда больше не вырасти. Майерс (Myers, 1980, 1981) и Эштон (Ashton, 1981) разработали примерный сценарий, по которому крупномасштабная рубка леса воздействует на гидрологию и другие климатические факторы на больших площадях и может вызвать многочисленные вымирания. Недавно Салати (Salati) высказал предположение, что уменьшение лесистости Амазонии так повлияет на региональное испарение, что большая часть тропиков Южной Америки станет суше и вследствие этого произойдет увеличение наводнений (Webster, 1983). Не поддается сомнению и то, что изменения такого масштаба подействуют даже на выпадение дождей в Северном полушарии. Вудвелл и др. (Woodwell et al., 1983) утверждают, что обезлесение, особенно в тропиках, является основной биотической причиной увеличения двуокиси углерода в атмосфере, так что тропическое обезлесение послужит, возможно, основной причиной глобального потепления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеются все основания полагать, что разрушение тропических лесов в Южной Америке уже привело к волне вымираний, которые окончатся массовым вымиранием, сравнимым с таковым в геологическом прошлом. Простые биогеографические рассуждения уменьшения площади и увеличения инсультации заставляют предполагать, что в течение следующего столетия создадутся все условия для вымирания примерно $\frac{2}{3}$ всех видов тропических растений и птиц. Нельзя точно предсказать период времени, на протяжении которого оно произойдет. Но даже если это вымирание продолжится более 10 тыс. лет (видимо, верхний предел), то оно превзойдет все вымирания, за исключением пермского. Сопутствующие изменения естественной среды могут обострить положение: большее число видов исчезнет и весь процесс ускорится. Сейчас мы не можем доказать, что в тропических лесах происходят массовые вымирания, но это говорит скорее о нашем незнании биологии тропических видов, чем указывает на то, что все обстоит благополучно. Получить же необходимые сведения, указывающие на наличие вымирания, невозможно при современных экономических и человеческих ресурсах.

Элвин Джентри и Дж. В. Ремсен (Alwin Gentry, J. V. Remsen) предоставили мне ценные данные, а Петер Рэйвен, Норман Майерс, Гари Грэйвс, Стив Хилти, Дэйв Роуп и Дэйв Вэб (Peter Raven, Norman Myers, Gary Graves, Steve Hilty, Dave Raup, Dave Webb) дали ценные советы по некоторым проблемам данного анализа. Я приношу свою благодарность Алексею Яблокову за содействие в публикации этой работы.

Перевод М. Н. Горбачевой

ЛИТЕРАТУРА

- Симберлофф Д. Теория островной биогеографии и проектирование охраняемых территорий.— Экология, 1982, № 4, с. 3—13.
 Abele L. G., Connor E. F. Application of island biogeography theory to refuge design: Making the right decision for the wrong reasons/Ed. Linn R. M.—Proc. of the First

- Conf. on Sci. Res. in the National Parks. V. I. Wash.: U. S. Department of the Interior., 1979, p. 89—94.
 Ashton P. S. Techniques for the identification and conservation of threatened species in tropical forests.— In: The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. N. Y.: Wiley, 1981. p. 155—164.
 Benson W. W. Alternative models for infrageneric diversification in the humid tropics: Tests with passion vine butterflies/Ed. Prance G. T.— In: Biological Diversification in the Tropics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982, p. 608—640.
 Beven S., Connor E. F., Beven K. Avian biogeography in the Amazon Basin and the biological model of diversification.— J. Biogeogr., 1984, in press.
 Connor E. F., McCoy E. D. The statistics and biology of the species — area relationship.— Amer. Naturalist, 1979, v. 113, p. 791—833.
 Connor E. F., McCoy E. D., Cosby B. J. Model discrimination and expected slope values in species-area studies.— Amer. Naturalist, 1983, v. 122, p. 789—796.
 Diamond J. M. Biogeographic kinetics: Estimation of relaxation times for the avifaunas of Southwest Pacific islands.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 1972, v. 64, p. 57—63.
 Endler J. A. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy?— In: Biological Diversification in the Tropics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982, p. 179—200.
 Flessa K. W., Imbrie J. Evolutionary pulsations: Evidence from Phanerozoic diversity patterns.— In: Implications of Continental Drift for the Earth Sciences. V. I. L.: Acad. Press, 1973, p. 247—285.
 Gentry A. Extinction and conservation of plant species in tropical America: A phytogeographical perspective.— In: Systematic Botany, Plant Utilization, and Biosphere Conservation. Uppsala, Sweden: Almqvist and Wiksell, 1979, p. 115—126.
 Gómez-Pompa A., Vázquez-Yanes C., Guevara S. The tropical rainforest: A non-renewable resource.— Science, 1972, v. 177, p. 762—765.
 Greenway J. C. Extinct and Vanishing Birds of the World. N. Y.: Dover, 1967.
 Haas R. B. Global deforestation.— Resources, 1983, № 74, p. 4—8.
 Haffer J. Speciation in Amazonian forest birds.— Science, 1969, v. 165, p. 131—137.
 Heck K. L., Jr., van Belle G., Simberloff D. Explicit calculation of the rarefaction diversity measurement and the determination of sufficient sample size.— Ecology, 1975, v. 56, p. 1459—1461.
 Hilty S. L. Zoogeographic changes in Colombian avifauna: A preliminary blue list. N. Y., 1983.
 Jablonski D. Mass extinctions, hypothesis testing, and the fossil record: Ecologic and biogeographic patterns as critical data.— In: Dynamics of Extinction. N. Y.: Wiley, 1984.
 Jordan C. F. Rich forest, poor soil.— Garden, 1982, v. 6(1), p. 11—16.
 Karr J. R. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: A reassessment.— Amer. Naturalist, 1982, v. 119, p. 220—234.
 Lanly J.-P. Tropical Forest Resources — FAO. Forestry Paper. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1982, № 30.
 Lawin R. Extinctions and the history of life.— Science, 1983, v. 221, p. 935—937.
 Lovejoy T. E., Bierregaard R. O., Rankin J. M., Schubart H. O. R. Ecological dynamics of forest fragments.— In: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Oxford: Blackwell, 1983.
 Marshall L. G., Webb S. D., Sepkoski J. J., Raup D. M. Mammalian evolution and the Great American Interchange.— Science, 1982, v. 215, p. 1351—1357.
 Moore R. C. Evolution of late Paleozoic invertebrates in response to major oscillations of shallow seas.— Bull. Mus. Compar. Zool., 1954, v. 112, p. 259—286.
 Myers N. Conversion of Moist Tropical Forests: Wash.: National Acad. of Sci. U. S. A., 1980, D. C.
 Myers N. Conservation needs and opportunities in tropical moist forests.— In: The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. N. Y.: Wiley, 1981, p. 141—154.
 Newell N. D. Paleontological gaps and geochronology.— J. Paleontol., 1962, v. 36, p. 592—610.
 Newell N. D. Revolutions in the history of life.— Geol. Soc. Amer. Spec. Papers, 1967, v. 89, p. 63—91.
 N. R. C. Research Priorities in Tropical Biology. National Research Council U. S. A. Wash.: National Acad. of Sci. USA, 1980, D. C.
 Prance G. T. Forest refuges: Evidence from woody angiosperms.— In: Biological Diversification in the Tropics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982, p. 137—159.
 Raup D. M. Taxonomic diversity during the Phanerozoic.— Science, 1972, v. 177, p. 1065—1071.
 Raup D. M. Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications.— Science, 1979, v. 206, p. 217—218.
 Raup D. M., Sepkoski J. J. Mass extinctions in the marine fossil record.— Science, 1982, v. 215, p. 1501—1503.
 Raven P. H. Ethics and attitudes.— In: Conservation of Threatened Plants. Plenum/Eds Simmons J. B. et al. N. Y.; L., 1976, p. 155—179.
 Raven P. H. The challenge of tropical biology.— Bull. Entomol. Soc. Amer., 1983, v. 29, p. 5—12.
 Schopf T. J. M. Permo-Triassic extinctions: Relation to sea-floor spreading.— J. Geol., 1974, v. 82, p. 129—143.
 Schopf T. J. M. The role of biogeographic provinces in regulating marine faunal diversity through geologic time.— In: Historical Biogeography Plate Tectonics and the

- Shaffer M. L. Minimum population sizes for species conservation.—Bioscience, 1981, v. 31, p. 131—134.
- Simberloff D. Permo-Triassic extinctions: Effects of area on biotic equilibrium.—J. Geol., 1974, v. 82, p. 267—274.
- Simberloff D. Experimental zoogeography of islands: Effects of island size.—Ecology, 1976, v. 57, p. 629—648.
- Simberloff D. Use of rarefaction and related methods in ecology.—In: Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses. ASTM STP 652. Philadelphia: Amer. Soc. for Testing and Materials, 1978, p. 150—165.
- Simberloff D., Abele L. G. Island biogeography theory and conservation practice.—Science, 1976a, v. 191, p. 285—286.
- Simberloff D., Abele L. G. Island biogeography and conservation: Strategy and limitations.—Science, 1976b, v. 193, p. 1032.
- Simberloff D., Abele L. G. Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation.—Amer. Naturalist, 1982, v. 120, p. 41—50.
- Simberloff D., Gotelli N. Effects of insularisation on plant species richness in the prairie-forest ecotone.—Biol. Conserv., 1984, in press.
- Simpson B. B., Haffer J. Speciation patterns in the Amazonian forest biota.—Annual Rev. Ecol. and Systemat., 1978, p. 497—518.
- Sommer A. Attempt at an assessment of the world's moist tropical forests.—Unasylva, 1976, v. 28, p. 5—24.
- Soule M. E. Thresholds for survival: Maintaining fitness and evolutionary potential.—In: Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Massachusetts: Sinauer, Sunderland, 1980, p. 151—169.
- Strong D. R. Comment.—In: Biological Diversification in the Tropics/Ed. Prance G. T. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982, p. 157—158.
- Sugihara G. S. CA^z , $z=1/4$: A reply to Connor and McCoy.—Amer. Naturalist, 1981, v. 117, p. 790—793.
- Terborgh J. Preservation of natural diversity: The problem of extinction prone species.—Bioscience, 1974, v. 24, p. 715—722.
- Terborgh J., Winter B. Evolutionary circumstances of species with small ranges.—In: Biological Diversification in the Tropics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982, p. 587—600.
- Webster B. Forest's role in weather documented in Amazon.—New York Times, 1983, July 5, p. 13.
- Willis E. O., Eisenmann E. A revised list of birds on Barro Colorado Island. Panama.—Smithsonian Contributions to Zoology, 1979, v. 291, p. 1—31.
- Woodwell G. M., Hobbie J. E., Houghton R. A., Melillo J. M., Moore B., Peterson B. J., Shaver G. R. Global deforestation: Contribution to atmospheric carbon dioxide.—Science, 1983, v. 222, p. 1081—1086.

Университет штата Флорида,
Отделение биологии,
Таллахасс, США

Поступила в редакцию
25.III.1984

MASS EXTINCTION AND THE DESTRUCTION OF MOIST TROPICAL FORESTS

DANIEL SIMBERLOFF

Department of Biological Science Florida State University
Tallahassee, Florida, U. S. A.

Summary

The problem of tropical forests destruction is considered and the difficulties of the estimation of the destruction rate and consequences are discussed. Simple biogeographic considerations of area reduction and increasing insularization suggest that within the next century all conditions will have been met for a subsequent elimination of perhaps 2/3 of all tropical plant and bird species. One cannot predict well the length of time over which these extinctions will occur, but even they were spread out over 10 000 years, which is likely an extreme upper limit, this extinction event would rank with all but the late Permian extinction. The lack of evidence of extinction occurring as tropical forests are destroyed is a function of our ignorance of the biology of tropical species rather than an indication that all is well.

УДК 591.174+591.173:577.3

ЭНЕРГЕТИЧЕСКАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПОЛЕТА И ПЛАВАНИЯ

В. Г. ГОРШКОВ

Эффективность α передвижения при больших скоростях u совпадает с отношением механической мощности (Tu) к метаболической (Q). Тяга $T = -D(\theta) + mg \sin \theta$, где θ — угол подъема, $D(\theta)$ — сопротивление. Измерение Q и скорости u при передвижении на тредбанах и в аэродинамических трубах с разными углами наклона θ не дает возможности определить эффективность α , ибо $D(\theta) \neq D(0)$. Вычисление α в предположении $D(\theta) = D(0)$ приводит к завышениям значения α , вплоть до бессмысленных $\alpha > 1$.

При больших скоростях полета животных индуцированное сопротивление мало и коэффициент сопротивления s близок к постоянной величине. При $s = c^m$, где c^m — известная величина для неживых моделей, по измеренным значениям массы тела, метаболической мощности и скорости полета найдены эффективности полета α для различных животных. Корреляция α с массой имеет вид $\lg(\alpha/\alpha_{\max}) = \alpha_1 \lg(m/m_{\text{кр}})$, $\alpha_{\max} = 0,25$, где $\alpha_1 = 0,29 \pm 0,042$, $m_{\text{кр}} = 3,2$ кг в полете и $\alpha_1 = 0,30 \pm 0,021$, $m_{\text{кр}} = 260$ кг в ходьбе — беге. Наклон α_1 не зависит от величины c^m . Масса $m_{\text{кр}}$ зависит от выбора величины c^m . Эта масса является универсальной, не зависящей от вида передвижения при условии, что $c_r/c \geq 5$, где c_r и c — истинные коэффициенты сопротивления воздуха для живых животных в беге и полете соответственно. Эмпирические данные для плавания также не противоречат универсальной зависимости α от m .

В горизонтальном полете и плавании с постоянной скоростью (u) механическая мощность передвижения затрачивается на компенсацию диссипации (теплового рассеяния) энергии вне организма при соприкосновении поверхности тела с молекулами окружающей среды (воздуха и воды). Значительная часть энергии передается среде в виде волн деформации и турбулентных потоков, которые подвергаются диссипации уже после прохождения передвигающегося тела. Диссипацию генерируемой мышцами механической мощности внутри организма невозможно отделить от диссипации всей метаболической мощности, поэтому она не включается в механическую мощность передвижения. Диссипация энергии вне организма равна произведению плотности потока энергии $\rho_c \frac{u^2}{2} \cdot u$ (ρ_c — плотность среды) на эффективную поверхность сопротивления тела со средой cs . Так как коэффициент сопротивления s определяется экспериментально, поверхность s удобно выбрать универсальным образом (Pennycuik, 1969) в виде ¹

$$s \equiv l^2, \quad l \equiv (m/\rho)^{1/3}, \quad (1)$$

где m и ρ — масса и плотность животного. Коэффициент сопротивления s отличается легко вычисляемым, не зависящим от l множителем порядка единицы от коэффициента лобового сопротивления C как для обычных тел, для которых C определяется при s , равной наибольшему поперечному сечению, так и для обтекаемых тел, для которых C определяется при s , равной полной поверхности тела (Pennycuik, 1969; Александер, 1970; Алеев, 1976).

Эффективность передвижения. Метаболическую мощность $Q(u)$ передвигающегося со скоростью u животного запишем в виде (Горшков, 1983):

$$Q(u) \equiv (A+1)q, \quad A \equiv a+b, \quad (2)$$

$$b \equiv Q(u \rightarrow 0)/q - 1,$$

¹ Знак тождества ($\equiv$) везде означает определение новых вводимых величин, т. е. замену переменных; равенства соответствуют законам природы.