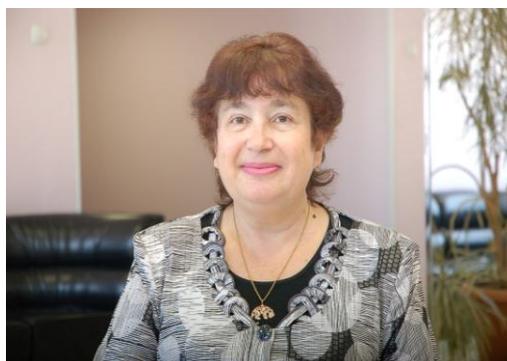






**Пушкарь Владимир Степанович** – доктор географических наук, зав. лабораторией стратиграфии кайнозоя Дальневосточного геологического института ДВО РАН, профессор кафедры экологии ВГУЭС и кафедры динамической геологии ДВГУ, член-корреспондент Российской Академии естественных наук. Специалист в области микропалеонтологии (диатомовые водоросли), биостратиграфии и палеоэкологии, автор около 250 научных работ, в том числе 12 монографий.

**Якименко Людмила Владимировна** – доктор биологических наук, заведующая кафедрой экологии и природопользования Владивостокского государственного университета экономики и сервиса, академик Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности. Специалист в области генетики, эволюционной зоологии, эколого-генетической безопасности и экологического образования. Автор более 100 научных работ, в том числе двух монографий.



Федеральное агентство по образованию  
Владивостокский государственный университет  
экономики и сервиса

---

**В.С. ПУШКАРЬ**  
**Л.В. ЯКИМЕНКО**

# **ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

*Рекомендовано Дальневосточным  
региональным учебно-методическим  
центром (ДВ РУМЦ) в качестве  
учебного пособия для студентов вузов  
региона*

Владивосток  
Издательство ВГУЭС  
2010

**Рецензенты:** **Б.В. Преображенский**, д-р геол.-минерал. наук, главный научный сотрудник Тихоокеанского института географии ДВО РАН, заслуженный эколог России;  
**Н.К. Христофорова**, профессор, д-р биол. наук, зав. кафедрой общей экологии АЭМББТ Дальневосточного государственного университета

**Пушкарь, В.С., Якименко, Л.В.**

П 91 ЭКОЛОГИЯ [Текст] : учебное пособие. – Владивосток : Изд-во ВГУЭС, 2010. – 260 с.

ISBN 978-5-9736-0158-4

В учебном пособии последовательно представлены основные разделы современной междисциплинарной науки – экологии, изучающей сложнейшие механизмы и закономерности устойчивого существования экосистем различного уровня, а также проблемы, возникающие при взаимодействии человеческой цивилизации с биосферой.

Для студентов вузов, изучающих основы экологии и современную экологическую ситуацию в рамках курсов «Экология», «Общая экология», «Экология организмов» и «Введение в специальность «Экология», и всех интересующихся проблемами современной экологии.

ББК 20.1

ISBN 978-5-9736-0158-4

© Издательство Владивостокский  
государственный университет  
экономики и сервиса, 2010

© Пушкарь В.С., Якименко Л.В., 2010

*Поля и пестрые цветы,  
И с гор струящиеся воды –  
Отдельно взятые черты  
Всецельно дышащей природы:  
Какая вас связала нить,  
Одна другой светлей и краше?  
Каким законом объяснить  
Родство таинственное наше?*

*А. К. Толстой*

## **ВВЕДЕНИЕ**

---

**В** 1866 г. Э. Геккель впервые употребил слово «экология», обозначив им новую биологическую науку, изучающую взаимоотношения организмов и окружающей их среды. Но этот крупнейший мыслитель XIX века и предположить не мог ее триумф, начавшийся во второй половине XX века. Это слово, многократно повторенное газетами и журналами всего мира, положило начало новому мышлению, а сама основанная Геккелем наука проникла во многие области естествознания, превратившись в целое мировоззрение – философию природы.

В современном обществе под влиянием средств массовой информации экология часто идентифицируется со средой и ее состоянием, причем во многих случаях с загрязненной. Часто можно слышать нелепые выражения, особенно со стороны чиновников, что в городах «плохая экология», что «экология данного региона не отвечает санитарным нормам», «экология души и тела». Экология – это не среда, экология – это наука. Она не может быть плохой или хорошей.

Экология – символ нашего времени. Действительно, об экологии говорят сейчас буквально все, понимая под экологией в большинстве случаев любое взаимодействие человека и природы или ухудшение качества среды, вызванное его хозяйственной деятельностью. Можно соглашаться с таким пониманием экологии, а можно решительно его оспаривать, но нельзя не признать, что совершенно независимо от популярности или непопулярности слова «экология» (среди журналистов и политических деятелей) уже давно существует и развивается наука экология, имеющая собственные цели, объекты и методы исследования.

На всех стадиях своего развития человек был тесно связан с окружающим миром. Но с тех пор как появилось высокоиндустриальное общество, опасное вмешательство человека в природу резко усилилось, расширился объем этого вмешательства, оно стало многообразнее и сейчас грозит стать глобальной опасностью для человечества. Поэтому в современном сложном, динамичном и полном противоречивых тенденций мире острейшей проблемой стала проблема взаимоотношений человечества и природы.

Человек как социальный и довольно мощный антропогенный фактор биотической среды способен влиять на изменение экосистем различных уров-

ней, выводя их из состояний устойчивости. Довольно частые вмешательства человека в природу и несоблюдение правил корректной игры с природой несет катастрофический характер (Чернобыльская АЭС, нефтяные загрязнения Мирового океана, землетрясения, бесконтрольное захоронение ядерных отходов и мн.др.), что может привести к гибели цивилизации и исчезновению человека как биологического вида.

Поэтому экология, являющаяся фундаментальной наукой о Природе, приобретает огромный вес в развитии современного естествознания и гармоничном развитии цивилизации.

А.И. Тихонов (Тихонов, 2002) не без тревоги пишет, что без понимания сути феномена жизни нам не понять причин противостояния человека и природы. Нам не найти истоков экологического кризиса, а значит, не уйти от катастрофы, грозящей не только человечеству, но и жизни в целом на планете Земля.

Много слов говорится о том, что человек должен жить в гармонии с природой. Но что это значит – жить в гармонии? Современный человек уже не похож на своих предков, которые жили по принципам веры, его не соблазнишь красивыми призывами, он требует доказательств и обоснований.

Действительно, зачем нам природа? Мы превратим Землю в пустыню, но зато украсим ее изысканными архитектурными сооружениями. А уж если совсем станет невозможно от перенаселенности, то мы начнем осваивать космос, неся ему блага земной цивилизации. А если космос нас не пустит? Много ли мы знаем о нем? Да и сможет ли человек длительно существовать в условиях космических станций и пресловутых «городов под куполом», на которые возлагается сегодня так много надежд? Ведь недаром же один из законов экологии гласит: «Любые попытки человечества решить свои проблемы в одиночку, без сохранения всего разнообразия жизни даже самыми современными и фантастическими средствами, однозначно не состоятельны».

Стремительный научно-технический прогресс требует активного вмешательства в природу. Достаточно назвать только добычу полезных ископаемых и освоение околоземного пространства, бурное развитие нанотехнологий и генной инженерии. Но как обезопасить хрупкую природу от столь мощной геологической силы, как человек?

Становится все более ясным, что человек очень мало знает о среде, в которой он живет, особенно о механизмах, которые формируют и сохраняют среду. Раскрытие этих сложных механизмов – одна из важнейших задач современной экологии и экологического образования. Ясно, что она может решаться лишь при условии изучения не только среды, но и ее обитателей, их образа жизни и возникающей при этом всей сложности взаимоотношений.

Предмет экологии, в отличие от некоторых других наук, известен всем и каждому. Научная же экология должна по-своему подходить к каждому из трех отчетливо выделяемых уровней биологической иерархии – к особям, популяциям особей и образуемым популяциями сообществам. Соприкасаясь со смежными дисциплинами, она не только впитывает достижения молекулярной биологии, генетики, биохимии, этологии, геологии, географии, медицины, геополитики, философии, но и сама влияет на наши представления о многих биологиче-

ских явлениях. Т.Х. Добржанский говорил: «В биологии все наполняется смыслом лишь тогда, когда истолковывается с эволюционной точки зрения». Если это верно, то верно также то, что и в эволюции едва ли можно что-либо осмыслить, не опираясь на экологическую точку зрения, т. е. на представления о взаимодействиях между организмами и их физическим, химическим и биологическим окружением.

Содержание термина «экология», таким образом, приобрело не только биологический смысл, но и социально-политический, философский аспект. Она стала проникать практически во все отрасли знаний, с ней связывается гуманизация естественных и технических наук, она внедряется в гуманитарные области знаний, особенно в современную философию. Экология уже рассматривается не как самостоятельная дисциплина, а как целое мировоззрение, призванное пронизывать все науки, технологические процессы и сферы деятельности людей.

По словам авторов фундаментальной работы по анализу популяций М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (1989), замечательная особенность экологии состоит в том, что перед нею простирается мир неповторимого. Миллионы различных видов, мириады генетически отличных индивидуумов – и все они живут и взаимодействуют в разнообразном и непрестанно изменяющемся мире, а прелесть экологии – в бросаемом ею вызове необходимости постижения основополагающих, очевидных проблем. Постигнуть их нужно так, чтобы, признавая неповторимость и сложность всех частей природы, в то же время в сложности этой не потонуть, а отыскать закономерности и научиться делать предсказания. Как заметил Л. Бёрч, в экологии как нигде уместен совет, данный физиком Уайтхедом: «Ищи простоту, но не доверяй ей».

Развитие экологии в настоящее время идет как по пути интеграции отдельных наук (социальная экология, правовая экология, экономическая экология, экологическая психология, медицинская экология), так и по пути появления частных экологических наук (экология человека, промышленная экология, экология городов-мегаполисов и др.). Многие экологические проблемы нельзя решить только с помощью запретных мер, что может при необдуманных актах привести к экономическому спаду. Несомненно, что наряду с развитием основных концепций современной экологии необходимо повышать общий уровень экологического образования и прививать у человечества экологический образ мышления (экоразвитие).

Современная экология не ограничивается только рамками биологической дисциплины, она превращается в междисциплинарную науку, изучающую сложнейшие проблемы взаимодействия человеческой цивилизации с биосферой. Актуальность и многогранность этой проблемы, вызванной конфликтом в сложнейшей антропоэкосистеме «человек – среда» и обострением экологической обстановки в масштабах Земли, привела к «экологизации» многих естественных, технических и гуманитарных наук. Возникли такие новые направления экологии исследований, как инженерная экология, геоэкология, математическая экология, экология города, антропоэкология, социальная экология, сельскохозяйственная экология и др. Экологическими проблемами Земли в целом занимается интенсивно развивающаяся *глобальная экология*, основным объектом изучения кото-

рой является биосфера как глобальная экосистема. Современная экология тесно связана не только с естественными науками (физика, химия, геология, география и др.), но и с политикой, экономикой, правом, медициной, психологией и педагогикой. Именно в союзе с этими науками она может преодолеть детерминистскую парадигму мышления XX в. и выработать новый тип экологического сознания, коренным образом меняющего мировоззрение и поведение людей по отношению к природе.

Вполне очевидно, что для того, чтобы пользоваться дарами природы, не губя их, чтобы добывать пищу, чтобы угадывать, «что случится потом» с окружающим нас миром, мы обязаны понимать мир природы и населяющие его существа. Именно тогда мы научимся его беречь!

# Раздел 1. АУТЭКОЛОГИЯ

## Глава 1. ПРЕДМЕТ И ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ

---

### 1.1. Значение экологии как науки в современном миропонимании

Слово «экология» стало очень популярным в последнее время. Оно ежедневно мелькает на страницах газет и журналов, мы часто слышим его по радио и телевидению. Популярность экологии связана с угрожающим состоянием отношений между человеком и остальной биосферой, с проблемами охраны природы, или как стало модно говорить с «окружающей средой». Отметим, что экология в первоначальном ее понимании – не есть наука об охране окружающей среды, хотя без хорошего знания экологии вряд ли возможны крупные природоохранные мероприятия.

Что же такое ЭКОЛОГИЯ? На этот вопрос легче было бы ответить лет двадцать назад, когда слово экология использовалось только биологами. Точного определения не было, но все ученые сходились на том, что экология – это наука о взаимоотношениях организма и среды обитания. С легкой руки непрофессионалов слово «экология» стало употребляться для обозначения всех форм взаимосвязи человека и окружающей среды, в том числе и создаваемой самим человеком.

Это слово оказалось настолько удобным и емким, что им подменили такие дисциплины как охрана окружающей среды, рациональное природопользование. Слово приобрело даже важный социальный и политический смысл (экология города, экология культуры). Может быть и не надо протестовать против подобных применений этого слова, поскольку они служат благородным целям.

### 1.2. Определения экологии

Слово «экология» предложено и использовано немецким ученым-биологом Эрнстом Геккелем в его фундаментальной работе «Всеобщая морфология организмов» (1866). Происходит оно от двух греческих слов: oikos (дом, жилище) и logos (наука). В буквальном смысле слова – это наука о местообитании. Существует множество определений понятия экология, зависящих от науч-

ной предвзятости ученого. Но все они сводятся к фундаментальной основе – условиям существования живых организмов.

Итак, экология – это наука об условиях существования организмов во взаимосвязях как между собой, так и с окружающей средой. Между живыми организмами непосредственно и средой обитания происходит обмен информацией и энергией, что и формирует экосистему и обеспечивает ее структурную организацию, целостность и функционирование. С позиций уровней организации живой материи экология изучает организацию и функционирование надорганизменных биологических систем различных уровней: популяций, видов, биоценозов (сообществ), представляющих важнейшие и неотъемлемые элементы экосистем различной иерархии (от капли воды до биосферы в целом).

### 1.3. Подразделения и методы экологии

Экология пользуется методами и понятиями других биологических наук, а также математики, физики, химии, поэтому некоторые считают экологию не особой наукой, а «точкой зрения». Но подобные замечания справедливы и для других наук, в том числе и биологических. Вместе с тем многие методы, понятия, проблемы, свойственны исключительно для экологии. Швейцарский ботаник К. Шрётер предложил выделить в современной экологии два главных направления – аутэкологию и синэкологию. Популяционная экология связывает оба эти раздела. Так, если исследования в аутэкологии близки исследованиям в физиологии или биогеографии, то изучение популяций и биоценозов всецело относится к компетенции экологии.

Для оценки реакции организма на те или иные факторы среды прежде всего важны количественные данные по состоянию этих факторов (температура, соленость, влажность и т.п.). Переходя на уровень изучения экосистем и сообществ организмов, мы переходим в область **синэкологии**. Условия существования популяций, взаимосвязи популяций со средой, динамику популяций и структуру изучает **популяционная экология** (демэкология), где, наряду с методами наблюдения и описания, используются методы математической статистики. В целом же в экологии используются статистические методы оценки видового разнообразия, биоразнообразия, биомассы, оценка скоростей роста популяций, математическое моделирование состояния и функционирования экосистем, включая и их энергетику.

Следует также отметить, экология может подразделяться на общую экологию, исследующую основные принципы организации и функционирования различных надорганизменных систем, и частную экологию, сфера которой ограничена изучением конкретных групп определённого таксономического ранга. Общая экология классифицируется по уровням организации надорганизменных систем. Популяционная экология (иногда называется демэкологией, или экологией населения) изучает популяции – совокупности особей одного вида, объединяемых общей территорией и генофондом экологических сообществ. Биоценология исследует структуру и динамику природных сообществ (или ценозов) – совокупностей совместно обитающих популяций разных видов.

Биогеоценология – раздел общей экологии, изучающий экосистемы (биогеоценозы). В России и в некоторых зарубежных европейских странах биогеоценологию иногда считают самостоятельной наукой, отличной от экологии. В США, Великобритании и многих других зарубежных странах термин «экосистема» используется чаще, чем «биогеоценоз», и биогеоценология как отдельная наука там не выделяется. Частная экология состоит из экологии растений и экологии животных. Сравнительно недавно оформилась экология бактерий и экология грибов. Правоммерно и более дробное деление частной экологии (например, экология микроорганизмов, экология позвоночных, экология млекопитающих, экология зайца-беляка и т.п.). Общая экология, если в нее вкладывается только биологическая доминанта, называется биоэкологией.

Совсем недавно сформировалась экология человека и геоэкология. В отношении последней нет единой точки на предмет и задачи этой науки. Сюда с успехом можно отнести и экомониторинг, и глобальные проблемы загрязнения среды, и экологию биомов и континентов, и экологию Мирового океана. Относительно принципов деления экологии на общую и частную нет единства во взглядах учёных. По мнению некоторых исследователей, центральный объект экологии – экосистема, а предмет частной экологии отражает подразделение экосистем (например, на наземные и водные; водные подразделяются на морские и пресноводные экосистемы; пресноводные экосистемы, в свою очередь, – на экосистемы рек, озёр, водохранилищ и т.д.). Кроме общей и частной экологии выделяется и прикладная экология (оценки загрязнений среды, экомониторинг).

**Аутэкологический редуционизм.** До 50–80-х годов прошлого века в экологии господствовали концепции общей биологии. Главное внимание уделялось влиянию отдельных абиотических факторов на организмы. Действие же биотических факторов рассматривалось уже после абиотических и по своей значимости трактуется или наравне с абиотическими, или же как второстепенное. Подобная методология носит название аутэкологического редуционизма.

Суть такой методологии – все явления, касающиеся распространения и численности каких-либо организмов, можно объяснить с позиций их реакций на абиотические факторы. В этом случае экология выступает как физиология, хотя сам Геккель уже понимал значение и абиотических факторов. В его понимании экология выступала как наука об отношении организмов со средой обитания, в которую включались и биотические факторы. Эта методология сыграла свою положительную роль, дав в руки ученых огромную базу данных по влиянию абиотических факторов на организм. На основе этой методологии были выдвинуты такие основополагающие постулаты, как закон минимума Либиха и закон толерантности Шелфорда. По мере накопления данных стало ясным, что связывать динамику численности, наличие или отсутствие организмов в биоценозе только с позиций экологического редуционизма очень сложно. Поэтому на первый план было выдвинуто взаимоотношение популяций.

**Синэкологический редуционизм.** После работ В.И. Вернадского и В.Н. Сукачева встала необходимость изучения экосистем во всем разнообразии их структур и связей. На первый план выдвигается изучение взаимоотношения организмов. Этот подход даже старше термина «экология». Еще Чарльз Дарвин

говорил о большом значении биотических факторов. Задумываясь над проблемой видообразования, Дарвин был первым, кто сказал о популяции как элементарной единице видообразования (сам этот термин был введен в науку много позже). Этот шаг и был шагом к разработке нового подхода в экологии. Новое направление акцентировало свое внимание на взаимоотношениях на популяционном уровне организации живого вещества.

**Современная методология экологии.** Начиная с 20–30-х годов XX века в экологии сосуществуют экосистемный и популяционный подходы, практически исчерпывающие в своей совокупности основное ее содержание. Как следует уже из самого названия, экосистемный подход во главу угла ставит понятие экосистемы – закономерное сочетание живых и неживых компонентов, связанных потоками вещества и энергии. С точки зрения сторонников экосистемного подхода, экология – это наука об экосистемах, а любое изучаемое экологами явление представляет интерес, прежде всего, постольку, поскольку оно имеет значение для экосистемы в целом.

В становление экосистемного подхода отечественной наукой был внесен заметный вклад: достаточно назвать имя В.Н. Сукачева – автора понятия «биогеоценоз». Упрочению экосистемного подхода у нас в стране способствовало опубликование перевода обстоятельных учебных пособий Ю. Одуме «Основы экологии» (М.: Мир, 1975) и «Экология» (М.: Мир, 1986). Популяционный подход (А.В. Яблоков, А.М. Гиляров, Г.Ф. Гаузе, Н.П. Наумов и др.), концентрирующий основное внимание на популяциях, т.е. совокупностях особей одного вида, населяющих определенную территорию (или акваторию), в нашей стране получил меньшее развитие, чем экосистемный. Однако на начальном этапе этих фундаментальных исследований большую роль в его становлении сыграли работы советских исследователей Г.Ф. Гаузе и Л.Г. Раменского. В отличие от экосистемного подхода, тяготеющего к целостному (холистическому) описанию, популяционный подход более склонен к аналитическому объяснению. Именно этот подход имел в виду канадский исследователь Ч. Кребс, определяя экологию как науку о взаимодействиях, обуславливающих распространение и обилие организмов, что и составляет фундаментальные принципы системно-структурного подхода, поскольку основным объектом исследований экологии являются экосистемы различного уровня сложности, т.е. взаимодействие и биотопа, и биоценоза. Причем это взаимодействие носит такой характер, что соблюдается **инвариантность** (целостность) экосистемы и ее устойчивое развитие. В этом аспекте эколог не акцентирует свое внимание только на биотопе (изучается физической географией или геологией) или биоценозе (изучается биологией) и не суммирует свойства биотопа и биоценоза в качестве определения свойств экосистемы. Свойства экосистемы не сводятся к свойствам только биотопа или биоценоза. Они порождаются именно взаимодействием и взаимообусловленностью биотопа и биоценоза – эмерджентные (системные) свойства (**эмерджентность** экологии). В этом и проявляется системность экологической науки.

### 1.4. Предмет и объект экологии

Экология занимается изучением организмов во всей совокупности их взаимоотношений со средой. Таким образом, предметом экологии является именно взаимодействие биоценоза с биотопом как основных элементов экосистемы, а объектом – экосистема, порождаемая таким взаимодействием (рис. 1.1).

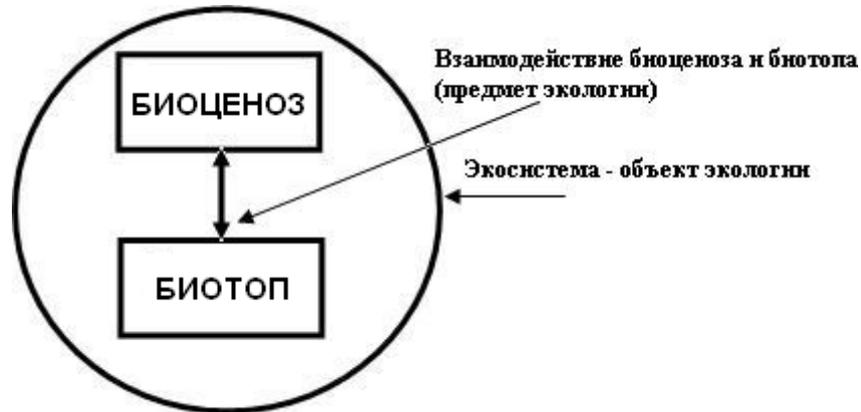


Рис. 1.1. Взаимодействие биоценоза и биотопа как предмет экологии, а порождаемая при этом экосистема – объект экологии

Эколог рассматривает организм не в теоретически созданной среде, всегда себе подобной вплоть до отдельного фактора, а в окружающем мире, в котором действуют постоянно меняющиеся силы. Существует масса примеров несоответствия результатов, полученных в лабораторных условиях, и наблюдаемых в природе. Например, размножение диатомовых водорослей в культуре. Разумеется, приведенные факты не означают, что лабораторные исследования не представляют интереса. Напротив, они необходимы, но нельзя бездумно внедрять в природу результаты экспериментов.

На основе вышесказанного согласимся с мнением французского исследователя Энтони Лабейри, что *экология – это все-таки наука о реальном*. Это естественная наука, но вид исследуется экологией не на уровне отдельно взятой особи (особь остается объектом исследования морфологии, систематики, физиологии), а всей популяции, т.е. совокупности особей, которая занимает определенную территорию и обновляется во времени. Для выделения вида как основной структурной единицы живого вещества используются два подхода. Вид может определяться как совокупность организмов, обладающих единством морфологических признаков (морфологический вид). Другой подход базируется на особенностях биологии размножения и экологии (биологический вид). **Вид** – это совокупность сходных между собой особей, способных к скрещиванию с образованием плодovитого потомства и в репродуктивном отношении изолированных от других сходных совокупностей особей. Вид обладает единым генофондом и ареалом. В экологическом отношении для особей одного вида харак-

терны одни и те же взаимоотношения со средой обитания (единство ареала). Вид же состоит из популяций особей. Следовательно, самой низшей операционной единицей экологии является популяция.

Положение экологии в системе естественных наук обеспечивает ее теснейшую связь с биологией (систематика, зоология, ботаника, физиология, генетика и др.), географией (ландшафтоведение, биогеография, климатология, медицинская география, демография и др.), медициной (гигиена, токсикология, бактериология, эпидемиология и др.), с социальными науками (социология, психология, лингвистика, экономика и др.), с рядом правовых (экологическое право) и естественных наук (физика, химия, математика и кибернетика).

## 1.5. История становления экологии

Еще на заре юности человечества люди стали собирать сведения о взаимоотношениях животных и условий среды. Они, сами часто того не подразумевая, занимаются экологическими наблюдениями: рыбак знает, где ловится та или иная рыба; грибник – где растут определенные грибы; собиратель растений – те или иные растения. Судя даже по пещерным рисункам древнего человека, нетрудно заключить, что экология, если и не древнейшая профессия, то, по-видимому, самая древняя из наук. Ощувив первые проблески сознания, наши первобытные предки должны были оценить важность сведений о том, где можно отыскать съедобные растения, наловить животных и укрыться от преследовавших их врагов. Этими эмпирическими наблюдениями обладал уже доисторический человек.

*Античное время.* Уже с этого времени многие естествоиспытатели обращали свое внимание на взаимодействие организмов и влияние на них среды. Следует подчеркнуть, что экологические представления возникли непосредственно в связи с практическими запросами человечества. Множество интересных сведений об экологическом мышлении того времени оставили нам древние египетские, индийские, тибетские и античные источники. В трудах ученых античного мира – Гераклита (530–470 гг. до н.э.), Гиппократ (около 460–370 гг. до н.э.), Аристотеля (384–322 гг. до н.э.) и других – были сделаны обобщения экологических факторов. Аристотель в своей «Истории животных» описал более 500 видов известных ему животных, рассказал об их поведении. Так начинался первый этап развития науки – накопление фактического материала и первый опыт его систематизации.

Теофраст Эрезийский (372–287 до н.э.) описал влияние почвы и климата на структуру растений, наблюдаемое им на огромных пространствах Древнего Средиземноморья. В работах философа впервые было предложено разделить покрытосеменные растения на основные жизненные формы: деревья, кустарники и травы. Теофраста справедливо называют «отцом» ботаники, поскольку в своем трактате «Исследования о растениях» он дал анализ влияния среды на типы растительности.

К этому же периоду относится и знаменитая «Естественная история» Плиния Старшего (23–79 гг. н.э.).

**В средние века** интерес к изучению природы ослабевает, заменяясь господством схоластики и богословием. Связь строения организмов с условиями среды толковалась как воплощение воли бога. Началом новых веяний в науке в период позднего средневековья являются труды Альберта Великого (Альберт фон Больштедт, ок. 1193–1280 гг.). В своих книгах о растениях он придает большое значение условиям их местообитания, где помимо почвы важное место уделяет теплу Солнца, рассматривая причины «зимнего сна» у растений. Важным в научных исследованиях Альберта Великого было то, что он объяснил неразрывную связь питания растений с их ростом и размножением.

**Эпоха Возрождения** с ее великими географическими открытиями значительно расширила познания людей того времени. Географические открытия в эпоху Возрождения, колонизация новых стран явилась толчком к развитию биологических наук. Из дальних краев привозили диковинных животных и растений, а следовательно, предпринимались попытки акклиматизации этих организмов в новых условиях. Сделать же это можно было только на строго научной основе. Накопление и описание фактического материала – характерная черта естествознания этого периода.

Однако, несмотря на то, что в суждениях о природе господствовали метафизические представления, в трудах многих естествоиспытателей имели место явные свидетельства экологических знаний. Они выражались в накоплении данных о разнообразии живых организмов, их распространении, в выявлении особенностей строения растений и животных, живущих в условиях той или иной среды. Постепенно человечество начало открывать для себя все новые перспективы в освоении природы. Нужно было разобраться во всем многообразии флоры и фауны, оценить возможное хозяйственное значение открытых учеными экзотических видов.

В это время великий Леонардо да Винчи впервые сделал анализ горных пород на предмет находок в них ископаемых остатков. Он сделал вывод о том, что раньше суша была скрыта морем, которое, отступив, обнажило морские пласты пород. По своей сути это был первый палеоэкологический анализ.

**Новое время.** Накопившийся к началу XVII века огромный фактический материал по разнообразию животных и растений требовал наведения порядка в этом мире хаоса. Первые систематики – А. Чезальпино (1519–1603), Д. Рей (1623–1705), Ж. Турнефор (1656–1708) утверждали, что существует зависимость растений от условий мест их произрастания и возделывания. Сведения о поведении, повадках, образе жизни животных, сопровождавшие описания их строения, называли «историей» жизни животных (начало онтогенетических исследований).

Итальянский врач, ботаник и философ Андреа Чезальпино в своем капитальном труде «О растениях» детально описал функционирование отдельных частей растений. Он впервые дал научно обоснованную классификацию растений, объединив их в царство.

Известный английский химик Р. Бойль (1627–1691) был первым, кто осуществил экологический эксперимент – сравнительное изучение влияния низкого атмосферного давления на функционирование и морфологию различных

животных. А итальянский учёный Ф. Реди уже в 1668 г. показал, что личинки мух в гниющем мясе появляются только из отложенных мухами яиц. Этим он экспериментально доказал невозможность самозарождения сложных животных (принцип Реди: *omne vivum ex vivo* – все живое – от живого). Для тех времен это было весьма и весьма смелое заявление.

Английский биолог Джон Рей в 1670 году предложил первую естественную систему растений, ввел представление об однодольных и двудольных растениях и впервые использовал категории вида и рода в смысле, близком современному. Проблема естественной систематики органического мира настолько сложна, что она не решена окончательно даже в наше время. Поэтому исследования Дж. Рея смело можно считать революционными для своего времени.

Огромную роль в разрешении этой проблемы сыграл труд «Система природы» шведского натуралиста Карла Линнея (1707–1778), вышедший в 1735 году. В 1749 году он опубликовал диссертацию «Экономия природы», а в 1751 г. – «Философию ботаники». В своих фундаментальных трактатах К. Линней, которого образно и заслуженно называли «князем ботаников», изложил свои взгляды на взаимоотношения живых организмов и влияния на их жизнь условий внешней среды. Заслуга Линнея, прежде всего, в том, что он впервые последовательно применил бинарную (двойную) номенклатуру.

Одновременно Линней построил наиболее удачную классификацию растений и животных. За 120 лет до появления теории Дарвина великий швед поставил человека первым в классе млекопитающих вместе с обезьянами и полуобезьянами. В системе Линнея человек получил свое научное имя *Homo sapiens* – человек разумный.

«Экономия природы» Линнея оказала огромное влияние на Чарльза Дарвина, который косвенно почерпнул из нее понятие о равновесии в природе и о борьбе за существование, а также впервые обосновал свои взгляды на происхождение человека. Отметим, что К. Линней вел обширную переписку с учеными-ботаниками Петербургской Академии наук (И. Гмелин, С. Крашенинников, Г. Миллер, И. Лерхе). Петербургская Академия приняла К. Линнея своим почетным членом (1754).

В XVIII веке продолжают работы по изучению отдельных групп организмов. В это время экологические сведения зачастую составляли значительную часть, например, в трудах А. Реомюра о жизни насекомых (1734), Л. Трамбле о гидрах и мшанках (1744).

Антони ван Левенгук (1632–1723) публикует первые работы по изучению пищевых цепей и регуляции численности организмов.

Не оставались в стороне и российские исследователи. В этот период были организованы многочисленные экспедиции по неизведанным краям. Результатом их явились: «Описание земли Камчатки» Степана Крашенинникова (один из первых русских ботаников), капитальный труд, посвященный описанию образа жизни млекопитающих и птиц российской Азии Петра Палласа.

На основании путешествий по неизведанным краям России С.П. Крашенинниковым, И.И. Лепехиным, П.С. Палласом и другими географами и натуралистами указывалось на взаимосвязанные изменения климата, животного и рас-

тительного мира в различных частях обширной страны. В своей работе «Зоография» П.С. Паллас подробно описал образ жизни 151 вида млекопитающих и 425 видов птиц, а также и такие биологические явления, как миграции, спячка, взаимоотношения родственных видов.

Заканчивая краткий обзор этого периода, явившегося в основном этапом накопления флористических и фаунистических сведений, назовем имена еще нескольких крупных ученых. Это французские естествоиспытатели – Жорж Бюффон и Жан Батист Ламарк.

Жорж Луи Леклерк Бюффон (1707–1788) в своем фундаментальном сочинении «Естественная история» рассмотрел проблему влияния внешних условий на строение животных. В противоположность К. Линнею, считавшему органический мир неизменным, Бюффон высказал мнение об изменяющемся мире растений и животных под действием внешних условий среды.

Жан Батист Ламарк (1744–1829) – автор первого эволюционного учения (ламаркизм и неоламаркизм), одной из основных причин эволюции организмов считал действующее на организм многообразие внешних условий. Сам же термин «эволюция» был впервые введен в науку о живом (термина «биология» еще не было) Ш. Боннэ в 1782 г.

Постоянное влияние внешней среды, по Ламарку, неизбежно приводит к формированию всего многообразия приспособлений организмов к окружающим условиям. Изменение среды – основная причина видообразования. Пока среда остается неизменной, виды сохраняют постоянство, но если в ней произошел сдвиг, виды изменяются и приспосабливаются к новым условиям, меняя свои биологические свойства.

Превосходный исследователь природы Ламарк заметил, что существовавшие в его время типы и семейства животных можно расположить в некий ряд, от простейших организмов до самых сложных с постепенным переходом от одних к другим. Заметив это, он стал изучать сравнительную анатомию беспозвоночных животных, как ископаемых, так и живущих.

Нужно отметить, что именно Ламарк впервые (1794) разграничил животный мир на две основные группы – позвоночных и беспозвоночных; ему принадлежит и термин «беспозвоночные». Он описал много форм ископаемых беспозвоночных, связав их с системой ныне живущих. В пределах беспозвоночных он выделил 10 классов, распределив их в порядке введенного им принципа совершенствования – градации – между четырьмя последовательно усложняющимися ступенями организации. Вначале Ламарк понимал градации как прямолинейный ряд живых существ от простейших до самых совершенных. Затем он пришел к схеме родословного древа. Ламарк ввел термин «биология» (1802) одновременно с немецким ученым Г.Р. Тревиранусом и независимо от него.

Свои воззрения на систему органического мира и его эволюцию он изложил в своем капитальном труде «Философия зоологии» (1809). Однако его учение не было принято. К моменту написания работы только систематика и морфология оформились как вполне самостоятельные биологические науки. Поэтому многие идеи Ламарка не были подкреплены.



Рис. 1.2. **Ламарк** (Lamarck)  
Жан Батист Пьер Антуан Де Моне  
(1744 –1829)

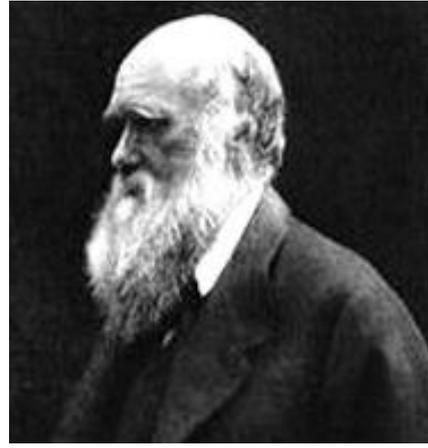


Рис. 1.3. **Дарвин** (Darwin) Чарльз  
Роберт (1809 – 1882)

Через пятьдесят лет появился труд Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859), практически отодвинувший исследования Ламарка на задний план. Если Ламарк выдвинул принцип наследования приобретенных признаков (передача по наследству адаптивного ответа организма на изменения среды), то Дарвин категорически отрицал такой путь эволюции и предложил иной принцип – отбор случайных изменений. Но и Дарвин в работе по теории пангенезиса, объяснявшей, по его мнению, причины биологической изменчивости, на которую действует естественный отбор, вспомнил «хорошо забытое старое», а именно упражнения и неупражнения органов при изменении среды обитания, и предложил механизм передачи приобретенных признаков по наследству посредством «геммул», которые с кровью попадают в яйцеклетку. Следовательно, Дарвин предположил ламаркистский механизм генетической передачи приобретаемых признаков и закрепления их в потомстве.

Отметим, справедливости ради, что интерес к работам Ламарка в наши дни возвращается в связи с достижениями в генетике. Принцип изменяемости организмов под влиянием внешней среды был не только повсеместно принят, но даже и после Дарвина развит в так называемом неоламаркизме.

И, наконец, немецкий ученый-путешественник, географ и естествоиспытатель – Александр Гумбольдт (1769–1859). Он обобщил картину распределения растительного покрова по земному шару, систематизировал ботанико-географические знания, обосновал идею географической зональности и вертикальной поясности растительности, установил физиономические типы растений, тем самым предвосхитил понятие жизненных форм. Именно с работ А. Гумбольдта начинается такая наука, как биогеография. Он создал и такие научные дисциплины, как физическая география, ландшафтоведение, экологическая география растений.

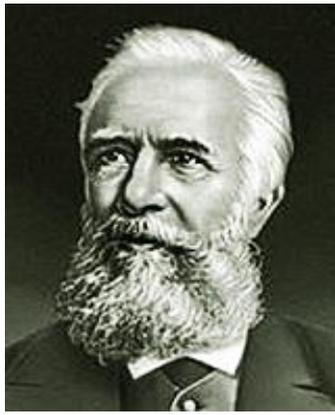


Рис. 1.4. Геккель (Haeckel)  
Эрнст Генрих (1834–1919)



Рис. 1.5. Гумбольдт (Humboldt)  
Александр фон (1769–1859)

**XIX век** стал временем великих открытий в области биологии и формирования новых наук. Взаимоотношения организмов и влияние на них среды всецело владеет умами многих перечисленных и еще большего количества упомянутых ученых. Однако сконцентрировался на этой проблеме Чарльз Дарвин в своей работе «Происхождение видов».

Эта работа, сделавшая переворот в естествознании, поделила ученых того времени на два лагеря: эволюционистов и неэволюционистов. В книге «Происхождение видов» (1859) им показано, что «борьба за существование» в природе приводит к естественному отбору и является движущим фактором эволюции.

К точно таким же выводам и к этому же времени пришел английский естествоиспытатель Альфред Рассел Уоллес (1823–1913). На собственных исследованиях фауны и флоры Малайского архипелага он создал теорию естественного отбора и стал одним из основоположников зоогеографии. Будучи еще совсем молодым человеком и обладая исключительным талантом естествоиспытателя, он послал свою рукопись Ч. Дарвину, который после ее прочтения понял, что Уоллес может его опередить. Поэтому, не без помощи непререкаемого в естественных науках великого Чарльза Лайеля – своего наставника, Дарвин второпях закончил работу над своим трудом, который вскоре и увидел свет.

Одним из первых последователей Ч. Дарвина оказался Эрнст Геккель. В 1862 году 28-летний профессор Геккель опубликовал монографию «Радиолярии», в которой содержалось первое признание теории Дарвина. А несколько лет спустя вышла в свет его книга «Всеобщая морфология организмов», в которой было дано определение экологии как науки, уточнены задачи экологии, ее положение в системе биологических наук.

Поэтому, дату **14 сентября 1866 года принимают за официальный день крещения экологии**. Подобно Дарвину, Геккель во главу угла ставил взаимодействие организмов друг с другом, т.е. биотические отношения. Однако, в

противоположность Дарвину, Геккель большое внимание уделял и значению неорганической среды. В своей работе он также рассматривает следующие проблемы: о сообществах организмов, о колебаниях численности организмов, об экологических нишах, об адаптации, т.е. приспособлении организмов к среде обитания. Геккель – широкий естествоиспытатель – оставил миру не только понятие экологии, но также ввел и две сотни терминов экологического содержания.

Он раскрыл суть очень многих проблем теоретической и практической биологии. Одни ценили его как широкого морского зоолога, другие называли интерпретатором и популяризатором идей Дарвина, мастером на изобретение новых терминов, «придумавшим» удачное название давно известной науке. Однако удачно назвать – это точно определить суть явления. Это удачное название оказало глубокое организующее и стимулирующее воздействие на формирование экологии как науки в целом. Да и не только науки. Рождалось абсолютно новое мировоззрение. Всякая наука становится действительно наукой лишь тогда, когда она поднимается до уровня обобщений, установления закономерностей, правил, законов, когда она, наконец, может предсказать развитие событий.

Важным шагом на пути экологии к описанию целостных природных комплексов стало введение немецким гидробиологом Карлом Мебиусом (1825–1908) в 1877 году понятия о биоценозе. Заслуга Мебиуса в том, что он не только установил наличие органических сообществ и предложил для них название «биоценоз», но и сумел раскрыть многие закономерности их формирования и развития, тем самым были заложены основы важного направления в экологии – биоценологии. Термин «биоценоз» получил распространение в научной литературе на немецком и русских языках, а в англоязычных странах этому понятию соответствует термин «сообщество» (*assemblage, community*). Таким образом, К. Мебиус одним из первых применил к исследованию объектов живой природы особый подход, который получил в наши дни название экосистемного подхода. Эти исследования были чрезвычайно важны при начавшемся изучении эволюции биосферы как области жизни.

Начало им положил еще во второй половине XVIII века великий французский естествоиспытатель Ж.Б. Ламарк, отметивший, что ископаемые организмы оставили нам следы о прошлом состоянии «живой» оболочки Земли. Ламарк в своем знаменитом труде «Гидрогеология», вышедшем в 1803 г., впервые приступил к разработке своих геологических представлений о роли в них биологических процессов (совокупного влияния живых организмов и их силе). По сути, это было первым крупным приближением к понятию о биосфере, но Ламарк не предложил для него никакого термина. Сделал это более чем семьдесят лет спустя великий австрийский геолог Эдуард Зюсс в своей книге «Происхождение Альп» (1875). Но он, скорее, сузил представление Ламарка, ограничив введенным им термином «биосфера» лишь живой покров Земли, что Вернадский называл «пленками жизни». Более близкими к представлениям Ламарка оказались взгляды И. Вальтера (1911), проникнутые духом палеонтологии.



Рис. 1.6. **Зюсс** (Suess)  
Эдуард (1831–1914)



Рис. 1.7. **Вернадский** Владимир  
Иванович (1863–1945)

**Российские основоположники экологии.** Среди биологов середины XIX века особое место занимает профессор Московского университета Карл Францевич Рулье (1814–1856), которого считают основоположником отечественной экологии животных. В основе теоретических представлений Рулье лежало признание исторического, эволюционного развития органического мира и его неразрывной связи с окружающей природой. Он рассмотрел многие специальные вопросы экологии. Дал определение такому фундаментальному понятию, как среда; предложил классификацию факторов, в числе которых выделял физические, биологические и антропогенные. Рулье вполне аргументированно выделял и аутоэкологические закономерности, как он писал «жизнь особи», подразумеваемая под этим взаимоотношение конкретного индивидуума с неживой природой, а также и биоценологические закономерности или «жизнь общую», здесь имелись в виду взаимоотношения организмов друг с другом.

Будучи крупным биологом и зоологом, Рулье сформулировал принцип, лежащий в основе всех наук о живом, – *принцип исторического единства организма и окружающей среды*. Он подчеркивал, что ни один из организмов не может существовать независимо от окружающей среды, причем среда может изменяться организмами, а изменения организмов контролируются средой (принцип обратной связи).

Рулье был ученым-просветителем. Он сумел донести суть своих взглядов не только до специалистов, но и раскрыть ее широкому кругу интеллигенции. Рулье был создателем первой в России школы биологов-эволюционистов. Он был фанатично предан идеям Ламарка, очень высоко ценил его труды и считал, как и Ламарк, что изменчивость организмов вызвана, прежде всего, условиями среды.

Одним из последователей Рулье был Николай Алексеевич Северцов, который на основе глубокого и всестороннего анализа большого фактического материала, собранного в Воронежской губернии, проследил динамику изменения

группировок животных на протяжении ряда лет, по сезонам, в течение суток. И тем самым выявил тесную взаимосвязь между организмами.

В 40–50-х гг. XIX века развернулась деятельность еще одного крупного российского зоолога широкого профиля – Александра Федоровича Миддендорфа (1815–1894). Он участвовал в экспедициях в Якутию, на Кольский п-ов, Таймыр и Дальний Восток. Целью этих экспедиций было выяснение не только видового состава сибирской фауны и флоры, но и изучение условий существования организмов в арктических и субарктических районах Сибири, особенностей их строения и образа жизни. Стройную классификацию приспособлений растений к среде, особенно температуре и свету, разработал в 60-е годы основоположник российской ботаники А.Н. Бекетов (1825–1902). Он же стал и автором первого российского учебника «География растений» (1896).

Становление биоценологических представлений и возникновение геоботаники как науки, изучающей сообщества растений, связано с именами крупных отечественных ботаников И.К. Пачоского (1864–1942) и П.Н. Крылова (1850–1931) – основоположников отечественной фитоценологии.

Исключительную роль на формирование отечественной геоботаники оказали труды В.В. Докучаева (1846–1903). Он внес в геоботанику идеи всеобщей связи элементов природы, непрерывного развития естественных комплексов, их зональности (то, что мы сейчас называем коэволюцией). Труды В.В. Докучаева явились итогом комплексных исследований природы степей, проводившихся под его руководством почвоведом, геоботаником, ботаником, гидрологами, метеорологами и другими специалистами.

Иосиф Кондратович Пачоский занимался изучением растительных формаций. Он распространял выводы о естественности неравенства в растительном сообществе (растения нижних ярусов, например) на человеческое общество, что не могло быть признано официальной идеологией молодой Советской республики.

Изучением лесных экосистем занимался Георгий Федорович Морозов (1867–1920). Он ввел понятие о типах леса, охарактеризовал их и очень детально описал смены одного типа другим вследствие пожаров, вырубок и др. воздействий на лес.

Виднейшим представителем морозовской школы, продолжателем учения о растительных сообществах был Владимир Николаевич Сукачев (1880–1967). Именно он развил учение о геобиоценозах и предложил термин «геобиоценоз», который понимал как органическое целое растительного сообщества и населяющего его животного мира.

С именем Владимира Владимировича Станчинского связывается начало трофодинамических исследований сообществ. Он обратился к пищевым цепям как критерию природных границ между сообществами, разработал математическую модель, описывающую годовой энергетический бюджет теоретического биоценоза.

В развитие популяционной экологии свой вклад внесли и отечественные ученые. Это С.С. Четвериков, Н.В. Тимофеев-Рессовский, С.А. Северцов, С.С. Шварц, Д.Н. Кашкаров, Н.П. Наумов, А.В. Яблоков, А.М. Гиляров, сделав-

шие огромный вклад в генетику и экологию популяций, а также в анализ роли популяций в биоценозах и экосистемах.

**В конце XIX и XX веках** начинается очень быстрое развитие экологических исследований и формирование новых наук. В 1910 г. в Брюсселе состоялся III Ботанический конгресс, на котором экология растений официально разделилась на экологию особей и экологию сообществ. По предложению швейцарского ботаника К. Шретера экология особей была названа аутэкологией (от греч. *autos* – сам), а экология сообществ – синэкологией (от греч. *sin* – вместе). Это деление распространилось вскоре и на экологию животных, а также и на общую экологию. Экологические исследования были связаны с изучением образа жизни животных и растений и их адаптации к климатическим условиям.

Так, американский зоолог Дж. Аллен (1838–1921) выявил ряд закономерностей в изменении пропорции тела и окраски североамериканских птиц в связи с географическими различиями. По правилу Аллена, в пределах ареала вида выступающие части тела теплокровных животных (конечности, хвост, уши и др.) относительно увеличиваются по мере продвижения от севера к югу.

Великий русский ученый В.И. Вернадский (1863–1945) в своей книге «Биосфера» (1926) изложил целостную концепцию формирования и функционирования биосферы как особой системы Земли. Центральным аспектом учения В.И. Вернадского является представление о живом веществе планеты. В этой книге биосфера впервые показана как единая динамическая система, населенная и управляемая жизнью, живым веществом планеты.

Начиная с этого времени, экология приобретает свою мощную методологическую основу, а именно системный анализ. По своей сути уже сами термины «биоценоз» К. Мебиуса и «биогеоценоз» В.Н. Сукачева являются родоначальниками термина «экосистема» на различных уровнях пространственной организации живой материи. Сам же термин «экосистема» был использован немецким лимнологом Р. Вольтереком в 1928 г., а позже обоснован и введен в экологию английским ботаником Артуром Тенсли в 1935 г. Он понимал под экосистемой единство биотопа и связанного с ним биоценоза. При этом живые существа связаны между собой и с биотопом взаимодействиями экологического и энергетического характера, формируя при этом целостную систему, способную к саморегуляции. Концепция экосистемы согласуется с общей теорией систем австрийского биолога-теоретика Людвиг фон Бергаланфи (1901–1972), согласно которой целое представляет собой нечто большее, чем сумма составляющих его элементов, поскольку главная характеристика целого – взаимодействие, протекающее между его различными элементами, порождающее новые эмерджентные (системные) свойства. Иными словами – свойства систем не сводятся к свойствам формирующих их элементов.

Основателем популяционной экологии считают английского ученого Ч. Элтона, книга которого «Экология животных» (1927) переключила внимание с отдельного организма на популяцию, которую следует изучать самостоятельно. Центральными проблемами популяционной экологии стали проблемы внутривидовой организации и динамики численности. Этим же ученым было предложено определение понятия «экологическая ниша», в котором было под-

черкнуто положение вида в сообществе организмов и его роль в формировании трофических связей.

Сам же термин введен в науку Дж. Гриннелем в 1917 г. Вскоре ученые заметили, что два экологически близких вида, занимающие сходное положение в сообществе, не могут устойчиво сосуществовать на одной территории. Это эмпирическое обобщение нашло свое подтверждение в моделировании конкурентных отношений (А. Лотка, В. Вольтерра) и экспериментальных работах (Г.Ф. Гаузе). Современную концепцию экологической ниши вида как некоего гиперпространства, отдельные измерения которого соответствуют амплитудам экологических факторов, предложил Дж. Хатчинсон (1957, 1964).

В настоящее время экология вышла уже из узких рамок и стала, по сути дела, междисциплинарным направлением исследований процессов, связанных с взаимодействием биосферы и общества. По этому поводу известный американский эколог Ю. Одум указывает, что сейчас экология оформилась в принципиально новую интегрированную дисциплину, связывающую физические и биологические явления и образующую мост между естественными и общественными науками.

На современном этапе развития экологии, особенно начиная с 80-х годов прошлого столетия, важнейшей проблемой экологии стала проблема коэволюции природы и общества. Она касается предотвращения экологической, или биосферной, катастрофы и перехода человечества к устойчивому развитию (эпоха ноосферы как новый этап антропогенеза). Эта проблема, вне всякого сомнения, превосходит по своей грандиозности все прочие, с которыми когда-либо сталкивалось человечество за всю историю своего развития. Решение этой проблемы видится в достижении гармонии между природой и обществом, когда коллективный разум человека и его коллективная воля окажутся способными обеспечить совместное и гармоничное развитие (коэволюцию) природы и человечества (В.И. Данилов-Данильянц, Н.Н. Моисеев, И. Пригожин).

Таблица 1

**Развитие экологии (по: Г.С. Розенберг;  
из: <http://human-ecology.ru/index/0-6>; с изм. авт.)**

Годы жизни	Автор	Страна	Экологическая информация
1	2	3	4
VI–IV вв. до н. э.	–	Древняя Индия	Эпические поэмы «Махабхарата» и «Рамаяна» – дано описание образа жизни и места обитания около 50 видов животных
490–430 до н. э.	Эмпедокл из Акраганта	Древняя Греция	Рассмотрел связь растений со средой
384–322 до н. э.	Аристотель	Древняя Греция	«История животных» – привел классификацию животных, имеющих окраску, связанную с условиями жизни

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
372–287 до н. э.	Теофраст (Феофраст)	Древняя Греция	«Исследования о растениях» — описал около 500 видов растений и их сообществ
79–23 до н. э.	Плиний старший	Древний Рим	«Естественная история» – обобщил данные по зоологии, ботанике, лесному хозяйству
1735	К. Линней	Швеция	«Система природы» – заложены основы систематики органического мира и типологии местообитаний
1749	К. Линней	Швеция	«Экономия природы» – изложил свои взгляды на взаимоотношения живых организмов и влияния на их жизнь условий внешней среды
1749	Ж. Бюффон	Франция	«Естественная история» – высказал идеи изменчивости видов под влиянием среды
1798	Т. Мальтус	Англия	«Опыты о законе народонаселения» – предложил уравнение геометрического (экспоненциального) роста популяции, представил первую математическую модель роста популяции
1802	Ж.Б. Ламарк	Франция	«Гидрогеология» – заложил основы учения о биосфере. Предложил термин «биология».
1807	А. Гумбольдт	Германия	«Идеи географии растений» – на основе своих многолетних наблюдений показал влияние климатических условий на распространение растений
1809	Ж.Б. Ламарк	Франция	«Философия зоологии» – дал представление о сущности взаимодействий в системе «организм – среда»
1832	О.П. Декандоль	Швейцария	«Эпиррелогия» – наука, изучающая влияние на растения внешних условий и воздействие растений на окружающую среду
1831-1836	Ч. Дарвин	Англия	Кругосветное путешествие на корабле «Бигль» – экологические наблюдения по изменчивости организмов, которые легли в основу труда «Происхождение видов...»
1840	Ю. Либих	Германия	Сформулировал закон о лимитирующих факторах

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
1841, 1845	К.Ф. Рулье	Россия	«Сомнения в зоологии как науке». «О влиянии наружных условий на жизнь животных» Доказал причинную связь эволюции живых форм с изменением среды их обитания
1845	А. Гумбольдт	Германия	«Космос», в 5 т. – сформулировал законы географической зональности и вертикальной поясности в распределении растений и животных
1859	Ч. Дарвин	Англия	«Происхождение видов...» – привел большой материал о влиянии абиотических и биотических факторов среды на изменчивость организмов
1861	И.М. Сеченов	Россия	«...организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него»
1866	Э. Геккель	Германия	Предложил понятие «экология», сформировал новую биологическую науку и ввел в нее около 200 терминов
1870	Г. Спенсер	Англия	«Изучение социологии» – заложил основы экологии человека
1875	Э. Зюсс	Австрия	Предложил понятие «биосфера» в своей работе о происхождении Альп
1877	К. Мебиус	Германия	Предложил понятие «биоценоз» и обосновал его структуру и функционирование
1884, 1895	И.Е. Варминг	Дания	Предложил понятие «жизненная форма». «Экологическая география растений» – впервые использовал термин «экология» по отношению к растениям
1898	А. Шимпер	Германия	«География растений на физиологической основе» – одна из первых работ по экофизиологии. Развил эколого-физиологическое направление в географии растений, выделил пять физиолого-географических типов растительности. Ввел термин «тропофиты»
1902	К. Шретер	Швейцария	Введены термины «аутэкология» и «синэкология»

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
1905	К. Раункиер	Дания	Создал учение о жизненных формах растений на основе понятия, введенного И.Е. Вармингом
1905	С.С. Четвериков	СССР	Открыл периодичность колебаний численности популяций, назвав их «волнами жизни». Впоследствии Н.В. Тимофеев-Ресовский назвал их популяционными волнами (1928)
1910			Решением III Международного ботанического конгресса закреплено разделение экологии на экологию организмов (аутэкологию) и сообществ (синэкологию)
1911	В. Шелфорд	США	Сформулировал закон толерантности.
1912	Г.Ф. Морозов	Россия	«Учение о лесе» – классическая работа по изучению лесных сообществ
1915	Г.Н. Высоцкий	Россия	Предложил понятие «экотоп». Ввёл понятие «фитострома» как геосферы наибольшего средоточия растительности
1915	И.К. Пачоский	Россия	Предложил понятие «фитоценоз»
1917	Дж. Гриннел	США	Ввел термин «экологическая ниша»
1918	Х. Гапе	Швейцария, Австрия	Предложил понятия «биоценологии» как науки о сообществах живых организмов; «фитоценологии» – науки о растительных сообществах
1921	Х. Берроуз	США	«География как человеческая экология» – сформулировал задачу изучения взаимоотношения человека и территории, на которой он проживает
1926	В.И. Вернадский	СССР	«Биосфера» – создал и обосновал учение о биосфере, определил глобальные функции живого вещества
1927	Э. Ле Руа	Франция	Предложил понятие «ноосфера», получившее дальнейшее развитие в трудах Т. де Шардена, В.И. Вернадского
1933	Д.Н. Кашкаров	СССР	«Среда и сообщества», «Основы экологии животных» – первые отечественные учебники по экологии

Продолжение табл. 1

1	2	3	4
1935	А. Тенсли	США	Обосновал понятие «экосистема»
1939	Ф. Клементс, В. Шелфорд	США	Ввели термин «биоэкология», опубликовав одноименную монографию
1939	К. Тролль	Германия	Обосновал новое научное направление — «экология ландшафта»
1942	В.Н. Сукачев	СССР	Предложил понятие «биогеоценоз», заложил основы биогеоценологии
1942	Р. Линдеман	США.	Развил представление о трофических уровнях и «пирамиде энергий», установил правило 10%
1944	В.И. Вернадский	СССР	«Несколько слов о ноосфере» – сформулировал концепцию ноосферы и законы ее развития
1953	Ю. Одум	США	«Основы экологии» и «Экология» – одни из лучших современных учебников по экологии. Неоднократно переиздавался (русские переводы – 1975 и 1986 г.)
1963	В. Б. Сочава	СССР	Предложил понятие «геосистема»
1968	Дж. Форрестер, Д. Медоуз	США	Выдвинули идеи глобальной экологии в работах «Римского клуба»
1971	Б. Коммонер	США.	«Замыкающийся круг» – сформулировал четыре закона экологии (русский перевод – 1974 г.)
90-е годы	Н.Н. Моисеев	Россия	Глубокий анализ систем мира живого и их самоорганизации
1991	И. Пригожин	Бельгия	Детерминизм и дуализм природных процессов. Открытие неравновесных структур, идея конструктивной роли времени, новые идеи относительно нестабильных систем, в том числе и экологических
1992			Международный конгресс в Рио-де-Жанейро, на котором были предложены модели развития человечества. Проблема устойчивого развития

Окончание табл. 1

1	2	3	4
1994	Н. Ф. Реймерс	Россия	«Экология (теории, законы, принципы и гипотезы)» – систематизировал понятия современной «мегаэкологии»
1998	В.И. Данилов-Данильянц	Россия	Проблема коэволюции природы и общества

### Контрольные вопросы

1. Каково значение экологии в современном миропонимании?
2. Что вкладывал в основу экологии как новой науки Э. Геккель?
3. Какова структура экологической науки?
4. Что является объектом и предметом экологии?
5. В чем заключается методология современной экологии?
6. Что понимается под аутэкологическим и синэкологическим редуccionизмом?
7. Что сказал по поводу экологии французский ученый Энтони Лабейри?
8. Назовите основные этапы развития экологии.
9. В чем состоит заслуга русских ученых в развитии экологии?
10. Назовите главные задачи современной экологии.

## Глава 2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЙ «СРЕДА» И «ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ»

---

### 2.1. Концепция взаимодействия организмов и среды

**Ж**изнь развивается в тесном взаимодействии и единстве среды и населяющих ее организмов. Это один из важнейших законов эволюции, сформулированный В.И. Вернадским. Это значит, что в природе действует принцип экологического соответствия: форма существования организма всегда соответствует условиям его жизни. И это соответствие закрепляется генетическими механизмами, поэтому каждый вид организмов может существовать только до тех пор, пока окружающая его среда отвечает генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям. Если среда изменяется, то организмы вынуждены либо мигрировать в поисках подходящей среды обитания, либо адаптироваться к новой среде, дав, возможно, начало новому виду, либо погибнуть. Это является основным механизмом действия закона давления среды на жизнь, или закона ограниченного роста, сформулированного Ч. Дарвиным, более известного как закон естественного отбора: несмотря на то, что потомство одной пары особей, размножаясь в геометрической прогрессии, стремится заполнить весь земной шар, имеются ограничения, не допускающие этого явления. Суть этих ограничений как раз и состоит в действии на организмы факторов среды. Вовсе не сильнейший выживает в естественном отборе, а тот, который наиболее адаптирован к факторам среды. Выживает тот, кто наиболее гармонично вписан в нее, в ком наиболее полно выражено соответствие системе более высокого иерархического уровня – биосфере, тот, кто, подчиняясь требованиям среды, смог правильно изменить себя и своих потомков через многочисленные фенотипические реакции.

В то же время, согласно принципу максимального давления жизни, открытого В.И. Вернадским, любой вид организмов, стремясь к экологической экспансии, постоянно увеличивает свое давление на среду, изменяя ее в целях достижения оптимальных для себя значений факторов среды. Давление это растет до тех пор, пока не будет строго ограничено внешними факторами, то есть действием со стороны надсистемы (мегасистемы) или со стороны конкурентов или хищников того же уровня системной иерархии. Если этого сделать не удастся, то наступает эволюционно-экологическая катастрофа. Она проявляется в разрушении обратных связей, регулирующих деятельность вида в составе экосистемы, и, как следствие, в возникновении длинного ряда противоречий, ведущих

к аномальному явлению: разрушению видом собственной среды обитания. В этом случае вид вымирает или мигрирует, а биоценоз экосистемы подвергается качественной перестройке. К этим же последствиям приводит ситуация, когда экосистема, следуя за изменениями более высокой надсистемы, уже изменилась (например, вследствие глобального похолодания или потепления), а вид, подчиняясь генетическому консерватизму, остается неизменным.

**Среда** – это все, что окружает организм. Это та часть природы, с которой организм находится в прямых или косвенных взаимодействиях. Под средой мы понимаем комплекс окружающих условий, влияющих на жизнедеятельность организмов. Комплекс условий складывается из разнообразных элементов – факторов среды. Те факторы среды, которые оказывают какое-либо действие на организмы и вызывают у них приспособительные реакции, называются **экологическими факторами**. Приспособления организмов к среде носят название *адаптаций*. Способность к адаптации – одно из основных свойств жизни вообще, так как обеспечивает самую возможность ее существования, возможность организмов выжить и размножаться.

Не все факторы среды с одинаковой силой влияют на организмы. Сильный ветер зимой неблагоприятен для открыто обитающих крупных животных, но он не действует на мелких животных, которые укрываются под снегом или в норах. Среда задает определенный эталон, которому организм в данном месте и в данное время должен достаточно точно соответствовать, иначе он должен либо погибнуть, либо приспособиться. Этот эталон динамичен во времени.

Следует различать понятия «среда» и «ресурсы среды». **Ресурсы среды** – это любые источники и предпосылки получения из среды обитания необходимых для жизнедеятельности организма веществ и энергии, а также их запасы. Поскольку ресурсы характеризуют количественно, то в отличие от условий среды *они могут расходоваться и исчерпываться*. К ресурсам среды, помимо веществ для построения их тел (пищевой ресурс) и энергии для жизнедеятельности (энергетический ресурс), иногда относят и пространство, если обладание им является необходимым условием жизни организмов.

## 2.2. Классификация экологических факторов

Экологические факторы имеют разную природу и специфику действия. По своему характеру они подразделены на две крупные группы: абиотические и биотические. Если мы будем подразделять факторы по причинам их возникновения, то они могут быть подразделены на природные (естественные) и антропогенные факторы (рис. 2.1).

**Абиотические факторы** (или физико-химические факторы) – температура, свет, рН среды, соленость, радиоактивное излучение, давление, влажность воздуха, ветер, течения и другие физико-химические параметры среды. Это все свойства неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на живые организмы.



Рис. 2.1. Классификация экологических факторов

**Биотические факторы** – это формы воздействия живых существ друг на друга. Окружающий органический мир – составная часть среды каждого живого существа. Взаимные связи организмов – основа существования популяций и биоценозов.

**Антропогенные факторы** – это формы действия человека, которые приводят к изменению природы как среды обитания других видов или непосредственно сказываются на их жизни. Антропогенные факторы находятся в синергетическом взаимодействии с природными факторами.

Действие экологических факторов может приводить к:

- устранению видов с биотопов (смена биотопа, территории, сдвиг ареала популяции; пример: миграции птиц);
- изменению плодовитости (плотности популяций, репродукционные пики) и смертности (смерть при быстрых и резких изменениях условий окружающей среды);
- фенотипической изменчивости и адаптации: модификационная изменчивость – адаптивные модификации, зимняя и летняя спячка, фотопериодические реакции и т.п.

### 2.3. Лимитирующие факторы. Законы Либиха и Шелфорда

Реакция организма на воздействие фактора обусловлена дозировкой этого фактора. Очень часто фактор среды, особенно абиотический, переносится организмом лишь в определенных пределах. Наиболее эффективно действие фактора при некоторой оптимальной для данного организма величине. Диапазон действия экологического фактора ограничен соответствующими крайними пороговыми значениями (точками минимума и максимума) данного фактора, при котором возможно существование организма. Максимально и минимально переносимые значения фактора – это критические точки, за пределами которых наступает смерть. Пределы выносливости между критическими точками называют *экологической валентностью* или *толерантностью* живых существ по отношению к конкретному фактору среды. Распределение плотности популяции подчиняется нормальному распределению. Плотность популяции тем выше, чем ближе значение фактора к среднему значению, которое называется экологическим оптимумом вида по данному параметру. Такой закон распределения плотности популяции, а следовательно, и жизненной активности получил название общего закона биологической стойкости.

Диапазон благоприятного воздействия фактора на организмы данного вида называется *зоной оптимума* (зона активной жизненной позиции). Точки оптимума, минимума и максимума составляют три кардинальные точки, определяющие возможность реакции организма на данный фактор. Чем сильнее отклонение от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организм, вплоть до летального. Этот диапазон величины фактора называется *зоной пессимума* (или зона угнетения). Рассмотренные закономерности воздействия фактора на организм известны как *правило оптимума*.

Установлены и другие закономерности, характеризующие взаимодействия организма и среды. Одна из них была установлена немецким химиком Ю. Либихом в 1840 году и получила название *закона минимума Либиха* (рис. 2.2), согласно которому рост растений (или урожай) ограничивается нехваткой единственного биогенного элемента, концентрация которого лежит в минимуме. Если другие элементы будут содержаться в достаточном количестве, а концентрация этого единственного элемента опустится ниже нормы, растение погибнет. Такие элементы получили название лимитирующих факторов. На рисунке 2.3 показана «бочка» Либиха, демонстрирующая действия закона минимума: вода из бочки (биологическая активность организма или урожай) хлынет через минимальную по длине (= концентрация вещества) досочку.



Рис. 2.2. Ю. Либих (1803–1873)

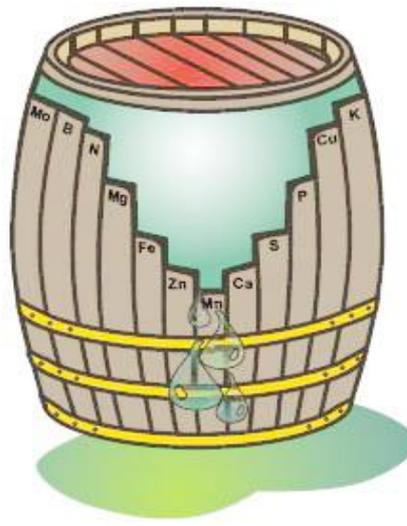


Рис. 2.3. «Бочка» Либиха

Итак, существование и выносливость организма определяются самым слабым звеном в комплексе его экологических потребностей. Или относительное действие фактора на организм тем больше, чем больше этот фактор приближается к минимуму по сравнению с прочими. Величина урожая определяется наличием в почве того из элементов питания, потребность в котором удовлетворена меньше всего, т.е. данный элемент находится в минимальном количестве. По мере повышения его содержания урожай будет возрастать, пока в минимуме не окажется другой элемент.

Позднее закон минимума стал трактоваться более широко, и в настоящее время говорят о лимитирующих экологических факторах. Экологический фактор играет роль лимитирующего в том случае, когда он отсутствует или находится ниже критического уровня или превосходит максимально выносимый предел. Иными словами, этот фактор обуславливает возможности организма в попытке вторгнуться в ту или иную среду. Одни и те же факторы могут быть или лимитирующими, или нет.

Пример со светом: для большинства растений это необходимый фактор (поставщик энергии для фотосинтеза), тогда как для грибов или глубоководных и почвенных животных этот фактор не обязателен. Фосфаты в морской воде – лимитирующий фактор развития планктона. Кислород в почве не лимитирующий фактор, а в воде – лимитирующий.

**Следствие из закона Либиха:** недостаток или чрезмерное обилие какого-либо лимитирующего фактора, может компенсироваться другим фактором, изменяющим отношение организма к лимитирующему фактору (**правило компенсации экологических факторов**). В этом случае может проявиться фенотипическая изменчивость организма. Сущность взаимодействия факторов заключается в том, что одни факторы могут усиливать или смягчать силу действия

других факторов. Избыток тепла может смягчаться пониженной влажностью воздуха, недостаток света для фотосинтеза растений – компенсироваться повышенным содержанием углекислого газа в воздухе и т.п. Но из этого не следует, что факторы могут заменять друг друга. Они не взаимозаменяемы.

Лимитирующее значение имеют не только те факторы, которые находятся в минимуме. Впервые представление о лимитирующем влиянии максимального значения фактора наравне с минимумом было высказано в 1913 году американским зоологом В. Шелфордом. Согласно *закону толерантности Шелфорда* существование вида определяется как недостатком, так и избытком любого из факторов, имеющих уровень, близкий к пределу переносимости данным организмом. Все факторы, уровень которых приближается к пределу выносливости организма, называются *лимитирующими*. Крайние области действия таких факторов носят название летальных зон, а максимум комфортности фактора определяет зону оптимума развития организмов (рис. 2.4).

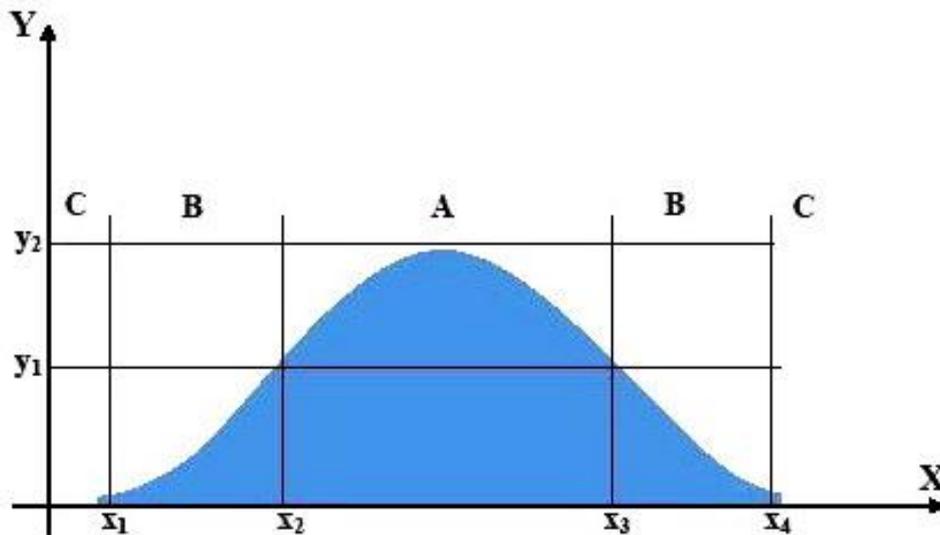


Рис. 2.4. Распределения плотности популяции или жизненной активности (Y) от интенсивности экологического фактора (X): А – зона оптимума, В – зона стресса (угнетения), С – летальная зона (гибель),  $y_1$  – верхняя точка стресса,  $y_2$  – точка оптимума,  $x_1$  и  $x_4$  – летальная доза фактора,  $x_2$  и  $x_3$  – лимитирующие значения фактора (критические точки)

По отношению к действию того или иного фактора организмы могут иметь или весьма широкие, или узкие амплитуды. В первом случае такие организмы называют эврибионтами (от эври – широкий), во втором – стенобионтами (от стено – узкий). К примеру, по фактору солёности организмы могут быть эвригалинными или стеногалинными; по отношению к температурному фактору – эвритермными или стенотермными (рис. 2.5).

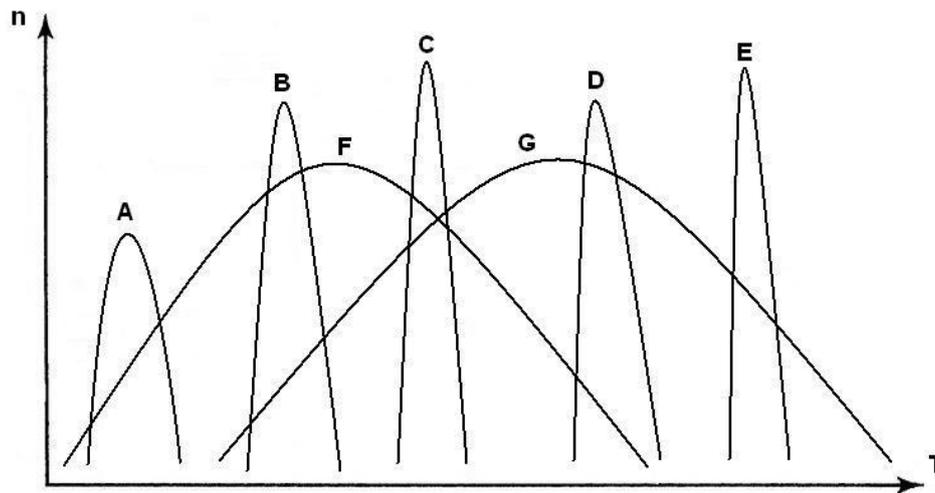


Рис. 2.5. Плотность популяций разных видов ( $n$ ) в зависимости от температурных амплитуд ( $T$ ). А, В – stenothermные холодолюбивые организмы; С – stenothermные умеренные организмы; D, E – stenothermные теплолюбивые организмы; F, G – эвритермные организмы

#### 2.4. Периодичность действия экологических факторов

Действие фактора может быть: 1) регулярно-периодическим, меняющим силу воздействия в связи со временем суток, сезоном года или ритмом приливов и отливов в океане; 2) нерегулярным, без четкой периодичности, например, катастрофические явления – бури, ливни, смерчи и т.д.; 3) направленным на протяжении известных отрезков времени, например глобальные похолодания или зарастание водоемов.

Следует помнить, что организмы всегда приспосабливаются ко всему комплексу условий, а не к одному какому-либо фактору. Но в комплексном действии среды значение отдельных факторов неравноценно. Факторы могут быть ведущими (главными) и второстепенными. Ведущие факторы различаются для разных организмов, даже если они и живут в одном месте. Они различаются и для одного организма в разные периоды его жизни. Так, для ранневесенних растений ведущим фактором является свет, а после цветения – влага и достаток питательных веществ.

**Первичные** периодические факторы (дневная, лунная, сезонная, годовая) – происходит адаптация организмов, укоренившаяся в наследственной основе (генофонде), поскольку эта периодичность существовала до появления жизни на Земле. Климатическая зональность, температура, приливы и отливы, освещенность. Именно с первичными периодическими факторами связаны климатические зоны, которые определяют распространение видов на Земле.

**Вторичные** периодические факторы. Факторы, являющиеся следствием изменений первичных факторов (температура – влажность, температура – соленость, температура – время суток).

## 2.5. Абиотические факторы

Универсальные группы: климатические, эдафические, факторы водной и воздушной сред. В природе существует общее взаимодействие факторов. Принцип обратной связи: выброс токсических веществ уничтожил лес – изменение микроклимата – изменение экосистемы.

**Климатические факторы.** Самые сильные экологические факторы – это те, которые обусловлены широтой и положением континентов и океанов. Климатическая зональность привела к формированию биогеографических зон и поясов (зона тундр, зона степей, зона тайги, зона широколиственных лесов, зона пустынь и саванн, зона субтропических лесов, зона тропических лесов). В океане выделяются следующие широтные зоны: арктическо-антарктическая, бореальная, субтропическая и тропическо-экваториальная зоны. Есть множество вторичных факторов. Например, зоны муссонного климата, формирующие уникальный животный и растительный мир. Широта наиболее сильно сказывается на температуре. Положение континентов есть причина сухости или влажности климата. Внутренние области суши периферийных, что сильно влияет на дифференциацию животных и растений на материках. Ветровой режим как одна из составных частей климатического фактора играет чрезвычайно важную роль в формировании жизненных форм растений.

Важнейшие климатические факторы: температура, влажность, свет. При этом температура и влажность являются ведущими климатическими факторами и тесно взаимосвязаны между собой. При неизменном количестве воды в воздухе относительная влажность увеличивается, когда температура падает. Если воздух охлаждается до температуры ниже точки водонасыщения (100%), происходит конденсация и выпадают осадки.

**Температура.** Главным источником тепла на Земле является солнечное излучение, поэтому свет и тепло выступают сопряжено. Тепло – один из наиболее важных факторов, определяющих существование, развитие и распространение организмов по Земному шару. При этом важно не только количество тепла, но и распределение его в течение суток, вегетационного сезона, года. Приход тепла к разным участкам планеты, естественно, неодинаков, с удалением от экватора не только снижается поступление его, но и увеличивается амплитуда сезонных и суточных колебаний.

Температурные пределы, в которых может протекать жизнь, составляет всего 300°, от -200°C до +100°C, но для большинства организмов и физиологических процессов этот диапазон еще уже – от 39° в море (-3,3 – +35,6°C) до 125° на суше (-70 – +55°C). Нормальное строение и работа белка осуществляются от 0°C до +50°C. Обычно живые существа обитают в пределах от 0° до 50°C. Это, как правило, летальные температуры. Однако существуют исключения для спор, способных выдерживать космический холод (-273°C), для

арктических и антарктических животных, живущих при значительных отрицательных температурах, для сине-зеленых водорослей, живущих в гейзерах (свыше 50°C) и др.

Однако у этих организмов вырабатываются защитные механизмы (например, толстый слой жировой ткани и мощный волосистой покров, защищающие организм от переохлаждения). По диапазону температурных амплитуд выделены эвритермные и стенотермные организмы – организмы, существующие соответственно в широких или узких температурных интервалах. Среди стенотермных выделены холодолюбивые стенотермные и теплолюбивые стенотермные организмы. Абиссальная среда (0°) – самая постоянная среда по температурному параметру.

Значение температуры заключается в том, что она изменяет скорость протекания физико-химических реакций в клетках, а это отражается на росте, развитии, размножении, поведении и во многом определяет географическое распространение растений и животных. Согласно правилу Вант-Гоффа скорость химических реакций возрастает в 2–3 раза каждый раз при повышении температуры на 10°C, а по достижении оптимальной – начинает снижаться. Верхний (верхний биологический нуль) и нижний пределы называются соответственно верхней и нижней летальной температурой. При выходе изменений температуры за пределы выносливости организмов происходит их массовая гибель, т.к. происходит свертывание белка и разрушение ферментов.

Биогеографическая зональность выражена в распределении географических широтных поясов: арктическая, бореальные (в обоих полушариях), субтропические и тропические (экваториальная), антарктическая.

По соотношению температуры тела организма и температуры среды обитания выделено несколько групп организмов.

**Пойкилотермные** животные (от греч. poikilos – различный, переменчивый и thérme – тепло), холоднокровные животные. Это организмы с непостоянной температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры внешней среды. К ним относятся все беспозвоночные, а из позвоночных – рыбы, земноводные и пресмыкающиеся. Температура тела пойкилотермных организмов обычно всего на 1–2°C выше температуры окружающей среды или равна ей. Терморегуляция у пойкилотермных организмов несовершенна. Температура тела у многих из них повышается под влиянием поглощения солнечного тепла или мышечной работы. Например, у шмелей в полёте она может достигать 38°C и даже 44°C при температуре воздуха 4–8°C. Однако после прекращения полёта тело быстро охлаждается до температуры внешней среды. При повышении или понижении температуры внешней среды за пределы оптимума такие организмы впадают в оцепенение или гибнут. Многие из них находятся в оцепенении большую часть года (например, степная черепаха активна всего 3 месяца в году). Отсутствие совершенных терморегуляционных механизмов у пойкилотермных организмов объясняется относительно слабым развитием их нервной системы, особенно центральной, пониженным уровнем обмена веществ, который примерно в 20–30 раз ниже, чем у гомойотермных животных, и другими особенностями, связанными с более примитивной организацией пойкилотермных животных

по сравнению с птицами и млекопитающими. Терморегуляция осуществляется за счет особой структуры и цвета покровов, специфики поведения – отыскивают наиболее подходящие местообитания (змеи выползают на скальные выходы, ящерицы – на стволы деревьев с солнечной стороны, лягушки – на теплые камни, листья), усилением мускульной работы (в полете – на 15–20°C температуры выше окружающей среды; у шмелей на Кавказе в горах – до 38–40°C при 4–8°C воздуха); за счет общественной жизни (муравейники, термитники, ульи); разным содержанием влаги в теле и разной интенсивностью испарения влаги с поверхности тела (эти наиболее безразличны к любым изменениям температуры воздуха) и др. Устойчивость к низким температурам обеспечивается накоплением жиров, гликогена, некоторых солей. Неблагоприятные условия пойкилотермные животные переживают в неактивном состоянии – анабиозе.

**Гомойотермные** (эндотермные, теплокровные) – животные с высоким уровнем обменных процессов (птицы и млекопитающие), обеспечивающих поддержание постоянной температуры тела даже при значительных колебаниях температуры внешней среды. Тепло выделяется при биохимических реакциях внутри организма. Чем ниже температура среды, тем больше потери тепла и тем интенсивнее идут обменные процессы, повышается продуцирование тепла, идущего на поддержание постоянной температуры тела. Аналогичная закономерность и при повышении температуры. Эта закономерность прослеживается лишь до определенного предела, поскольку ресурсы организма не беспредельны. При длительном перегреве или переохлаждении он погибает. У гомойотермных животных различают химическую и физическую терморегуляции. Химическая проявляется в продуцировании тепла, физическая – в его распределении по телу и отдаче. У животных перед наступлением холодов возрастает в тканях печени содержание гликогена, в почках – аскорбиновой кислоты. Наблюдается накопление жиров под кожей и вблизи жизненно важных органов – сердца, спинного мозга. Жиры откладываются в особой бурой жировой ткани, и при клеточном дыхании вся энергия идет не на синтез АТФ, а рассеивается по телу в виде тепла.

На основе физиологических процессов осуществляется терморегуляция в пределах тела: в конечностях вены и артерии подходят близко друг к другу («чудесная сеть») и артерии отдают тепло венам, возвращая его телу. В результате конечности остаются более холодными по сравнению с телом. В жару поддерживать температуру тела на постоянном уровне позволяет потоотделение, учащенное дыхание (собаки, птицы). У экологически близких млекопитающих в холодных климатических зонах, согласно **правилу Бергмана**, закономерно увеличиваются размеры тела и вес внутренних органов, имеющих отношение к регулированию процессов обмена (сердце, почки, печень). Согласно **правилу Аллена**, в холодных зонах относительно размера тела сокращаются площади поверхностей выступающих органов (уши, носы, хвосты) по сравнению с млекопитающими более теплых зон. Правило Аллена наглядно демонстрируют размеры ушей у песца (Арктика), европейской лисы и африканской лисы-фенека (рис. 2.5).

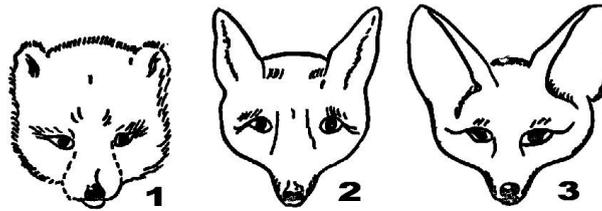


Рис. 2.5. Размеры ушей у животных различных широтных зон:  
1 – песец, 2 – лиса, 3 – лиса-фенек (из: Дре, 1976)

Снижению теплопотерь способствуют опушение (как и у растений), оперение, шерстный покров, жировые отложения, темный окрас покрова (правило Глогера).

Промежуточное положение между пойкилотермными и гомойотермными организмами занимают гетеротермные животные (суслики, ежи, летучие мыши, медведи). В активном состоянии у этих животных поддерживается постоянная относительно высокая температура тела. В зимнее время они впадают в спячку или глубокий сон, и температура тела у них в это время мало отличается от температуры внешней среды. Уровень обмена веществ снижается (Когда спишь – есть не хочется!).

Гомойотермные организмы обладают большими преимуществами в использовании среды. Пойкилотермные организмы не имеют иного выхода, кроме как подчинять свое поведение контролю над температурой тела. А вот у гомойотермных организмов развились механизмы поддержания постоянной температуры внутренней среды, вне зависимости от изменений внешней среды (в определенных пределах, естественно).

Растения не имеют постоянной температуры тела и, в отличие от животных, не могут уйти в укрытие от жары или холода. К вредному воздействию неблагоприятных температур они приспосабливаются с помощью анатомо-морфологических и физиологических механизмов. Анатомо-морфологические адаптации растений к холоду: минимизация размеров при сохранении больших размеров репродуктивных органов (ива полярная, рододендроны камчатский и Адамса, березка тощая (арктическая), филлодоце голубая, многочисленные арктические растения); формирование укороченных побегов-брахибластов (лиственницы, ивы); неопадание отмерших листьев в кронах (дуб монгольский, ива чукотская); опушение побегов и листьев (береза шерстистая, лапчатка земляниколистная, прострелы, лиственница курильская), наличие воскового налета; оплетание сосущими корнями лиственницы теплых бугорков (камни) на почвах с мерзлотой; геофилизация – погружение в субстрат нижней части растений.

Некоторые из указанных адаптаций свойственны растениям и по отношению к максимальным температурам. Это войлочное опушение у лоха узколистного, акации песчаной; утолщение покровной ткани и восковой налет на листьях в целях понижения интенсивности транспирации). К таким адаптациям относятся вертикальная ориентация листьев и наличие защитного пробкового

слоя (защита камбия от перегрева). В холодных районах растут, в основном многолетники, в жарких – много однолетников.

Адаптации, свойственные только термофилам, проявляются в своеобразном морфологическом типе растений. Для этого типа характерен частично или полностью редуцированный листовой аппарат (саксаул, разные молочаи, кактусы), очень толстый слой кутикулы (суккуленты, кактусы). К физиологическим (биохимическим) адаптациям, к примеру, можно отнести:

- снижение интенсивности транспирации, уменьшающее теплоотдачу;
- накопление в клетках сахаров и других веществ, увеличивающих концентрацию клеточного сока;
- накопление в клетках антоцианов, обеспечивающих в холодное время сезона красный цвет и оттенки фотосинтезирующего аппарата (побеги шиповника и чозения, листья копытня, джефферсонии, адониса, ветрениц и тополя, цветки у ивы Крылова);
- выделение веществ, зачерняющих поверхность вокруг стволов (чозения).

Физиологические адаптации проявляются, прежде всего, в изменении физико-химического состава клеточного и тканевого вещества. В результате таких адаптаций происходит увеличение запаса пластических веществ, повышается концентрация и осмотическое давление клеточного сока. Происходит отложение в клетках запасных питательных веществ в виде высокоорганических соединений – масла, жира, гликогена. Они вытесняют из вакуолей воду и делают клетки более устойчивыми к замерзанию.

Запасенные энергетические вещества в тканях перераспределяются по сезонам. У растений к зиме крахмал откладывается в корнях, масла и сахара – в надземных органах. В древесине масла откладываются во внутренних слоях, что повышает их устойчивость к сильным морозам.

О том, как работают механизмы адаптации на клеточном уровне, можно судить по отношению растений к критическим (пессимальным) температурам.

**Отношение к низким температурам характеризуется:**

*Холодостойкостью* – длительно переносят низкие положительные температуры – от +1 до +10°C. Нехолодостойки выходцы из тропиков – хлопчатник, рис, баклажаны.

*Морозостойкостью* – не гибнут при температуре от -1 до -7°C, хорошо переносят низкие температуры ниже 25°C. Все древесно-кустарниковые виды умеренных зон. У одних и тех же растений холодоустойчивость разных органов и в разное время года неодинакова. Наиболее уязвимы молодые ткани и регенеративные органы.

*Льдоустойчивостью* – переносят кратковременное образование льда между клеток, после оттаивания продолжают жить.

**Отношение к высоким температурам характеризуется:**

*Жаровыносливостью* – растения солнечных сухих местообитаний, способные переносить кратковременное (до получаса) повышение температуры до +60°C без повреждения тканей. Самые жаровыносливые – лишайники.

*Жаростойкостью* – низшие растения, живущие в термальных источниках (сине-зеленые водоросли, бактерии) до +90°C.

Жароустойчивость растений зависит от географического положения, сезона года, положения в рельефе. Более устойчивы к жаре южные виды. Виды умеренных и арктических зон более жароустойчивы зимой, жарких стран (средиземноморские виды) – летом. Горноальпийские виды менее жароустойчивы, чем растущие в нижележащих поясах.

**Влажность.** Вода в почве и вода в воздухе имеет огромное значение в жизни органического мира. Она необходимый компонент всего живого на Земле. Для процессов обмена веществ со средой, составляющих основу жизни, необходимо участие воды в качестве растворителя и метаболита.

По приуроченности к местообитаниям с разными условиями увлажнения и выработке соответствующих приспособлений среди наземных растений различают три основных экологических типа: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. Растения, для которых вода не только необходимый экологический фактор, но непосредственная среда обитания, относятся к водным, называемым гидрофитами.

**Гигрофиты.** Это растения избыточно увлажненных местообитаний с высокой влажностью воздуха и почвы. При довольно большом разнообразии местообитаний, особенностей водного режима и анатомо-морфологических черт всех гигрофитов объединяет отсутствие приспособлений, ограничивающих расход воды, и неспособность выносить даже незначительную ее потерю. Ярко выраженные гигрофиты – травянистые растения и эпифиты влажных тропических лесов, не выносящие сколько-нибудь заметного понижения влажности воздуха. Даже в разгар сезона дождей мелкие эпифитные папоротники на стволах деревьев теряют тургор и засыхают, если на них в течение 2–3 часов падают солнечные лучи.

Черты гигрофитов имеют травянистые растения темнохвойных лесов (кислица, майник двулистный, двулепестник альпийский). К гигрофитам можно отнести и виды, растущие на открытых и хорошо освещенных местообитаниях, но в условиях избытка почвенной влаги – близ водоемов, в дельтах рек, в местах выхода грунтовых вод. В наших широтах примером могут служить прибрежные виды: калужница – *Caltha palustris*, плакун-трава – *Lythrum salikaria*, а в странах жаркого климата – папирус, болотные пальмы. Из культурных растений сюда можно отнести рис, культивируемый на полях, залитых водой.

**Ксерофиты.** Это растения сухих местообитаний, способные переносить значительный недостаток влаги – почвенную и атмосферную засуху. Они распространены, обильны и разнообразны в областях с жарким и сухим климатом. К этой группе принадлежат виды пустынь, сухих степей, саванн, колючих редколесий, сухих субтропиков. В более гумидных районах ксерофиты участвуют в растительном покрове лишь в наиболее прогреваемых и наименее увлажненных местообитаниях (например, на склонах южной экспозиции).

К группе ксерофитов относят и суккуленты – растения с сочными листьями или стеблями. Различают листовые суккуленты (агавы, алоэ) и стеблевые, у которых листья редуцированы, а наземные части представлены мясистыми стеблями (кактусы, некоторые молочаи).

Ксерофиты с наиболее ярко выраженными ксероморфными чертами строения листьев имеют своеобразный внешний облик, за что получили назва-

ние склерофитов. Облик типичного склерофита легко представить на примере чертополоха – *Carduus crispus* и пустынных полыней, ковылей, саксаулов.

Неблагоприятный водный режим растений в сухих местообитаниях обусловлен, во-первых, ограниченным поступлением воды при ее недостатке в почве и, во-вторых, увеличением расхода влаги на транспирацию при большой сухости воздуха и высоких температурах. Следовательно, для преодоления недостатка влаги возможны разные пути: увеличение ее поглощения и сокращение расхода, кроме того, способность переносить большие потери воды.

Все это используется ксерофитами при адаптации к сухости, но у разных растений в неодинаковой степени, в связи с чем некоторые авторы различают два основных способа преодоления ксерофитами засухи: возможность противостоять иссушению тканей, или активное регулирование водного баланса, и способность выносить сильное иссушение.

В зависимости от структурных черт и способов регулирования водного режима различают несколько разновидностей ксерофитов (по П.А. Генкелю): эуксерофиты, гемиксерофиты, пойкилоксерофиты.

**Мезофиты.** Эта группа включает растения, произрастающие в средних условиях увлажнения. Сюда относятся растения лугов, травяного покрова лесов, лиственные древесные и кустарниковые породы из областей умеренно влажного климата, а также большинство культурных растений.

Мезофиты – группа весьма разнообразная не только по видовому составу, но и по различным экологическим оттенкам, обусловленным разным сочетанием факторов в природных местообитаниях. Они связаны переходами с другими экологическими типами растений по отношению к воде, так что четкую границу между ними провести очень трудно. Так, среди луговых мезофитов выделяются виды с повышенным влаголюбием, предпочитающие постоянно сырые или временно заливаемые участки (лисохвост луговой – *Alopecurus pratensis*, бекманья обыкновенная – *Beckmannia eruciformis*). Их объединяют в переходную группу гигромезофитов наряду с некоторыми влаголюбивыми лесными травами, предпочитающими наиболее сырые леса, лесные овраги (недотрога – *Impatiens nolitangere*). С другой стороны, в местообитаниях с периодическим или постоянным (небольшим) недостатком влаги много мезофитов с теми или иными ксероморфными признаками с повышенной физиологической устойчивостью к засухе. Эта группа переходная между мезофитами и ксерофитами – ксеромезофиты. Примером могут служить многие виды северных степей, сухих сосновых боров, песчаных местообитаний: клевер-белоголовка – *Trifolium montanum*, подмаренник желтый – *Galium verum* и другие.

Особое место среди мезофитов занимают степные и пустынные весенние эфемеры и эфемероиды. К этой группе принадлежат растения, ранней весной покрывающие степи и пустыни разноцветным цветущим ковром (многолетники – тюльпаны, гусиные луки; однолетники – маки, вероники). Это виды с чрезвычайно краткой вегетацией и длительным периодом покоя, который однолетние эфемеры переживают в виде семян, а многолетние эфемероиды – в виде покоящихся луковиц, клубней, корневищ. Кроме весенних существуют и осенние

эфемероиды, произрастающие в районах с климатическим ритмом средиземно-морского типа. Сюда относятся виды родов *Crocus*, *Scilla* и другие.

По многим особенностям структуры и физиологии близки к ксерофитам растения, которые по тем или иным причинам испытывают недостаток влаги, сопряженный с действием низких температур. Иногда такие виды в качестве особого подразделения включают в группу ксерофитов, иногда выделяют в самостоятельные экологические типы – психрофиты и криофиты.

Психрофиты – растения влажных и холодных почв в холодных местообитаниях высокогорий и северных широт. Несмотря на достаточное увлажнение почвы, они часто испытывают недостаток влаги (или из-за физиологической сухости, вызванной низкими температурами, или в связи с преобладанием в почве недоступной влаги, как, например, на торфянистых почвах). Среди психрофитов есть травянистые растения (например злаки северных лугов: белоус – *Nardus strikta*; высокогорные кавказские злаки: овсяница пестрая – *Festuca varia*), высокогорные, болотные и тундровые кустарники и кустарнички, как вечнозеленые (вереск – *Calluna vulgaris*), так и с опадающей листвой (карликовые ивы – *Salix polaris*, *S. herbacea*). К психрофитам относятся и хвойные древесные породы умеренных и северных широт.

Криофиты в экологическом отношении очень близки к психрофитам и связаны с ними переходными формами. Это растения сухих и холодных местообитаний – сухих участков тундр, скал, осыпей. Обычно они рассматриваются и характеризуются вместе с психрофитами, поскольку у них много сходных морфологических и физиологических черт. Но среди криофитов есть и весьма своеобразные формы – это растения-подушки высокогорных холодных пустынь.

**Гидрофиты.** Это водные растения. По образу жизни и строению среди них можно выделить погруженные растения и растения с плавающими листьями. Погруженные растения подразделяют на укореняющиеся в донном грунте и взвешенные в толще воды. Из высших растений к первым принадлежат телорез – *Stratiotes aloides*, шильник водяной – *Subularia aquatica*. В эту же группу входят водоросли, прикрепленные к грунту. Из растений, взвешенных в толще воды, можно назвать роголистник погруженный – *Ceratophyllum demersum*, пузырчатку обыкновенную – *Utricularia vulgaris*, а также многочисленные виды планктонных водорослей.

Растения с плавающими листьями используют частично водную, частично воздушную среду. Из них укореняются в грунте кувшинки из рода *Nymphaea*, кубышки из рода *Nuphar*, рдесты, орех водяной – *Trapa natans*.

Многие виды наряду с плавающими на поверхности воды листьями имеют и подводные. Плавают на поверхности воды, не укореняясь, ряски, водокрас.

К настоящим водным растениям очень близко примыкает и обычно вместе с ними рассматривается группа гелофитов или амфибий – земноводных растений. Это виды береговых и прибрежных местообитаний с избыточным или переменным увлажнением. Они могут расти как в воздушной среде, так и частично погруженными в воду, могут выносить и полное временное заливание. Как в природе нет резкой границы между водными и наземными местообитаниями для растений, так и группа гелофитов связана незаметными переходами, с одной стороны, с настоящими гидрофитами, с другой – с наземными гигрофи-

тами и гигромезофитами. Примеры гелофитов – растений прибрежной полосы пресноводных водоемов и рек: стрелолист – *Sagittaria sagittifolia*, ежеголовка – *Sparganium ramosum*.

*Свет.* Свет определяет существование автотрофных организмов (синтез хлорофилла), составляющих важнейший уровень в трофических цепях. Но есть растения и без хлорофилла (грибы, бактерии – сапрофиты, некоторые орхидеи).

По отношению к свету как экологическому фактору растения бывают светолюбивые (гелиофиты) и тенелюбивые (сциофиты).

*Гелиофиты* – виды открытых мест (дуб монгольский, сосна могильная, береза белая, кустистые лишайники, овсяница овечья, клевер ползучий, подсолнечник и др.), в сухих местах обычно образуют разреженный и невысокий покров. При интенсивности до 13,5% свет оказывает стимулирующее действие на рост растений, при большей – действует угнетающе. У гелиофитов высоки траты на дыхание. Характерные признаки: листья плотные, кожистые, иногда блестящие с толстой кутикулой, хвоя утолщенная, укороченные побеги, опушение, на листьях и побегах сизый восковой налет – все это защищает лист от перегрева и интенсивного испарения. Клетки эпидермиса мелкие, паренхима образована 2 и более слоями. Соотношение хлорофилла А : В составляет 5 : 1. Обычны темно-зеленый цвет листьев, для трав – розеточные формы.

*Сциофиты* – не выносят сильного освещения, растут под пологом леса при сильном затенении (лесное разнотравье, папоротники, мхи, плауны, кислица, хвощи, подрост хвойных), при выставлении на простор жизнеспособность их резко ухудшается. Представлены в основном лесными травами. Характерные признаки: нежные тонкие листья с тонкой кутикулой, обычно матовые, неопушенные, более светлого цвета, чем у растений открытых мест, побеги вытянутые. Клетки мезофилла крупные, паренхима однослойная, стенки эпидермиса тонкие, устьиц на единицу площади меньше.

Факультативные гелиофиты (теневыносливые) занимают промежуточное положение между двумя группами. Легко переносят небольшое затенение. Эффективно используют боковое освещение (рассеянное), для листьев характерно мозаичное расположение. Это большинство лесных растений (клёны, липы, лианы, многие травы, кустарнички).

Движения растений связаны с реакцией на свет: **фототропизм, фотонастии**. Экологическое значение – ассимилирующие органы стараются занять положение, при котором растение будет получать оптимальное количество света. У гелиофитов листья «отворачиваются» от избыточного света, а у теневыносливых видов, наоборот, «поворачиваются» к нему.

Фототропизм вызывается оттоком ростовых гормонов – ауксинов, в затененную сторону. Изменение роста с разных сторон верхушечного побега приводит к искривлению стебля. В лесу ветви растут в направлении открытого неба. **Фотонастии** – рост определенных клеток в листьях или стеблях под влиянием света. При сильной освещенности сильнее растут клетки верхней поверхности – *эпинастия*, и боковые побеги (шалфей, хризантема, фасоль) или листья в розетках (подорожник, земляника, лапчатка) принимают горизонтальное положение, в темноте вытягиваются клетки нижней поверхности – *гипонастия*, и побег при-

нимает вертикальное положение. Никтинастия – изменения положения органов в течение суток с изменением интенсивности света и тургора, листья «складываются» вертикально (комнатный цветок маранта).

Свет для животных, в т.ч. и для человека, имеет в первую очередь информационное значение. Он необходим им для ориентации в пространстве. Уже у простейших организмов имеются в клетках чувствительные к свету органеллы. Пчелы своим танцем показывают собратьям путь полета к источнику пищи. Установлено, что фигуры танца (восьмерки) совпадают с определенным направлением по отношению к Солнцу. Доказана врожденная навигационная ориентация птиц, выработанная в процессе естественного отбора в течение длительной эволюции. При весенне-осенних перелетах птицы ориентируются по звездам и Солнцу. В водной среде широко распространена биолюминесценция – способность особей (рыбы, головоногие моллюски) светиться для привлечения добычи, особей противоположного пола, отпугивания врагов и т.д. *Фототаксис* – у животных и одноклеточных организмов – перемещение в сторону наибольшей (положительный) или наименьшей (отрицательный) освещенности для достижения наиболее подходящего местообитания (бабочки – красные и желтые цветки, ночные бабочки летят на свет в поисках партнера, гремучие змеи чувствуют ИК). Фототаксис у растений заключается лишь в перемещении хлоропластов в цитоплазме под влиянием света.

**Эдафические факторы.** К этой группе принадлежит самое большое количество абиотических и биотических факторов. Подробнее о них будет сказано ниже. Это все физические и химические свойства почв как сред обитания. Главным образом воздействуют на обитателей почв и растительный покров. Следует помнить, что свойства почв во многом определяются геологией местности и климатическим режимом.

**Факторы водной среды:** температура, давление, химический состав (кислород, углекислый газ, растворенные кремний, кальций, фосфор и другие химические элементы, соленость), прозрачность, плотность, характер пород дна. По степени концентрации солей в водной среде организмы бывают: пресноводные, солоноводные, морские эвригалинные и стеногалинные (живущие в условиях широкого и узкого диапазона солености соответственно). По температурному фактору организмы подразделяются на холодноводных и тепловодных, а также группу космополитов; по образу жизни в водной среде (глубина, давление) – на планктонные, бентосные, глубоководные и мелководные.

**Факторы воздушной среды.** Температура, давление, химический состав, ветровой режим, влажность, задымленность или запыленность от естественных пожаров и вулканической деятельности. Сюда входят уже рассмотренные климатические факторы.

## 2.6. Биотические факторы

Это факторы, контролирующие взаимоотношения организмов в популяциях или сообществах. Выделяют два основных типа таких отношений.

**Внутривидовые отношения** – популяционные и межпопуляционные (конкуренция, демографические, этологические, групповой эффект, массовый эффект). Взаимодействия между особями одного и того же вида носят название *гомотиических* реакций.

**Межвидовые отношения** – конкуренция, хищник-жертва, паразитизм, симбиоз, комменсализм и др. Взаимодействия между особями разных видов носят название *гетеротиических* реакций.

### Внутривидовые отношения

Внутривидовые отношения похожи на отношения разных видов. Среди них также довольно часто встречаются случаи агрессии, когда одна особь убивает и даже пожирает другую (крупные птенцы отбирают пищу). Активная борьба за убежище, территорию известна у многих животных. Известны случаи паразитирования самцов на самках и наоборот. Вместе с тем обычна и пассивная конкуренция за пищу, убежище и т.д. Часты случаи взаимопомощи и нахлебничества.

Основой внутривидового отбора является внутривидовая борьба. Именно поэтому, как считал Ч. Дарвин, молодых организмов рождается больше, чем достигает зрелого возраста. Вместе с тем преобладание числа рождающихся над числом доживающих до зрелости организмов компенсирует высокую смертность на ранних стадиях развития. Поэтому, как отмечал С.А. Северцов, величина плодовитости связана со стойкостью вида.

Таким образом, внутривидовые отношения направлены на размножение и расселение вида.

В мире животных и растений существует большое количество приспособлений, облегчающих контакты между особями или, наоборот, предотвращающими их столкновение. Такие взаимные адаптации в пределах вида были названы С.А. Северцовым *конгруэнциями*. Так, в результате взаимных приспособлений особи имеют характерную морфологию, экологию, поведение, которые обеспечивают встречу полов, успешное спаривание, размножение и воспитание потомства. Установлено пять групп конгруэнций:

- 1) эмбрионы или личинки и родительские особи (сумчатые);
- 2) особи разного пола (половые аппараты самцов и самок);
- 3) особи одного и того же пола, в основном самцы (рога и зубы самцов, используемые в боях за самку);
- 4) братья и сестры одного и того же поколения в связи со стадным образом жизни (пятна, облегчающие ориентировку при бегстве);
- 5) полиморфные особи у колониальных насекомых (специализация особей к выполнению определенных функций).

Целостность вида выражается также в единстве размножающейся популяции, однородности ее химического состава и единстве воздействия на окружающую среду.

Важно отметить два эффекта, которые наблюдаются в популяциях, особенно высших животных. Один из них – *групповой эффект* – направлен на увеличение численности популяции, необходимой для сохранения генофонда. Так, например, для успешного размножения популяция перуанского баклана *Phala-*

*crocorax bougainvillei* должна составлять не менее 10 000 особей, а на 1 м<sup>2</sup> должно быть не менее двух гнезд. При совместной жизни в группах значительно облегчается поиск пищи и борьба с врагами.

Второй эффект – массовость – связан с перенаселением среды и влечет за собой вредные для популяций последствия. Такие последствия обычно сводятся к следующим формам взаимодействий.

**Конкуренция** – в популяциях выражается в борьбе самцов за право обладания самкой, в борьбе за пищу, лидерство в стае и т.п.

**Каннибализм** – этот тип внутривидовых отношений не редок в выводках хищных птиц и зверей. Самые слабые обычно уничтожаются более сильными, а иногда и родителями.

**Саморазреживание** растительных популяций. Внутривидовая конкуренция влияет на рост и распределение биомассы в пределах растительных популяций. По мере роста особи увеличиваются в размерах, возрастают их потребности и как следствие – возрастает конкуренция между ними, что приводит к гибели. Число выживших особей и скорость их роста зависит от плотности популяции. Постепенное уменьшение плотности растущих особей называется самоизреживанием. Подобное явление наблюдается в лесных насаждениях.

### Межвидовые отношения

**Конкуренция.** Этот тип взаимоотношений определяет правило Гаузе. Согласно этому правилу два вида не могут одновременно занимать одну и ту же экологическую нишу и поэтому обязательно вытесняют друг друга. Например, ель вытесняет березу.

**Аллелопатия** – это химическое воздействие одних растений на другие посредством выделения летучих веществ. Носителями аллелопатического действия являются активные вещества – *колины*. Благодаря воздействию этих веществ может отравляться почва, изменяться характер многих физиологических процессов, вместе с тем посредством химических сигналов растения узнают друг друга.

**Симбиоз** – это различные формы тесного сожительства разноименных организмов, составляющих симбиотическую систему. По характеру отношений между партнерами выделяется несколько типов симбиоза: комменсализм, паразитизм и мутуализм.

**Протокооперация** – тесное сотрудничество двух видов, не являющееся обязательным, но жизнь совместно весьма выгодна для обоих, например, в целях защиты.

**Мутуализм** – крайняя степень ассоциации между видами, при которой каждый извлекает выгоду из связи с другим. Например, растения и азотфиксирующие бактерии; шляпные грибы и корни деревьев.

**Комменсализм** – форма симбиоза, при которой один из партнеров (комменсал) использует другого (хозяина) для регуляции своих контактов с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения. Комменсализм широко развит в экосистемах коралловых рифов – это квартирантство, защита (щупальца акти-

ний защищают рыб), обитание в теле других организмов или на его поверхности (эпифиты).

**Паразитизм** – форма отношений двух различных организмов, принадлежащих к разным видам, носящих антагонистический характер. Здесь один организм – паразит – использует другого – хозяина – в качестве среды обитания и источника пищи.

**Хищничество** – это способ добывания пищи животными (реже растениями), при котором они ловят, умерщвляют и поедают других животных. Хищничество встречается практически у всех типов животных. В ходе эволюции у хищников хорошо развились нервная система и органы чувств, позволяющие обнаруживать и распознавать добычу. Кроме этого развиты средства овладения, умерщвления, поедания и переваривания добычи (острые втягивающиеся когти у кошачьих, ядовитые железы многих паукообразных, стрекательные клетки актиний, ферменты, расщепляющие белки и другое). Эволюция хищников и жертв происходит сопряженно. В ходе ее хищники совершенствуют способы нападения, а жертвы – способы защиты.

## 2.7. Антропогенные факторы

Хотя человек влияет на живую природу через изменение абиотических факторов и биотических связей видов, деятельность людей на планете выделяют в особую силу. Основными способами антропогенного влияния являются: завоз растений и животных, сокращение их ареалов и уничтожение видов, непосредственное воздействие на растительный покров, распашка земель, вырубка и выжигание лесов, выпас домашних животных, выкашивание, осушение, орошение и обводнение, загрязнение атмосферы, создание рудеральных мест обитания (мусорные свалки, пустыри) и отвалов, создание культурных фитоценозов. К этому следует добавить многообразные формы растениеводческой и животноводческой деятельности, мероприятия по защите растений, охране редких и экзотических видов, промысел животных, их акклиматизацию и т.п. Влияние антропогенного фактора с момента появления человека на Земле постоянно усиливалось. В настоящее время судьба живого покрова нашей планеты и всех видов организмов находится в руках человеческого общества и зависит от антропогенного влияния на природу. Особо следует подчеркнуть роль войн и средств массового уничтожения живого, которые могут привести к гибели человечества. А если Природа создала Человека как будущего конструктора не только Земли, а и Вселенной, то с чем останется Вселенная?!

### Контрольные вопросы

1. В чем состоит суть концепции взаимодействия организмов и среды?
2. Дайте определение понятия «экологический фактор».
3. Что понимается под средой обитания?
4. Какова классификация экологических факторов?
5. В чем заключена суть законов Либиха и Шелфорда?
6. Что понимается под периодичностью действия экологических факторов?

7. Что обозначают приставки эври- и стено- применительно к организмам, подверженным действию конкретного экологического фактора?
8. В чем состоит разница между пойкилотермными и гомойотермными животными?
9. В чем состоит разница между гигрофитами, ксерофитами, мезофитами и гидрофитами?
10. Назовите основные формы межвидовых взаимоотношений.

## Глава 3. КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

---

### 3.1. Общие положения

**Ж**ивые существа, как растения, так и животные, многочисленны и разнообразны. Нет никакого сомнения, что это разнообразие и численность организмов определяется факторами среды обитания. Таким образом, каждый вид занимает строго отведенное ему место в географическом пространстве с конкретным набором физических и химических параметров. Однако положение вида зависит не только от абиотических экологических факторов, но и от связей данного организма с другими организмами как в пределах своего вида, так и с представителями других видов. Волк не будет обитать на тех географических пространствах, даже если набор абиотических факторов весьма для него приемлем, где не будет для него пищевого ресурса. Следовательно, место, которое занимает вид в конкретной среде обитания, должно быть обусловлено не только территорией и средой, но и быть связанным с потребностью в пище и функцией воспроизводства. Каждый из видов, равно как и конкретный организм, в сообществе (биоценозе) имеет свое собственное время пребывания и свое место, которые и отличают его от других видов. Такое положение вида зависит, в первую очередь, от успеха в конкуренции за добывание пищи, что уже отмечал Ч. Дарвин. Исследование конкуренции привело к уточнению одной из фундаментальных концепций современной экологии – концепции экологической ниши.

При определении экологического положения вида мы встречаемся с различными понятиями. Во-первых, это *ареал* вида – распространение вида в географическом пространстве (географический аспект вида). Во-вторых, *местообитание вида (среда обитания или биотоп)* – тип географического пространства по набору физических и химических параметров и (или) биотических характеристик, где обитает вид. При этом вид в различных частях ареала может занимать ряд различных местообитаний. И, наконец, в-третьих, *экологическая ниша* – подразумевается нечто большее, чем просто место с набором параметров среды, где обитает данный вид. Мы должны учитывать и его функциональную роль в том сообществе, которое населяет это место. Лучшее и меткое сравнительное определение экологической ниши и среды дали французские экологи Р. Виберт и К. Лаглер: *среда* – это адрес, по которому проживает данный орга-

низм, тогда как **ниша** дополнительно указывает на род его занятий на этом месте, его профессию.

Некоторые экологи более охотно употребляют термин «местообитание», который является почти синонимом «среде обитания», и оба этих понятия часто перекрывают друг друга, но будем помнить, что «среда обитания» обозначает лишь пространство, где распространен вид. В таком понимании этот термин очень близок к понятию ареала вида.

### 3.2. Местообитание

Это участок суши или водоема, занятый популяцией одного вида или ее частью и обладающий для ее существования всеми необходимыми условиями (климат, рельеф, почва, питательные вещества). Местообитание вида – это совокупность отвечающих его экологическим требованиям участков в пределах видового ареала. Таким образом, местообитание – не что иное, как всего лишь компонент экологической ниши. По широте использования местообитаний различают *стенотопные* и *эвритопные* организмы, т.е. организмы, занимающие конкретные пространства с определенным набором экологических факторов, и организмы, которые существуют в широком диапазоне экологических факторов (космополиты). Если мы говорим об обитании сообщества организмов или о месте биоценоза, то чаще употребляется термин биотоп. Местообитание имеет еще один синоним **экотоп** – географическое пространство, охарактеризованное конкретным набором экологических параметров. В этом случае популяцию любого вида, обитающую на данном пространстве, называют *экотипом*.

Термин «местообитание» может быть применен как к конкретным организмам, так и сообществам в целом. Мы можем указать луг как единое местообитание различных трав и животных, хотя и травы и животные занимают разные экологические ниши. *Но никогда этот термин не должен подменять понятие «экологическая ниша».*

Местообитание может обозначать комплекс связанных между собой некоторых живых и неживых характеристик географического пространства. Например, местообитание водных насекомых клопа-гладыша и плавта представляет собой мелководные покрытые растительностью участки озер. Эти насекомые занимают одно местообитание, но имеют разные трофические цепи (гладыш – это активный хищник, а плавт питается разлагающейся растительностью), что и отличает экологические ниши этих двух видов.

Местообитание может обозначать и только биотическую среду. Так, бациллы и бактерии живут внутри других организмов. Вши живут в волосяном покрове хозяина. Некоторые грибы связаны с конкретным типом леса (подберезовики). Но местообитание может быть представлено и чисто физико-географической средой. Можно указать приливно-отливный берег моря, где обитают столь разнообразные организмы. Это может быть и пустыня, и отдельная гора, дюны, ручей и река, озеро и море и т.п.

### 3.3. Экологическая ниша

Экологическая ниша – понятие, по мнению Ю. Одума (1986), более емкое. Сам термин «экологическая ниша» был введен американским экологом Джозефом Гриннеллом в 1917 г. для определения пространственного распределения видов. В такой трактовке понятие экологической ниши близко понятию местообитание.

Экологическая ниша, как это показал английский биолог и эколог **Ч. Элтон** (1927), включает в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе. Ч. Элтон различал ниши как позицию вида в зависимости от других видов в сообществе. Представление Ч. Элтона о том, что ниша не есть синоним местообитания, получило широкое признание и распространение. Организму очень важны его трофическое положение, образ жизни и связи с другими организмами, равно как и его положение относительно градиентов внешних факторов. Эти три аспекта экологической ниши – пространство, функциональная роль организма, внешние факторы – удобно обозначить как **пространственную нишу** (нишу места), **трофическую нишу** (функциональную нишу) в понимании Ч. Элтона и **многомерную нишу** (учитывается весь объем и набор биотических и абиотических характеристик, **гиперобъем**). Экологическая ниша организма зависит не только от того, где он обитает, но включает также общую сумму его требований к окружающей среде. Организм не только испытывает на себе действие экологических факторов, но и сам предъявляет к ним свои требования.

### 3.4. Современная концепция экологической ниши

Данная концепция сформировалась на основе модели, предложенной **Дж. Хатчинсоном** (1957). Согласно этой модели, экологическая ниша – это часть воображаемого многомерного пространства (гиперобъема), отдельные измерения которого соответствуют факторам, необходимым для нормального существования и размножения организма. Нишу Хатчинсон, которую мы будем называть многомерной, можно описать с помощью количественных характеристик и оперировать с ней при помощи математических расчетов и моделей. **Р. Уиттекер** (1980) определяет экологическую нишу как позицию вида в сообществе, подразумевая при этом, что сообщество уже связано с конкретным биотопом, т.е., с определенным набором физических и химических параметров. Следовательно, **экологическая ниша – это термин, употребляемый для обозначения специализации популяции вида внутри сообщества**. Группы видов в биоценозе, обладающие сходными функциями и нишами одинакового размера, называются **гильдиями**. Виды, занимающие одинаковые ниши в разных географических областях, называются **экологическими эквивалентами**.

### 3.5. Индивидуальность и неповторимость экологических ниш

Какими бы близкими по месту обитания ни были бы организмы (или виды в целом), как бы ни близки были их функциональные характеристики в биоценозах, они никогда не будут занимать одну и ту же экологическую нишу. Таким образом, число экологических ниш на нашей планете несчетно. Образно можно себе представить человеческую популяцию, все особи которой обладают только своей неповторимой нишей. Невозможно представить двух абсолютно одинаковых людей, обладающих абсолютно идентичными морфофизиологическими и функциональными характеристиками, включая и такие, как психические, отношение к себе подобным, абсолютная потребность в типе и качестве пищи, сексуальные отношения, норма поведения и т.п. Но индивидуальные ниши различных людей могут перекрываться по отдельным экологическим параметрам. Например, студенты могут быть связаны между собой одним вузом, конкретными преподавателями и в то же время могут различаться по поведению в обществе, в выборе пищи и др.

### 3.6. Измерение экологических ниш

Для характеристики ниши используют обычно два стандартных измерения – **ширина ниши** и **перекрывание** с соседними нишами. Под шириной ниши понимаются градиенты или диапазон действия какого-либо экологического фактора, но только в пределах данного гиперпространства. Ширину ниши можно определить по длине трофической цепи, по интенсивности действия какого-либо биотического или абиотического фактора. Под перекрытием экологических ниш подразумевается и перекрытие по ширине ниш, и перекрытие гиперобъемов (экологических пространств) (рис. 3.1).



Рис. 3.1. Параметры экологических ниш (по: Одум, 1986)

### 3.7. Типы экологических ниш

Выделяются два основных типа экологических ниш. Во-первых, это **фундаментальная** (формальная) ниша – наибольший «абстрактно заселенный гиперобъем», где действие экологических факторов без влияния конкуренции обеспечивает максимальное обилие и функционирование вида. Однако вид испытывает постоянное изменение экологических факторов в пределах своего ареала. К тому же, как мы уже знаем, усиление действия одного фактора может изменить отношение вида к другому фактору (следствие из закона Либиха) и его диапазон может измениться. Действие двух факторов одновременно может изменить отношение вида к каждому из них конкретно. Всегда в пределах экологических ниш действуют биотические ограничения (хищничество, конкуренция). Все эти действия приводят к тому, что реально вид занимает экологическое пространство, которое намного меньше, чем гиперпространство фундаментальной ниши. В этом случае мы говорим о **реализованной** нише, т.е. **реальной** нише (рис. 3.2).



Рис. 3.2. Соотношение гиперобъемов фундаментальной и реализованной ниши:  $y1-1$ ,  $y1-2$ ,  $x1-1$ ,  $x1-2$  – координаты фундаментальной ниши;  $y2-1$ ,  $y2-2$ ,  $x2-1$ ,  $x2-2$  – координаты реализованной ниши (по: Одум, 1986, с изменениями)

### 3.8. Принципы Гаузе и Вандермеера

Наблюдения и эксперименты, проведенные советским биологом Г.Ф. Гаузе в 1931–1935 гг. показали, что конкуренция между двумя близкородственными видами тем сильнее, чем эти виды более близки между собой. В самом крайнем случае можно допустить, что два вида не смогут устойчиво сосуществовать в ограниченном пространстве, если рост численности каждого лимитирован каким-либо важным ресурсом, количество и (или) доступность которого ограничены.

Близкородственные организмы со сходным образом жизни и сходной морфологией стараются никогда не обитать в одном и том же месте. Иными словами, два вида не могут существовать на одной территории, если они занимают одну и ту же экологическую нишу. Они или будут использовать разные пищевые ресурсы, или вести активный образ жизни в разное время (ночь, день), что и должно обеспе-

читать им общую территорию. Такое эмпирическое утверждение и получило название **принципа Гаузе** или **принципа конкурентного исключения**.

В своих экспериментальных работах и выводах Г.Ф. Гаузе опирался на уже известную нам концепцию Ч. Элтона о позиции вида в сообществе в зависимости от других видов. Кроме этого он брал во внимание и математические модели роста численности популяций, их взаимодействия, а также модели конкуренции двух популяций за одну и ту же пищу, разработанные итальянским математиком В. Вольтеррой и американским математиком А.Дж. Лоткой (уравнение Лотки-Вольтерры). Принцип Гаузе сыграл решительную роль в формировании современной концепции экологической ниши, а также в разработке модели эколого-географического видообразования.

Дж.Х. Вандермеер (1972) значительно расширил понятие реализованной ниши, данное Дж. Хатчинсоном. Он пришел к выводу, что если в данном конкретном местообитании сосуществует  $N$  взаимодействующих видов, то они будут занимать абсолютно разные реализованные экологические ниши, число которых будет равно  $N$ . Это наблюдение получило название **принципа Вандермеера**.

Иногда принципы Гаузе и Вандермеера объединяют под общим **принципом Гаузе-Вандермеера**. Согласно этому принципу всегда происходит разделение ниш (дивергенция), которые будут абсолютно не совместимы (рис. 3.3, 3.4).

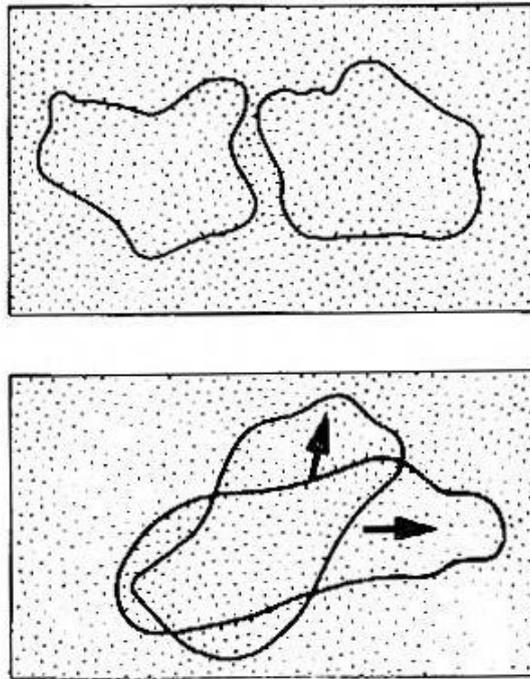


Рис. 3.3. Два вида занимают не перекрывающиеся экологические ниши (верхний рисунок). На нижнем рисунке два вида занимают очень сходные экологические ниши, поэтому они подвержены процессу дивергенции, приводящему к расхождению ниш (по: Одум, 1986)

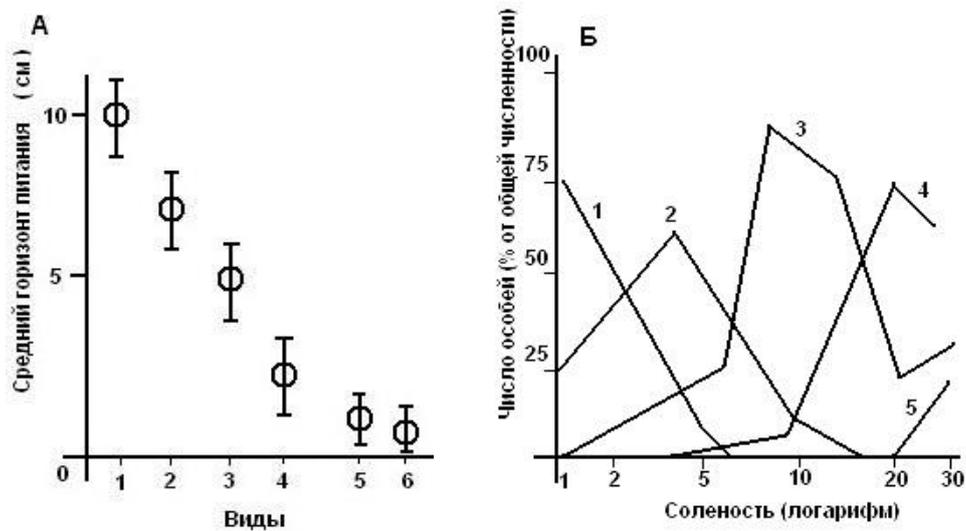


Рис. 3.4. Разделение ниш по высоте обитания у лесных слизней (А) и расположение местообитаний бокоплава по градиенту солености (Б) (по: Fenchel, Kalding, 1979; из: Одум, 1986)

Конкурентное взаимодействие может касаться как пространства, биогенных элементов, использования света (деревья в лесу), так и процесса борьбы за самку, за пищу, равно как и зависимости от хищника, подверженности болезням и др. Обычно жесткая конкуренция, наблюдаемая на межвидовом уровне, может привести к замене популяции одного вида популяцией другого вида, но может привести и к равновесию между двумя видами (обычно такое равновесие природой устанавливается в системе хищник – жертва). Крайние случаи – это вытеснение одним видом другого за пределы данного местообитания. Не редки и такие случаи, когда один вид вытесняет другой в трофической цепи и заставляет его перейти на использование другой пищи.

### 3.9. Пространство ниши

Экологические ниши видов – это нечто большее, чем отношение вида к какому-то одному градиенту среды. Многие признаки или оси многомерного пространства очень сложны для измерения или не могут быть выражены линейными векторами (например поведение, пристрастие и др.). Следовательно необходимо, как справедливо отмечал Р. Уиттекер (1980), перейти от концепции оси ниши (вспомним ширину ниши по какому-либо одному или нескольким параметрам) к концепции ее многомерного определения.

Это позволит выявить характер отношений видов при их полном диапазоне адаптивных взаимосвязей. Если ниша есть «место» или «положение» вида в сообществе согласно концепции Ч. Элтона, то мы вправе дать ей

какие-то измерения. Согласно Хатчинсону, ниша может быть определена некоторым числом переменных условий среды в пределах сообщества, к которым виды должны быть приспособлены.

Эти переменные включают как биологические показатели (например размер пищи), так и небиологические (климатические, орографические, гидрографические и др.). Эти переменные могут служить осями, по которым и воссоздается многомерное пространство, которое называется экологическим пространством или пространством ниши. Каждый из видов может приспособиться или быть устойчивым к некоторому диапазону значений каждой переменной. Верхние и нижние пределы всех этих переменных и очерчивают то экологическое пространство, которое способен занимать вид. Это и есть фундаментальная ниша в понимании Хатчинсона. В упрощенном виде это можно себе представить как «n-сторонний ящик» со сторонами, соответствующими пределам устойчивости вида на осях ниши, отражающих экологические факторы, в том числе и трофические.

Применив многомерный подход к пространству ниши сообщества, мы можем выяснить позицию видов в пространстве, характер реакции вида на воздействие более чем одной переменной, относительные размеры ниш.

Итак, у каждого вида животных своя ниша, что сводит к минимуму конкуренцию с другими видами. Поэтому в сбалансированной экосистеме присутствие одного вида обычно никогда не угрожает другому.

Адаптация к разным нишам связана с действием закона лимитирующего фактора. Пытаясь использовать ресурсы за пределами своей ниши, животное сталкивается с многими негативными факторами среды, т.е. с ростом сопротивления среды. Иными словами, в собственной нише конкурентоспособность вида очень велика, а вне нее значительно ослабевает или пропадает вовсе. С другой стороны, экологическая ниша не может быть пустой. Если ниша пустует в результате вымирания какого-то вида, то она тут же заполняется другим видом (принцип заполнения экологических ниш). А это означает, что экологическая ниша возникает и исчезает вместе с приобретением каких-то адаптаций конкретным видом. Вне вида экологическая ниша не существует.

Понятие «экологическая ниша» следует отличать от понятия «местообитание». В последнем случае речь идет о части пространства, где вид живет и где имеются необходимые абиотические условия для его существования. Экологическая ниша вида зависит не только от абиотических условий, она характеризует весь образ жизни, который вид может вести в данном сообществе.

Р. Мак-Артур отмечал, что экологический термин «ниша» и генетический термин «фенотип» – понятия аналогичные. Они оба связаны с неопределенным числом признаков, имеют некоторые или даже все общие переменные и оба весьма полезны при установлении различий между особями и видами. Таким образом, ниши сходных видов, объединенные одним общим местообитанием, можно вполне сравнить, если проводить сравнение только по нескольким переменным.

Группу видов, тесно связанных друг с другом своими нишами в пределах сообщества, называют *гильдией*. Во многих случаях размеры и масса животных в гильдии пропорциональны средним размерам пищи, которую они потребляют. Примером гильдий являются осы, паразитирующие на популяциях питающихся нектаром насекомых; улитки, живущие в листовой подстилке леса; лианы, проникающие в полог тропического леса.

Гильдия – весьма удобная единица для изучения взаимодействий между видами, а при анализе биоценоза ее можно рассматривать как операционную функциональную единицу. Это позволяет не рассматривать по отдельности все до единого вида в биоценозе.

### **Контрольные вопросы**

1. Чем определяется разнообразие растений и животных на Земле?
2. В чем состоит разница между ареалом и местообитанием?
3. Что такое экологическая ниша в современном понимании?
4. Какие типы экологических ниш вы знаете?
5. Назовите параметры измерений экологических ниш?
6. В чем состоит суть законов Гаузе и Вандермеера?
7. Что собой представляет многомерность или пространство экологической ниши?
8. Что такое гильдия?
9. Какие виды называются экологическими эквивалентами?
10. Что понимается под экотопом и экотипом?

## Глава 4. ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ И АДАПТАЦИЯ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

---

### 4.1. Онтогенез

**Онтогенез** (от греч. *on*, род. падеж, *ontos* – сущее и ...*genesis* – *происхождение*) – индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) и до конца жизни. Онтогенез включает увеличение массы тела, его размеров, дифференцировку и интеграцию частей развивающегося организма.

Термин «онтогенез» введён в науку Э. Геккелем (1866). У организмов, размножающихся половым путём, онтогенез начинается с оплодотворённой яйцеклетки, или зиготы. У организмов с бесполом размножением онтогенез начинается с образования нового организма при делении материнского организма на дочерние или специализированной (инициальной) клетки, путём почкования, а также из корневища, клубня или луковицы.

В процессе онтогенеза каждый организм закономерно проходит последовательные фазы, стадии или периоды развития, из которых основными у организмов, размножающихся половым путём, являются: зародышевый (эмбриональный, или пренатальный), послезародышевый (постэмбриональный, или постнатальный) и период развития взрослого организма вплоть до его смерти. В основе онтогенеза лежит сложный процесс реализации на разных стадиях развития организма наследственной информации, заложенной в каждой из его клеток. Обусловленная наследственностью программа онтогенеза осуществляется под влиянием многих факторов (условия внешней среды, межклеточные и межклеточные взаимодействия, гуморально-гормональные и нервные регуляции и т.д.) и выражается во взаимосвязанных процессах размножения клеток, их роста и дифференцировки.

Новые в эволюционном отношении признаки, проявляющиеся в онтогенезе, связаны с изменением наследственной программы. Они способствуют приспособлению данной популяции к меняющимся условиям среды, сохраняются в процессе естественного отбора, закрепляются и передаются по наследству. Ученые вплотную подошли к решению вопроса о том, как в ходе онтогенеза реализуется закодированная в генотипе информация. Американский биохимик

Дж. Боннер выдвинул предположение о том, что в процессе онтогенеза реализуется закодированная программа, состоящая из ряда подпрограмм. Каждая из них обуславливает формирование одной определенной группы признаков и свойств. После реализации первой подпрограммы включается в работу следующая генная система, ответственная за формирование другой группы признаков и свойств, за ней начинает работать третья – и так далее до завершения всего онтогенеза. Прохождение каждой из указанных фаз, связанных с формированием определенных признаков и свойств, строго необходимо и последовательно. Каждый следующий этап онтогенеза не может пройти ранее предыдущего, на каждом из них идет образование определенных морфологических структур, новых по сравнению с предыдущим этапом. В ходе онтогенеза непосредственно происходит структурная и функциональная специализация клеток, тканей и органов организма, усложняются взаимодействия между ними, возникают необратимые возрастные изменения. Процессы старения и естественного отмирания – нормальное завершение всех тех качественных сдвигов в обмене веществ, через которые проходит организм в онтогенезе.

**Онтогенез животных.** Наиболее сложен онтогенез многоклеточных животных, размножающихся половым способом. При этом важную роль в регуляции их онтогенеза играют нервная и эндокринная системы. Выделены следующие основные фазы онтогенеза:

- предзародышевый (проэмбриональный), включающий развитие половых клеток (гаметогенез) и оплодотворение;
- зародышевый (эмбриональный) – до выхода организма из личиных и зародышевых оболочек;
- послезародышевый (постэмбриональный) – до достижения половой зрелости;
- взрослое состояние, включая последующее старение организма.

Выделяют 3 типа онтогенеза животных:

1) личиночный – после раннего выхода из личиных оболочек организм некоторое время живёт в форме личинки, существенно отличающейся от взрослой формы; в конце личиночной стадии у ряда групп происходит метаморфоз;

2) яйцекладный – зародыш длительное время развивается внутри яйца, личиночная стадия отсутствует;

3) внутриутробный – оплодотворённые яйца задерживаются в яйцеводах матери, иногда при этом возникает связь тканей зародыша и материнского организма с помощью плаценты.

**Онтогенез растений.** У растений, размножающихся половым путем, онтогенез начинается с развития оплодотворенной яйцеклетки. При вегетативном размножении онтогенез начинается с деления соматических клеток материнского растения, в т.ч. из клеток специализированных органов – корневища, клубня, луковицы и т.д.

Как правило, онтогенез растений делят на следующие последовательные возрастные и структурно-физиологические этапы: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения, старости. Можно это продемонстрировать на злаковых растениях. На начальных этапах онтогенеза происходит набухание и прораста-

ние семени, появление первых корней и листьев, растение укрепляется на земле, но растение питается в основном за счет веществ, запасенных в эндосперме еще на материнском организме. Затем начинается период образования новых листьев и корней, боковых побегов – фаза кушения (фаза розетки). На следующем этапе начинает формироваться соцветие, удлиняется стебель – фаза выхода в трубку. Позднее происходит формирование соцветия, цветение, образование зерна и его созревание.

Целостность растения в онтогенезе обеспечивают фитогормоны, а также обмен метаболитами между разными органами, например, между органами фотосинтеза – листьями и органами поглощения воды и минеральных элементов – корнями.

В ходе онтогенеза растений осуществляется рост, связанный с увеличением размеров и новообразованием элементов структуры организма, и развитие, ведущее к изменениям структуры и функций растения и его частей.

Как процесс, онтогенез растений состоит из ряда последовательно наступающих возрастных периодов, или этапов: эмбрионального, ювенильного, виргинильного, генеративного и старости.

*Эмбриональный этап* начинается еще на материнском растении с образования зиготы – оплодотворенной яйцеклетки. В результате процессов деления, роста и дифференциации клеток из зиготы образуется зародыш семени. Для него характерен гетеротрофный способ питания.

*Ювенильный этап* начинается с прорастания семени, что означает не только закрепление нового растительного организма в определенном месте, но и переход его к автотрофному способу питания.

Активные процессы деления и роста клеток конуса нарастания зародышевой почки приводят к появлению осевого облиственного побега, листья которого, как правило, в той или иной мере отличаются (морфологически и анатомически) от листьев взрослых особей. Например, у взрослых деревьев сосны обыкновенной хвоя расположена на укороченных побегах пучками по две хвоинки, а у кедра сибирского – по пять хвоинок в пучке. Ювенильная хвоя этих древесных пород имеет одиночное спиральное расположение. На взрослых деревьях ясеня листья непарноперисто-сложные, а ювенильные – простые. До тех пор пока растение образует ювенильные листья, оно находится на ювенильном, или младенческом, этапе онтогенеза.

*Виргинильный этап* – переход растения к образованию фотосинтезирующих органов, типичных для взрослого растения. Так как на этом этапе растения обладают очень сильным вегетативным ростом (т. е. ростом вегетативных органов), но не способны к образованию генеративных органов, виргинильный этап нередко называют фазой роста и девственным периодом.

*Генеративный этап* характеризуется способностью растений к образованию помимо вегетативных органов также генеративных: микро- и макростробилов (т.е. мужских колосков и женских шишечек) у голосеменных, цветков – у покрытосеменных, с последующим образованием в результате опыления и оплодотворения шишек (голосеменные), плодов (покрытосеменные) и семян. Приобретение древесным растением способности к формированию генератив-

ных органов означает вступление его в возраст половой зрелости, или возмужалости. У древесных растений разных биологических групп этот возраст различен. Так, кедр сибирский в лесных условиях вступает в генеративный этап онтогенеза только с 50–70 лет, а такие полукустарники, как солнцезвезд и иссоп, способны цвести и плодоносить уже на первом году жизни. Среди древесных и полудревесных растений преобладают виды, которые, вступив в возраст половой зрелости, могут цвести и плодоносить многократно, до глубокой старости. Это поликарпические растения. Но есть и монокарпические, способные цвести и плодоносить только один раз в жизни (разные виды бамбука).

На вступление растений в половозрелое состояние, на их репродуктивную способность большое влияние оказывают условия внешней среды: чем лучше эти условия, тем раньше растения вступают в возраст половой зрелости, тем они обильнее цветут и плодоносят.

Генеративный этап в онтогенезе семяносеющего растения одновременно является эмбриональным этапом для растений его семенного потомства.

*Этап старости*, или старения, характеризуется ослаблением вегетативного роста, затуханием генеративных процессов, снижением репродуктивной способности растений, устойчивости к поражающему воздействию насекомых-вредителей и болезней. Завершается этот этап гибелью растения. У поликарпических древесных пород этап старения нередко оказывается очень длительным, так как наряду со старением и отмиранием отдельных побегов в кроне происходит образование новых побегов за счет пробуждения спящих почек. Продлению жизни особи также способствует развитие пневой и стволовой поросли.

Поскольку большинство растений ведет прикрепленный образ жизни и их онтогенез зависит от среды обитания, у них выработались разнообразные приспособительные реакции (период покоя, фотопериодизм, термопериодизм и др.), благодаря которым период активной жизнедеятельности приурочен к наиболее благоприятному времени года.

## 4.2. Жизненный цикл и его тактика

Интенсивность развития и роста организмов, помимо обусловленных наследственностью причин, зависит от питания, температуры, влажности, освещения и многих др. факторов среды, формирование видовых особенностей организма заканчивается к наступлению половой зрелости, а развитие индивидуальных признаков продолжается до конца онтогенеза. У некоторых групп животных (например у птиц) с наступлением половой зрелости в основном прекращается рост, у других (например у рыб) рост происходит в течение всей жизни. Длительность онтогенеза колеблется у разных видов от нескольких часов или дней (некоторые насекомые, например тли) до 200 лет (например черепахи). В пожилом и старческом возрасте также происходят изменения (завершение детородной функции, изменения в морфологии и функционировании органов).

Давление естественного отбора, обусловленное влиянием абиотических и биотических факторов, формирует у организмов определенный тип жизненного цикла. В результате каждый вид приобретает адаптивную комбинацию попу-

ляционных морфологических и функциональных признаков, а следовательно, и уникальный жизненный цикл, присущий только ему. Но все же можно выделить несколько основных жизненных циклов и предсказать, какой комбинацией специфических особенностей будут обладать организмы, обитающие в определенных условиях, и какова будет их тактика выживания.

Итак, жизненный цикл – это совокупность всех фаз развития организма, пройдя которые, обычно начиная с зиготы, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению. Длительность жизненного цикла определяется числом поколений (генераций), развивающихся в течение года, или числом лет, на протяжении которых осуществляется один жизненный цикл. Она зависит также от продолжительности претерпеваемого организмом обязательного периода покоя или диапаузы.

У животных различают **простой жизненный цикл** – прямое развитие особей (большинство позвоночных, пауки, рыбы, птицы) и **сложный** – с метаморфозом или с чередованием поколений.

При развитии с метаморфозом (рис. 4.1, 4.2) жизненный цикл прослеживается в течение развития одной особи (у майского жука: яйцо – личинка – куколка – имаго; у лягушки: яйцо – головастик – взрослая особь). При развитии со сменой поколений или сменой способов размножения (рис. 4.3) жизненный цикл прослеживается на нескольких особях, принадлежащих разным поколениям, до появления исходной формы (у медуз: яйцо – планула – сцифистома – эфира – медуза; у тлей: яйцо – самка-основательница – мигранты – полоноски – самцы и самки, откладывающие яйца).

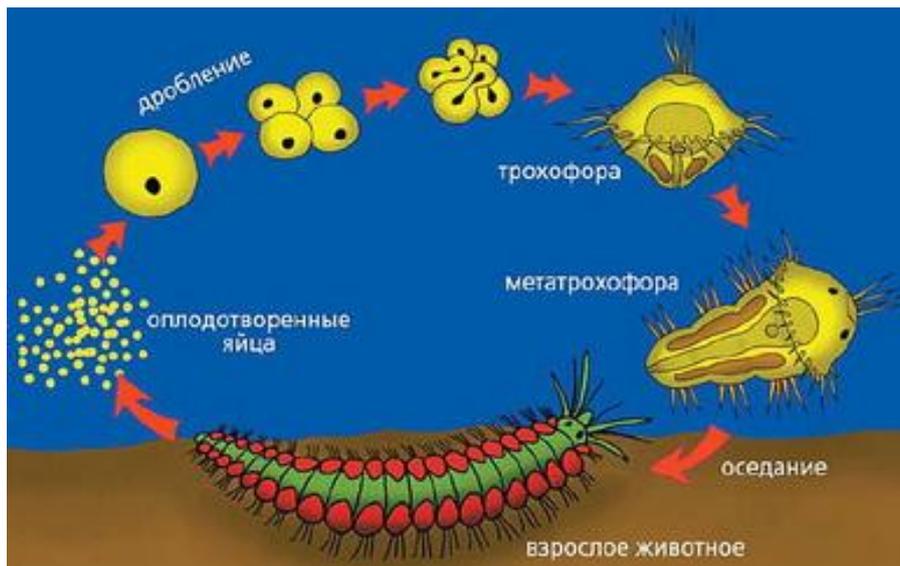


Рис. 4.1. Жизненный цикл с метаморфозом у морского многощетинкового червя платинереиса (по: Воронежская, Незлин, Хабарова, 2008; из: [http://elementy.ru/lib/430560?page\\_design=print](http://elementy.ru/lib/430560?page_design=print))

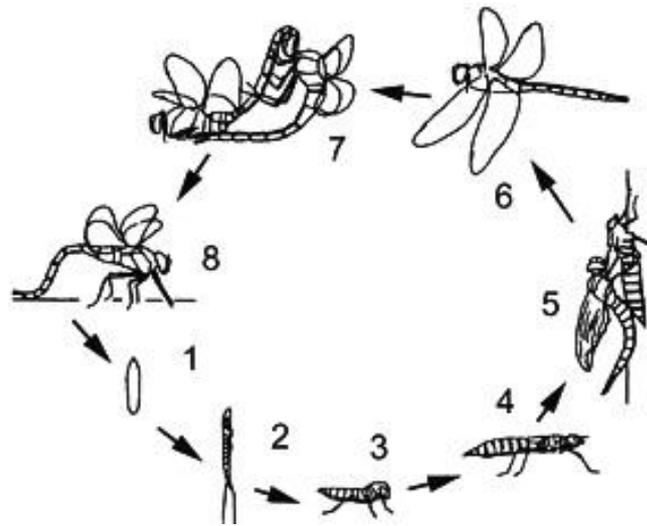


Рис. 4.2. Жизненный цикл стрекозы (по: Wendler, Nuss, 1984; из: <http://dragonflyforall.narod.ru/biology.html>): 1 – яйцо, 2 – предличинка, 3 – личинка, 4 – личинка последнего возраста, 5 – линька, 6 – имаго, 7 – спаривание, 8 – откладка яиц

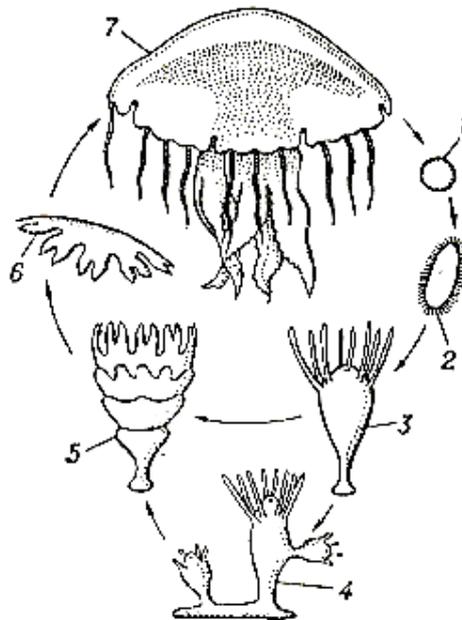


Рис. 4.3. Жизненный цикл с чередованием поколений у медузы *Chrysaora*: 1 – яйцо, 2 – планула, 3 – сцифистома, 4 – сцифистома, выпочковывающая молодых сцифистом, 5 – сцифистома на стадии стробилы, 6 – эфира, 7 – медуза (из: Биологический энциклопедический словарь, 1986)

Характерная особенность жизненного цикла растений – чередование бесполого (спорофит) и полового (гаметофит) поколений. Это тоже сложный жизненный цикл. Спорофит образуется из зиготы, а гаметофит – из прорастающей споры. В жизненном цикле цветковых растений преобладает спорофит (само растение), тогда как мужские и женские гаметофиты сильно редуцированы.

Таким образом, единицей при изучении жизненного цикла может быть как один онтогенез, так и ряд сменяющих друг друга онтогенезов.

С. Стирнс (по: Одум, 1986) приводит четыре особенности жизненного цикла, которые играют ключевую роль в тактике выживания:

- величина выводка (число семян, яиц, молоди);
- размеры молодой особи;
- возрастное распределение репродуктивного усилия;
- соотношение репродуктивного усилия и смертности взрослых организмов (особенно соотношение смертности молоди и взрослых).

Согласно этим положениям тактика жизненного цикла, направленная на выживание, идет по следующим направлениям:

1. Если смертность взрослых выше смертности молоди, то организм в соответствующей популяции размножается только один раз на протяжении жизненного цикла, и соответственно в случае высокой смертности молоди по сравнению со смертностью взрослых – несколько раз.

2. Величина выводка должна максимизировать число потомков, доживающих до половой зрелости за среднее время жизни родителя. Так, например, для птиц, гнездящихся на открытой земле, кладка должна составлять не менее 20 яиц, тогда как для птиц, гнездящихся в защищенных местах, кладка может быть значительно меньшей.

3. В быстро растущей популяции период полового созревания должен уменьшаться и организмы должны размножаться в более раннем возрасте. В стабильных же по численности популяциях период полового созревания увеличивается.

4. Там, где существует опасность быть съеденным хищником или имеется мало пищевых ресурсов, новорожденные должны быть крупными. Там, где опасности нет и ресурсы легкодоступны, новорожденные имеют значительно меньшие размеры.

5. В растущих популяциях большая часть энергии идет на процесс размножения.

6. Если ресурсы среды жестко не лимитированы, то размножение начинается в раннем возрасте.

7. Сложные жизненные циклы позволяют организмам использовать больше чем одно местообитание или один пищевой ресурс.

### **4.3. Адаптация организмов**

Адаптация (лат. *adaptatio* – приспособлять) – выработанное в процессе эволюционного развития приспособление организма к изменяющимся условиям

среды. Этот процесс захватывает как строение организма, так и его функции и органы. Процесс адаптации обеспечивается тремя факторами: 1 – изменчивость; 2 – наследственность; 3 – естественный отбор. Для этого процесса необходим достаточно долгий период времени (десятки и сотни тысяч лет). В отличие от акклиматизации (человек, зоопарки) адаптационные изменения наследственны.

Все организмы на Земле адаптированы к постоянно действующим периодическим факторам. Эти факторы бывают первичными и вторичными. Первичные действуют с момента образования планеты (свет, температура, приливы и отливы, среда обитания и т.п.). Адаптация к таким факторам очень ярко выражена. Вторичные факторы обусловлены первичными (влажность).

Непериодически выраженные факторы воздействуют катастрофически. Но если такой фактор носит очень длительный характер, то организмы к нему приспосабливаются (увеличение доли кислорода в атмосфере, ядохимикаты и вредные насекомые, вакцины и вирусы). Источником адаптаций являются генетические изменения – мутации. Большинство мутаций имеет отрицательный характер.

Многочисленные факторы окружающей среды подразделяют на адекватные и неадекватные врожденным и приобретенным (генофенотипическим) свойствам организма. К адекватным условиям среды организмы адаптированы в результате длительной эволюции и онтогенеза, в результате чего у них сформировались устойчивые адаптивные механизмы. В неадекватных (неоднозначных по физиологическим и биологическим характеристикам) условиях полной адаптации организмы достигают не всегда. К некоторым факторам среды адаптация может быть лишь частичной, в крайне же экстремальных условиях организмы могут оказаться полностью неспособны к адаптации. Существуют следующие виды адаптации:

1) адаптация к климатическим и другим абиотическим факторам – перелёт птиц на юг, зимняя спячка, опадение листьев и др.;

2) адаптация к добыванию пищи (жираф – длинная шея, паук плетёт сеть, хищники – быстро бегают, длинные корни растений в пустыне);

3) адаптация, направленная на защиту от хищников (заяц – быстрый бег, ёж – иглы, заяц – окраска);

4) адаптация, обеспечивающая поиск и привлечение партнёра у животных, опыление у растений (яркое оперение, запах, цвет у цветков);

5) адаптация к миграциям у животных и распространение семян у растений (перелёт птиц, стада лошадей, крылья у семян для переноса ветром, колючки у семян).

Примером активного противодействия, сопряженного с развитием специфических и неспецифических адаптивных реакций, является реакция гомойотермных (теплокровных) животных (к которым относится и человек) на холод сложным балансированием теплопродукции и теплоотдачи, обеспечивающим стабильную температуру тела.

Биологический смысл активной адаптации состоит в установлении и поддержании гомеостаза, позволяющего организму существовать в измененной внешней среде и сохранять постоянство ключевых показателей деятельности различных систем, что предотвращает нарушение нормального течения физиологических функций и развитие патологического процесса, обеспечивает работоспособность, максимальную продолжительность жизни и репродуктивность в неадекватных условиях среды. Адаптивность организма к той или иной среде не следует рассматривать как нечто абсолютно стабильное. В процессе жизни организма, находящегося в фазе стойкой адаптации, возможны отклонения: временная дезадаптация (снижение устойчивости) и реадaptация (восстановление устойчивости). Эти процессы связаны и с функциональным состоянием организма и с действием различных побочных факторов.

Как приспособление к лимитирующим факторам в эволюции животных сформировались такие специфические формы поведения, как солонцевание, водопойные миграции, перемещения, связанные с избеганием многоснежья. Сезонные смены условий среды привели к формированию миграций птиц, линьке животных. Общий характер активности животных нередко «программируется» действием лимитирующих факторов: зимняя и летняя спячка (Шилов, 2001).

На базе приспособления к наиболее постоянно действующим лимитирующим факторам в эволюции ряда таксонов возникли экологические конвергенции и параллелизмы. Это однотипные морфологические или физиологические особенности в разных, в том числе и неродственных, группах. Ярким примером этого служат жизненные формы растений и животных. Так, например, регулярный дефицит влаги привел в эволюции к формированию группы растений-суккулентов, включающей представителей разных таксонов.

Подобного рода процессы объясняются приспособлением к одним и тем же лимитирующим факторам среды, которые определяют стратегию существования вида в данных условиях. Принципиальных путей адаптации к определенному фактору или группе факторов немного, причем они определены самой физико-химической природой экологического фактора или группы факторов при их совместном действии (например влажность – температура).

В эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам нередко определяла существенные перестройки морфологии и физиологии. Так, выход животных на сушу был невозможен без преодоления двух принципиальных факторов – малой плотности и низкой влажности. В водной среде животные буквально парили, благодаря сопоставимости плотности воды и тела, а локомоторная система функционировала лишь для придания телу поступательного движения. В воздушной среде, где тело прижималось к земле, такой принцип локомоции оказался непригодным. Эволюционно эта задача решалась путем формирования конечностей, выполняющих функции опоры и поступательного передвижения. Низкая же влажность воздушной среды привела к замене водного типа дыхательной системы на легочный.

Принципиально адаптивные механизмы можно разделить на две группы (Шилов, 2001):

1. Механизмы, обеспечивающие адаптивный характер общего уровня стабилизации отдельных функциональных систем и организма в целом по отношению к генерализованным и устойчивым параметрам среды обитания.

2. Лабильные реакции, поддерживающие относительное постоянство общего уровня стабилизации путем включения адаптивных функциональных реакций при отклонении конкретных условий среды от их средних значений.

Итак, организмы постоянно подвергаются действию изменчивых факторов окружающей среды, что приводит к процессу адаптации и формированию определенных адаптивных групп. При этом экологическая среда, в которой они формируются, и их эволюция обеспечили то биоразнообразие органического мира Земли, которое мы и наблюдаем. Рассмотрим характеристику основных сред жизни (рис. 4.4).

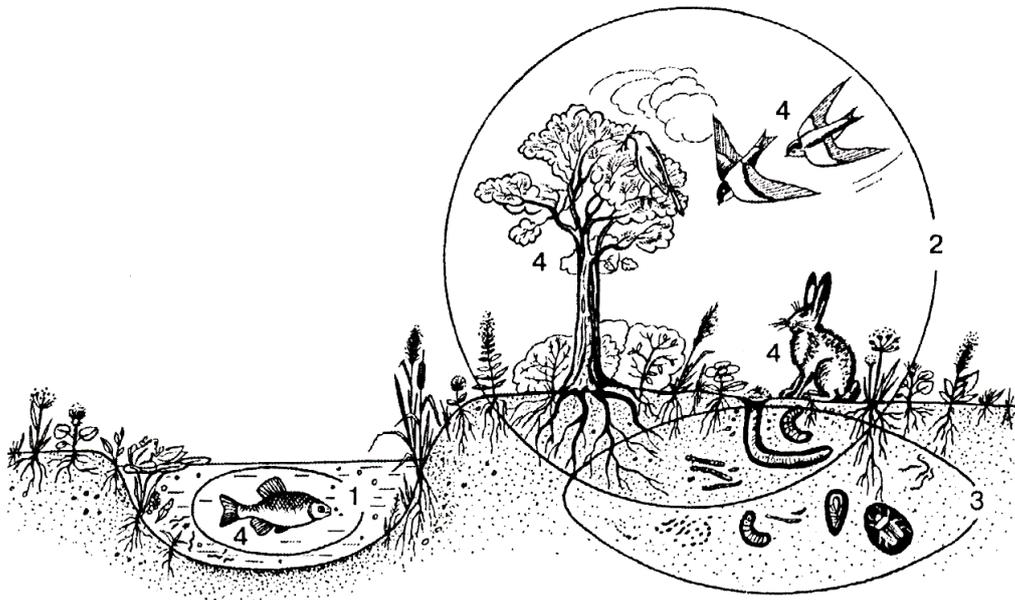


Рис. 4.4. Основные среды жизни: 1 – водная, 2 – наземно-воздушная, 3 – почвенная, 4 – биотическая (из: Пономарева и др., 2005)

#### 4.4. Наземно-воздушная среда

Воздух – это физическая смесь газов различной химической природы, имеющих для живых организмов главнейшее значение. Состав воздуха остается относительно постоянным как в течение суток, так и в течение года. 78% от общего содержания газов приходится на азот, 20% – на кислород. Как видите, на остальные газы приходится всего 2%. Их образуют аргон, углекис-

лый газ (0,032%), неон, криптон, метан, водород, озон, сернистый газ и другие.

**Кислород** жизненно необходим для абсолютного большинства организмов. Главным «поставщиком» свободного молекулярного кислорода на Земле являются автотрофные растения, которые образуют его в процессе фотосинтеза.

Поглощение организмами кислорода из внешней среды производится либо всей поверхностью тела (простейшие, черви), либо специальными органами дыхания (трахея – насекомые, жабры – рыбы, легкие – позвоночные). Снижение содержания кислорода до 14% является критическим для многих млекопитающих.

**Углекислый газ** – одна из важнейших и преобладающая форма существования углерода в природе. Углекислый газ поступает в атмосферу в результате дыхания всех живых организмов, процессов горения, извержения вулканов, деструкционной деятельности почвенных микроорганизмов и грибов, выбросов промышленных предприятий и транспорта.

Безоблачная атмосфера, содержащая  $\text{CO}_2$ , подобно стеклу в парнике пропускает солнечную радиацию видимого диапазона, нагревающую Землю. Однако длинноволновое инфракрасное излучение, отдаваемое нагретой Землей, она задерживает в значительной степени, способствуя сохранению тепла в атмосфере (парниковый эффект). Кроме того, часть энергии отражается и переизлучается обратно к Земле. При увеличении содержания углекислого газа в атмосфере температура всей системы может повыситься до таких значений, за которыми последуют нежелательные экологические изменения. Угроза глобального изменения климата обусловлена усилением парникового эффекта, вызванного ростом концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

**Азот.** Атмосфера представляет собой самый большой резервуар газообразного азота. Для большинства организмов это нейтральный газ, и лишь для определенной группы микроорганизмов-азотфиксаторов (клубеньковых бактерий, азотобактерий, актиномицетов, сине-зеленых водорослей) он является условием их жизнедеятельности. Переведенный этими микроорганизмами в нитратную форму, он поступает в азотосодержащие вещества – аминокислоты, белки, нуклеотиды, проходя далее все этапы своего круговорота в биосфере. Возвращается азот в атмосферу благодаря бактериям-денитрификаторам.

**Озон** является одним из важнейших компонентов атмосферы, обеспечивающим возможность существования жизни на Земле. Он поглощает ультрафиолетовое излучение Солнца и влияет на температурный режим атмосферы, а также защищает все живое от жесткого ультрафиолетового излучения. Основное количество озона сосредоточено в стратосфере на высоте 15–25 км, где формируется так называемый озоновый слой (рис. 4.5).

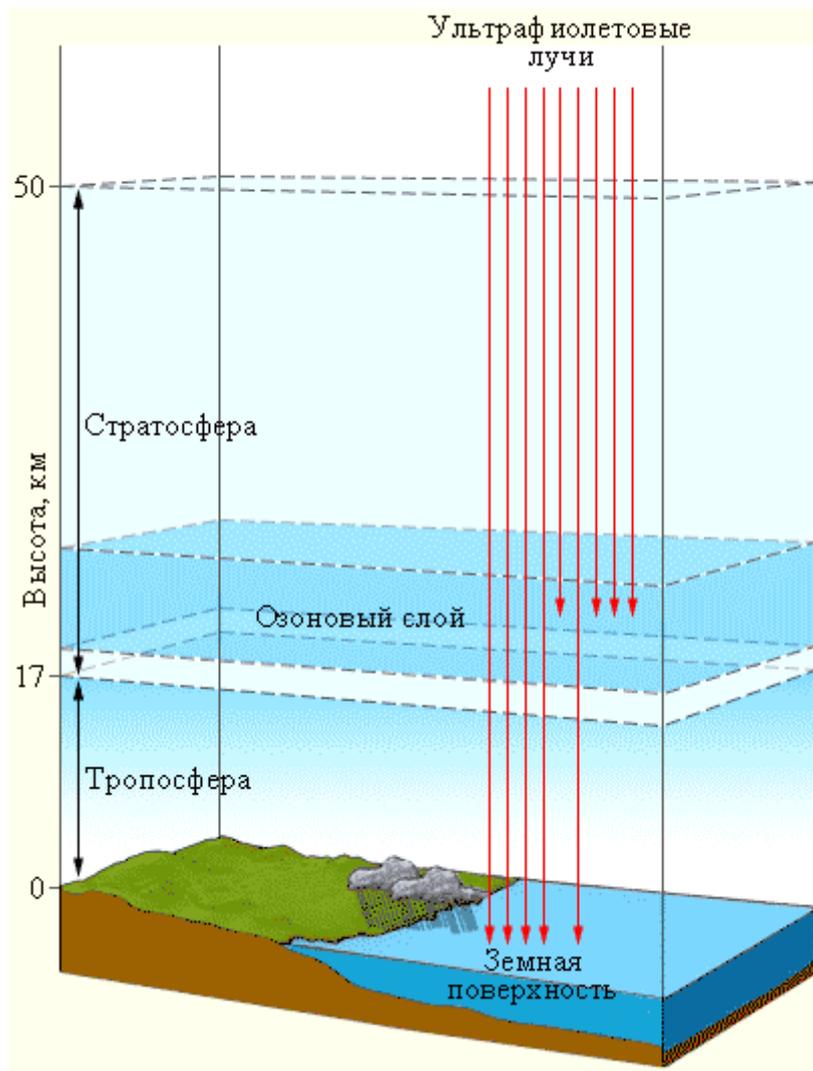


Рис. 4.5. Структура земной атмосферы и роль в ней озонового слоя  
(из: <http://biology.ru/course/design/index.htm>)

**Осадки** на поверхности Земли выпадают неравномерно. Наиболее влажное место – это экваториальная зона, где и сосредоточена основная зеленая масса планеты. В аридных (сухих) областях испаряемость превышает годовую сумму осадков. Выдерживают такие условия только ксерофиты. Они обладают выраженными приспособлениями, ограничивающими испарение и позволяющими создавать запасы воды на время длительного перерыва в водоснабжении.

**Снежный покров.** Для животных, активных и в зимнее время, снег играет разную роль в зависимости от того, какой образ жизни они ведут – надснежный или подснежный. Одних он укрывает от холода, а других лишает корма или

уменьшает его доступность. Для растений снежный покров играет роль «пухового одеяла», позволяющего корням и семенам переживать суровый зимний период.

О таких параметрах воздушной среды, как *температура* и *влажность*, мы уже говорили в гл. 2.

**Почва**, как один из компонентов наземно-воздушной среды, в силу ее биологических особенностей рассматривается отдельно в разделе «Почвенная среда» (п. 4.6).

**Адаптивные особенности наземных растений.** Растения, приуроченные к местообитаниям с разными условиями увлажнения, выработали соответствующие приспособления к водному режиму.

Характерные структурные черты *гигрофитов* – тонкие нежные листовые пластинки с небольшим числом устьиц, не имеющие толстой кутикулы, рыхлое сложение тканей листа с крупными межклетниками, слабое развитие водопроводящей ткани, тонкие слабоветвленные корни.

Для *ксерофитов* большое значение имеют разнообразные структурные приспособления к условиям недостатка влаги.

Корневые системы обычно сильно развиты, что помогает растениям увеличить поглощение почвенной влаги. По общей массе корневые системы ксерофитов нередко превышают надземные части, иногда весьма значительно. Так, у многих травянистых и кустарниковых видов среднеазиатских пустынь подземная масса больше надземной в 9–10 раз, а у ксерофитов памирских высокогорных холодных пустынь – в 300–400 раз. Корневые системы ксерофитов часто бывают экстенсивного типа, то есть растения имеют длинные корни, распространяющиеся в большом объеме почвы, но сравнительно мало разветвленные. Проникновение таких корней на большую глубину позволяет ксерофитам использовать влагу глубоких почвенных горизонтов, а в отдельных случаях – и грунтовых вод.

У других видов корневые системы интенсивного типа: они охватывают относительно небольшой объем почвы, но благодаря очень густому ветвлению максимально используют почвенную влагу. Корни ряда ксерофильных видов имеют специальные приспособления для запасания влаги. Надземные органы ксерофитов также отличаются своеобразными (так называемыми ксероморфными чертами), которые несут отпечаток трудных условий водоснабжения. У них сильно развита водопроводящая система, что хорошо заметно по густоте сети жилок в листьях, подводящих воду к тканям. Эта черта облегчает ксерофитам пополнение запасов влаги, расходуемой на транспирацию.

Разнообразные структурные приспособления защитного характера, направленные на уменьшение расхода воды, в основном сводятся к следующему.

Во-первых, происходит общее сокращение транспирирующей поверхности. Многие ксерофиты имеют мелкие, узкие, сильно редуцированные листовые пластинки. В особо засушливых пустынных местообитаниях листья некоторых древесных и кустарниковых пород редуцированы до едва заметных чешуек. У таких видов фотосинтез осуществляют зеленые ветви.

Во-вторых, уменьшается площадь листовой поверхности в наиболее жаркие и сухие периоды вегетационного сезона. Для многих кустарников среднеазиатских, североафриканских и других пустынь, а также для некоторых видов сухих субтропиков средиземноморья характерен сезонный деформизм листьев: ранней весной при еще благоприятном водном режиме образуются относительно крупные листья, которые летом, при наступлении жары и сухости, сменяются мелкими листьями более ксероморфного строения с меньшей интенсивностью транспирации.

Защита листьев от больших потерь влаги на транспирацию достигается благодаря развитию мощных покровных тканей – толстостенного, иногда многослойного эпидермиса, часто несущего различные выросты и волоски, которые образуют густое «войлочное» опушение поверхности листа. У других видов поверхность покрыта водонепроницаемым слоем толстой кутикулы или воскового налета. Развитие защитных покровов на листьях причина того, что степной травостой имеет тусклые, седоватые оттенки, резко отличающиеся от яркой зелени лугов.

Устьица у ксерофитов обычно защищены от чрезмерной потери влаги. Они расположены в специальных углублениях в ткани листа, иногда снабженных волосками и прочими дополнительными защитными устройствами. У ковылей и других степных злаков существует интересный механизм защиты устьиц в самые жаркие и сухие часы дня. При больших потерях воды крупные тонкостенные водоносные клетки эпидермиса теряют тургор, и лист свертывается в трубку; так устьица оказываются изолированными от окружающего сухого воздуха внутри замкнутой полости, где благодаря транспирации создается повышенная влажность. Во влажную погоду клетки эпидермиса восстанавливают тургор, и листовая пластинка вновь разворачивается.

Клетки тканей листьев у ксерофитов отличаются мелкими размерами и весьма плотной упаковкой, то есть малым развитием межклетников, благодаря чему сильно сокращается внутренняя испаряющая поверхность листа. Поскольку ксерофиты обычно обитают на открытых, хорошо освещенных местообитаниях, многие черты ксероморфной структуры листа – это одновременно и черты световой структуры. Так, у многих видов листья имеют мощную иногда многорядную палисадную паренхиму, часто расположенную с обеих сторон.

Основные морфолого-анатомические черты *мезофитов* – средние между чертами гигрофитов и ксерофитов. Мезофиты имеют умеренно развитые корневые системы как экстенсивного, так и интенсивного типа, со всеми переходами между ними. Для листа характерна дифференцировка тканей на более или менее плотную палисадную паренхиму и рыхлую губчатую паренхиму с системой межклетников. Сеть жилок сравнительно негустая. Покровные ткани могут иметь отдельные ксероморфные черты, но не столь ярко выраженные, как у ксерофитов.

Психрофиты имеют ярко выраженную ксероморфную структуру листа. Так, психрофильные злаки узколистные, имеют хорошо развитую проводящую и механическую ткани; некоторые из них способны к свертыванию листовой пластинки в трубку, напоминая степные ксерофиты. Вечнозеленые кустарнички

имеют плотные кожистые листья, иногда с весьма мощной кутикулой, плотной палисадной паренхимой. Нижняя сторона, несущая устьица, часто опушена или покрыта восковым налетом. Вместе с тем в структуре листа ясно заметны и некоторые гигроморфные черты, главным образом, крупные размеры клеток и развитие больших межклетников в губчатой ткани.

Наряду с морфологическими особенностями у растений, приуроченных к местам с разными условиями увлажненности, выработались и физиологические.

Способность *гигрофитов* к регуляции водного режима ограничена: устьица большей частью широко открыты, так что транспирация мало отличается от физического испарения. Благодаря беспрепятственному потоку воды и отсутствию защитных приспособлений интенсивность транспирации очень высока: у световых гигрофитов в дневное время листья могут терять за час количество воды, в 4–5 раз превышающее массу листа. Обводненность тканей гигрофитов поддерживается, в основном, за счет постоянного притока влаги из окружающей среды.

Другие характерные физиологические черты гигрофитов, обусловленные легкой доступностью влаги, – низкое осмотическое давление клеточного сока, незначительная водоудерживающая способность, приводящая к быстрой потере запасов воды. Особенно показательны для гигрофитов небольшие величины сублетального водного дефицита: так, для кислицы и майника потеря 15–20% запаса воды уже необратима и ведет к гибели. В некоторых случаях у растений сильно увлажненных местообитаний возникает необходимость удаления избытка влаги. Обычно это бывает, когда почва хорошо прогрета и корни активно всасывают воду, а транспирация отсутствует (например утром или при тумане, когда влажность воздуха 100%). Избыточная влага удаляется путем гуттации – выделение воды через специальные выделительные клетки, расположенные по краю или на острие листа.

*Ксерофиты* обладают рядом разнообразных физиологических адаптаций, позволяющих им успешно выдерживать недостаток влаги.

У ксерофитов обычно повышено осмотическое давление клеточного сока, позволяющее всасывать воду даже при больших водоотнимающих силах почвы, то есть использовать не только легкодоступную, но и труднодоступную почвенную влагу. Оно измеряется тысячами кПа, а у некоторых пустынных кустарников зарегистрированы цифры, достигающие 10 000–30 000 кПа.

С давних пор пристальное внимание привлекала проблема расхода воды ксерофитами на транспирацию. Казалось бы, многочисленные анатомические приспособления, достаточно надежно защищающие наземные части ксерофитов от сильного испарения, должны способствовать значительному снижению транспирации. Однако выяснилось, что в действительности это не так. При достаточной степени водоснабжения большинство ксерофитов имеют довольно высокую транспирацию, но при наступлении засушливых условий, они сильно сокращают ее. При этом играют роль и закрывание устьиц, а также сильное обезвоживание листа в связи с начинающимся подвяданием. Несомненно, анатомо-морфологические приспособления имеют определенное значение, но основную

роль в засухоустойчивости ксерофитов в настоящее время отводят физиологическим механизмам.

К числу этих механизмов принадлежит высокая водоудерживающая способность тканей и клеток, обусловленная рядом физиологических и биохимических особенностей.

Большое значение для выживания ксерофитов при резком недостатке влаги имеет их способность переносить глубокое обезвоживание тканей без потери жизнеспособности, а также способность восстановления нормального содержания воды в растении при возобновлении благоприятных условий. Ксерофиты способны потерять до 75% всего водного запаса и, тем не менее, остаться живыми. Ярким примером в этом отношении служат пустынные растения, которые летом высыхают до состояния, близкого к воздушно-сыхому, и впадают в анабиоз, но после дождей возобновляют рост и развитие.

Еще одна система адаптаций, обеспечивающих выживание ксерофитов в аридных условиях, – выработка сезонных ритмов, дающих возможность растениям использовать для вегетации наиболее благоприятные периоды года и резко сократить жизнедеятельность во время засухи. Так, в областях со средиземноморским климатом с резко выраженным летним сухим периодом многие ксерофильные виды имеют «двухтактный» ритм сезонного развития: весенняя вегетация сменяется летним покоем, во время которого растения сбрасывают листву и снижают интенсивность физиологических процессов; в период осенних дождей вегетация возобновляется, и затем уже следует зимний покой. Сходное явление наблюдается и у растений сухих степей в середине и конце лета: потеря части листовой поверхности, приостановка развития, сильное обезвоживание тканей и т.д. Такое состояние, получившее название полупокоя, длится вплоть до осенних дождей, после которых у степных ксерофитов начинают отрастать листья.

Физиологические адаптации суккулентов столь своеобразны, что их необходимо рассмотреть отдельно.

Основной способ преодоления засушливых условий у суккулентов – накопление больших запасов воды в тканях и крайне экономное ее расходование. В условиях жаркого и сухого климата весь водный запас мог бы быть быстро растрачен, но растения имеют защитные приспособления, направленные к сокращению транспирации. Одно из них – своеобразная форма надземных частей суккулентов. В дополнение к этому у многих суккулентов поверхность защищена восковым налетом, опушением, хотя есть и суккуленты с тонким незащищенным эпидермисом. Устьица очень немногочисленны, часто погружены в ткань листа или стебля. Днем устьица обычно закрыты, и потеря воды идет в основном через покровные ткани.

Транспирация у суккулентов чрезвычайно мала. Ее трудно уловить за короткий период и приходится определять расход воды не за час, а за сутки или за неделю. Водоудерживающая способность тканей суккулентов значительно выше, чем у других растений экологических групп, благодаря содержанию в клетках гидрофильных веществ. Поэтому и без доступа влаги суккуленты расходуют водный запас очень медленно и долго сохраняют жизнеспособность даже в гербарии.

Ограничения, обусловленные особенностями водного режима суккулентов, создают и другие трудности для жизни этих растений в аридных условиях. Слабая транспирация сводит к минимуму возможность терморегуляции, с чем связано сильное нагревание массивных надземных органов суккулентов. Затруднения создаются и для фотосинтеза, поскольку днем устьица обычно закрыты, а открываются ночью, следовательно, доступ углекислоты и света не совпадают во времени. Поэтому у суккулентов выработался особый путь фотосинтеза, при котором в качестве источника углекислоты, частично используются продукты дыхания. Иными словами, в крайних условиях растения частично используют принцип замкнутой системы с реутилизацией отходов метаболизма.

В силу всех этих ограничений интенсивность фотосинтеза суккулентов невелика, рост и накопление массы идут очень медленно, вследствие чего они не отличаются высокой биологической продуктивностью и не образуют сомкнутых растительных сообществ.

Физиологические показатели водного режима *мезофитов* подтверждают их промежуточную позицию: для них характерны умеренные величины осмотического давления, содержания воды в листьях, предельного водного дефицита. Что касается транспирации, то ее величина в большей степени зависит от условий освещенности и других элементов микроклимата.

Один и тот же мезофильный вид, попадая в разные по водоснабжению условия, обнаруживает известную пластичность, приобретая в сухих условиях более ксероморфные, а во влажных более гигроморфные черты.

Пластичность листьев проявляется не только в разных местообитаниях, но даже у одной и той же особи. Например, у деревьев на опушке леса листья на стороне, обращенной в сторону леса, имеют более мезофильный и теневой характер по сравнению с несколько ксероморфными листьями внешней стороны дерева. Листья разных высотных ярусов одних и тех же растений находятся в неодинаковых условиях водоснабжения, так как поступление воды в верхние части связано с преодолением большого сопротивления. К тому же у деревьев верхние листья обычно находятся в условиях иного микроклимата.

**Адаптивные особенности наземных животных.** Наилучшим образом живым организмам удается приспособиться к периодическим и однонаправленным факторам, характеризующимся определенностью действий. Частным случаем таких адаптаций к повторяющимся факторам являются сезонная ритмика и фотопериодизм. Такие адаптации выражены в смене фаз развития или поведения организмов: линька животных, зимняя спячка, перелеты птиц и т.п.

Другим примером адаптации к периодичности природных явлений может служить суточная ритмика. Например, у животных при смене дня и ночи меняется интенсивность дыхания, частота сердцебиений и т.д. К примеру, серые крысы более лабильны по суточной ритмике, чем черные, поэтому они легче осваивают новые территории, заселив уже практически весь земной шар.

Для организмов наземно-воздушной среды типичны три механизма адаптации к температурному фактору: физический, химический, поведенческий (Воронков, 1999).

Физический механизм осуществляется регулированием теплоотдачи и проявляется в формировании шерстяных и особых кожных покровов, жировых отложений, регуляторов испарения воды (потовыделение у животных). Этот путь характерен и для пойкилотермных, и для гомойотермных организмов.

Химические адаптации базируются на поддержании определенной температуры тела. Это требует интенсивного обмена веществ. Такие адаптации свойственны гомойотермным и лишь частично пойкилотермным организмам.

Поведенческий путь осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных положений (открытые солнцу или затененные места, разного вида укрытия и т.п.). Он свойственен обеим группам организмов, но пойкилотермным в большей степени.

Адаптации к температуре осуществляются также через размеры и форму тела организмов. Для уменьшения теплоотдачи выгоднее крупные размеры (чем крупнее тело, тем меньше его поверхность на единицу массы, а следовательно, и теплоотдача, и наоборот). По этой причине одни и те же виды, обитающие в более холодных условиях (на севере), как правило, крупнее тех, которые обитают в более теплом климате. Эта закономерность называется *правилом Бергмана*. Регулирование температуры осуществляется также через выступающие части тела (ушные раковины, конечности, органы обоняния). В холодных районах они, как правило, меньше по размерам, чем в более теплых (правило Аллена).

У животных различают три механизма регулирования водного баланса организмами: морфологический – через форму тела, покровы; физиологический – посредством высвобождения воды из жиров, белков и углеводов (метаболическая вода), через испарение и органы выделения; поведенческий – выбор предпочтительного расположения в пространстве.

Для животных, активных и в зимнее время, снег играет разную роль в зависимости от того, какой образ жизни они ведут – надснежный или подснежный. Одних он укрывает от холода, а других лишает корма или уменьшает его доступность. Для животных, передвигающихся по снегу, снег является препятствием при ходьбе и добычании пищи. Поэтому большие и тяжелые животные обладают высокими конечностями (лось). У многих видов увеличивается опорная поверхность конечностей («зимние лыжи» у оленей) и вырабатывается походка и бег, при котором они меньше проваливаются (куньи, заяц-беляк передвигаются галопом).

#### 4.5. Водная среда

Водная среда жизни, гидросфера, занимающая до 71% площади земного шара, включает около 1,46 млрд км<sup>3</sup> воды. Основной объем воды (примерно 95%) сосредоточен в Мировом океане, львиная доля пресных вод – в ледниках (85%) и подземных водах суши (14%), на озера, водохранилища, пруды, болота, реки и ручьи приходится чуть более 0,6% от общего объема пресной воды. Остающиеся 0,35% заключены в почвенной влаге и парах атмосферы. Водная оболочка Земли представляет собой наиболее широкую арену жизни.

Основными местообитаниями гидробионтов являются Мировой океан, континентальные водоемы, подземные воды. В пределах этих основных местообитаний выделяются биотопы меньшей пространственной выраженности (моря, заливы, озера, реки, ручьи и т.д.).

**Свойства воды.** Значение воды в жизнедеятельности организмов определяется главным образом ее *физическими свойствами*. Среди этих свойств, прежде всего, выделяются термические – большая теплоемкость, высокая скрытая теплота плавления и испарения, низкая теплопроводность, расширение перед замерзанием. Благодаря этим свойствам поддерживается относительное постоянство температурного режима океанов, что, в свою очередь, уменьшает амплитуду колебаний температуры на земной поверхности. Расширение воды перед замерзанием и аномальные изменения плотности воды в интервале от 0 до +4°C (именно при такой температуре вода имеет наибольшую плотность, при дальнейшем повышении или понижении температуры воды ее плотность уменьшается) обеспечивают перемешивание водных масс и препятствуют промерзанию водоемов. Не будь этих аномалий, образующийся в холодное время года лед опускался бы на дно водоемов, превращая водные бассейны в залежи льда, оттаивающие летом лишь с поверхности, где находили бы приют только эфемерные водные организмы.

Вода является превосходным растворителем. Это свойство воды и ее исключительная подвижность делает воду основным фактором обмена веществ как в неорганической, так и органической природе. В растворенном состоянии органические и неорганические вещества поступают к потребителям. Водой транспортируются вещества внутри организмов, с водой выделяются продукты распада.

Благодаря высокому поверхностному натяжению воды (по ее поверхности способны бегать водомерки) она удерживается на поверхности живых и неживых объектов и поднимается по капиллярам. Именно это свойство воды обеспечивает питание наземных растений.

Практическая несжимаемость воды позволяет организмам населять большие глубины.

Благодаря ряду оптических свойств, прежде всего прозрачности, в воде на значительных глубинах может идти фотосинтез.

*Термика воды* значительно устойчивее, чем воздуха, что, прежде всего, связано с большей удельной теплоемкостью воды, равной 1. Термостабильности воды способствует высокая теплота плавления, равная 79,4 кал/г, благодаря чему во время замерзания поверхностных слоев большое количество выделяющегося тепла замедляет охлаждение нижележащей водной массы. Высокая теплота парообразования, равная 538,9 кал/г, предотвращает сильное нагревание поверхностных слоев солнечными лучами, поскольку интенсивное испарение вызывает их значительное охлаждение. Наконец, температурной устойчивости способствует и сравнительно слабая перемешиваемость холодных и более теплых слоев воды, имеющих разную плотность. В результате годовые колебания температуры в континентальных водоемах обычно достигают не более 30–35° С, в поверхностном слое морей и океанов – не более 10–15° С, а на больших глуби-

нах отсутствует вовсе. В летнее время в морях и стоячих континентальных водоемах наиболее теплая вода находится у поверхности, а глубже располагаются слои с более низкой температурой. Такая послойность, или стратификация, температур носит название прямой. Зимой наблюдается обратная стратификация – расположение холодных вод над теплыми. Расхождение в нагретости верхних и нижних слоев воды носит название температурной дихотомии.

Температура океанических вод зависит от их географического нахождения, сезона года, характера течений и многих других факторов.

Верхний слой океанской воды с резко выраженными колебаниями температуры получил название эпиталасса; более глубокий, где температура в течение года практически неизменна, – гипоталасса. Между этими двумя слоями находится третий, метаталасса, в котором наблюдается резкий перепад температур и который поэтому получил название слоя температурного скачка, или термоклина. Обычно слой температурного скачка располагается в морях на глубине 15–100 м.

В сильнейшей мере температурный режим отдельных океанических зон определяется характером циркуляции водных масс. Вы уже знаете, что существуют зоны дивергенции – подъема глубинных холодных вод, или апвеллинга, которые расположены вдоль линии экватора, западных берегов Африки, Индонезии, Австралии и Южной Америки. Пассаты уносят отсюда поверхностные воды, и их отток компенсируется выходом глубинных вод.

В связи с разной прогреваемостью поверхностных вод Мирового океана в нем различают 5 температурных зон: тропическую, лежащую к северу от нее бореальную, а к югу – нотальную и две приполярные – арктическую и антарктическую. Тропическая область расположена примерно между 40° с.ш. и 40° ю.ш. Северная граница бореальной лежит примерно на 60° с.ш. Южная граница нотальной проходит между 50 и 60° ю.ш.

В озерах различают верхний слой воды, или *эпилимнион*, температура которого испытывает резкие сезонные колебания, *металимнион* – слой температурного скачка, и *гиполимнион*, охватывающий глубинную водную массу, степень нагретости которой мало меняется на протяжении года. В большинстве наших озер летом и зимой наблюдается резко выраженная температурная дихотомия, вследствие чего образуется плотная стратификация воды, вертикальная циркуляция последней нарушается, и в водоеме наступает период застоя, или стагнации. Весной холодная поверхностная вода нагревается до 4°C и, становясь наиболее плотной, начинает погружаться вглубь, а на ее место поднимается более теплая вода снизу. В результате возникшей циркуляции в водоеме наступает гомотермия, когда температура во всей массе воды становится одинаковой, равной 4°C. С дальнейшим повышением температуры поверхностных вод последние, становясь менее плотными, остаются на поверхности и постепенногреваются все больше, так что температурная дихотомия становится выраженной еще сильнее. Наступает летняя стагнация. Зимняя гомотермия и последующая за ней зимняя стагнация наступают в результате охлаждения поверхностных вод, их погружения.

Очень большое значение в формировании температурного режима озер имеют ветровые воздействия, вызывающие перемешивание водной массы. У подветренных берегов образуются сгоны воды, у наветренных – нагоны, и возникшая вследствие этого некоторая разница уровней становится причиной компенсационных течений.

В реках распределение температур в силу непрерывного перемешивания воды в потоке сравнительно сходно как по вертикали, так и поперек русла. В связи с высокой перемешиваемостью речных вод их температура сравнительно быстро меняется в соответствии с наступлением тех или иных сезонов года.

*Свет* представляет собой обязательное условие существования автотрофных растений, в то время как для животных имеет преимущественно сигнальное значение, а также нужен им для ориентации и распознавания качества среды.

В очень большой степени зависит от света окраска гидробионтов, которая у ряда животных может даже изменяться в соответствии с интересами маскировки на том или ином фоне.

Наиболее часто сигнальное значение света проявляется через фотодинамический эффект, т.е. через те или иные двигательные реакции. В частности многие гидробионты обладают четко выраженным фототропизмом – перемещением по вертикали (глубине) в зависимости от света. Планктонные формы чаще имеют положительный фототропизм (поднимаются к поверхности), а бентосные – отрицательный. Один и тот же организм на разных стадиях своего развития может по-разному относиться к свету. Таким образом, ориентируясь на свет, гидробионты находят наиболее выгодное для себя положение в пространстве.

Основным источником света в воде служит падающая на ее поверхность солнечная радиация, в том числе и та, которая отражается Луной. Другим источником света могут служить сами гидробионты, обладающие способностью к биолюминесценции.

Солнечный свет по своей интенсивности и спектральному составу, с одной стороны, определяется той радиацией, которая поступает в поверхностный слой воды, а с другой – особенностями распространения света в последней. Общее годовое количество солнечной радиации зависит от широты местности и особенностей состояния атмосферы. Значительная часть света, падающая на воду, отражается, причем тем больше, чем меньше угол наклона лучей. В умеренных и высоких широтах условия проникновения солнечной радиации в воду особенно ухудшаются зимой, когда водоемы покрываются льдом.

В морях в связи с угасанием дневного света по мере продвижения в глубь водоема различают три зоны освещенности. Верхняя зона, где освещенность достаточна для развития фотосинтезирующих растений, простирается до глубины 200 м и носит название *эвфотической*. Далее, до глубины 1000–1500 м, простирается сумеречная (*дисфотическая*), зона, а еще глубже – *афотическая*, куда дневной свет не проникает вовсе.

Свет, проникающий в толщу воды, для многих автотрофных организмов является лимитирующим фактором, поэтому нижней границей их распространения является глубина в 60 м.

*Плотность.* Этот параметр, в первую очередь, определяют условия движения гидробионтов. Чем выше плотность воды, тем легче организму удерживаться в ней. Другое значение плотности как экологического фактора – давление на организмы, которое на глубинах, измеряемых километрами, выражается в сотнях атмосфер. С повышением вязкости возрастает сопротивление активному движению организмов, но условия их плавучести улучшаются.

Плотность для чистой воды при 4°C равна 1 г/см<sup>3</sup>. С повышением и понижением температуры она снижается. Плотность природных вод в связи с присутствием в них различных растворенных солей иногда может достигать 1,347 г/см<sup>3</sup>. С углублением на 10,3 м в пресную и на 9,986 м в морскую воду (при 4°C) давление возрастает на 1 атм. В океанических глубинах давление может достигать свыше тысячи атмосфер.

Организмы в зависимости от их отношения к давлению подразделяются на *эврибатные* (bathos – глубина) и *стенобатные*. Стенобатные организмы, живущие на небольших глубинах, называются мелководными, а на больших – глубоководными. Например, некоторые виды голотурий встречаются на глубинах 100–9000 м, а многие погонофоры, головоногие моллюски, рыбы на глубине свыше 5–6 км. Следует отметить, что распределение гидробионтов по разным глубинам обусловлено не только давлением воды, но и многими другими факторами (свет, стратификация водной массы).

У ряда гидробионтов повышение давления вызывает движение вверх, а понижение – обратную реакцию. Очевидно, давление – важный фактор распределения планктона по вертикали. Так как сжимаемость некоторых морских животных на 15–40% ниже, чем у воды, то с погружением на глубину их плотность будет приближаться к плотности воды, и они всегда могут найти такую глубину, где будут обладать устойчивой нейтральной плавучестью.

*Вязкость воды.* Свойство тел оказывать сопротивление сдвигу их слоев друг относительно друга. Единица вязкости – пуаз. Обычно вязкость воды обозначается в сотых долях пуаза – сантипуазах. Для воды с температурой 10°C вязкость равна 1,31 спз, а для глицерина – 3950 спз. Малая вязкость воды облегчает организмам быстрое плавание, поскольку на преодоление внутреннего трения приводимых в движение слоев воды затрачивается сравнительно небольшая сила. С повышением температуры вязкость воды понижается (20°C – 1,1 спз, 30°C – 0,87 спз). С увеличением солености вязкость несколько повышается.

*Динамические свойства воды* имеют для гидробионтов прямое и косвенное значение. В первом случае – это перенос пелагических организмов в горизонтальном направлении, перемещение по вертикали, вымывание бентоса из грунта, часто сопровождающееся их сносом. Косвенное влияние – принос пищи и кислорода, унос метаболитов, выравнивание температур, солености и др. факторов, а также через воздействие на формирование типов донных осадков.

Движение воды проявляется в форме течений и волнений. В первом случае происходит перенос водных масс в определенном направлении, во втором – уклонение частиц воды от исходного положения с последующим возвратом к нему. Течения могут быть подразделены на горизонтальные, вертикальные и смешанные. Горизонтальные течения вызываются ветром, притяжением Луны и

Солнца (приливно-отливные), разницей атмосферных давлений, разницей уровня в различных участках водоемов (реки), различиями в плотности воды и другими причинами. В океане существуют северное и южное пассатные течения, идущие с востока на запад к северу и югу от экватора, между ними в обратном направлении проходит межпассатное течение. Каждое пассатное течение делится на две ветви, одна из которых переходит в межпассатное, другая отклоняется в более высокие широты, образуя теплые течения. Из высоких широт водные массы перемещаются в низкие, образуя холодные течения. Такие течения играют огромную роль в переносе микропланктона.

Помимо поверхностных течений в Мировом океане имеются и глубинные. Глубинные течения перемещаются из полярных и субполярных широт в низкие широты со скоростью 10–20 см/сек.

Дважды в сутки в море наблюдаются приливы и отливы. Их величина может измеряться несколькими сантиметрами или многими метрами (залив Фанли – 18,5 м). Наибольшие, сизигийные приливы наблюдаются, когда Солнце, Земля и Луна находятся на одной прямой, т.е. в дни новолуний и полнолуний. Затем величина приливов убывает и достигает минимума во время квадратурных приливов, когда угол между Солнцем, Землей и Луной равен 90°.

Вертикальные перемещения воды вызываются изменением плотности расположенных друг над другом слоев воды (изменение солености, температуры). Каждому погружению водных масс соответствует компенсационное поднятие воды в другом месте. В море различают районы конвергенции (схождения) водных масс, где происходит погружение поверхностных вод, и районы дивергенции (расхождения), где глубинные воды выходят на поверхность. Дивергенция проявляется в зоне межпассатного течения.

Волны, в основном вызываемые взаимодействием водных и воздушных масс, особенно большое значение имеют для гидробионтов побережья, где прибой перетирает грунт, перемещает его по вертикали и горизонтали, уносит с одних мест и откладывает в других. О силе прибоя можно судить по тому, что у скалистых берегов вода может взлетать на высоту до 100–150 м. Жизнь в зоне прибоя обеднена.

*Ионизирующая радиация* в зависимости от интенсивности может оказывать на гидробионтов стимулирующее, угнетающее или летальное действие. Уровень ионизирующей радиации в воде зависит от нахождения в ней того или иного количества радиоактивных веществ, или радионуклидов, к которым в первую очередь относятся стронций-90, цезий-137, иттрий-912, церий-144, цирконий-96, ниобий-95.

Поверхность водоемов представляет собой более эффективный коллектор радиоактивных аэрозолей, чем суша, причем особенно много радионуклидов накапливается в самом поверхностном слое воды.

Особенно чувствительны к действию ионизирующей радиации ранние стадии развития гидробионтов. Гидробионты могут оценивать интенсивность ионизирующего излучения и в соответствии с ней менять свое положение в пространстве. Подавляющее большинство водных организмов обладает высокой способностью к накоплению в своих тканях радиоактивных изотопов. Коэф-

фициент накопления (соотношение концентрации изотопа в воде и в организме) может выражаться в колоссальных цифрах порядка нескольких тысяч или миллионов, вследствие чего гидробионты с высокой концентрацией радиоактивных веществ сами становятся опасными для других организмов (и человека) как источники ионизирующей радиации.

*Растворенные и взвешенные в воде вещества.* Будучи прекрасным растворителем, вода в природных условиях содержит большое количество различных растворенных газов, минеральных соединений и органических веществ. Обогащение воды растворенными веществами происходит за счет контакта с атмосферой и дном, а также в результате жизнедеятельности самих гидробионтов и их распада после отмирания. Переход газов из атмосферы в воду происходит путем молекулярной диффузии на поверхности раздела двух сред и за счет захвата пузырьков газа токами воды. Перенос растворенных веществ из грунта в воду может осуществляться в результате молекулярной диффузии, водообмена и выделения из донных отложений пузырьков различных газов.

Помимо растворенных веществ в воде находится значительное количество взвешенного материала, состоящего из минеральных и органических частиц. Этот материал образуется вследствие взмучивания грунта, выпадения твердых частиц из атмосферы и распада гидробионтов после их отмирания.

Присутствие в воде растворенных и взвешенных веществ в сильнейшей мере определяет условия существования гидробионтов. От количества и состава растворенных газов зависят условия дыхания организмов, питательные соли необходимы для существования автотрофных растений, присутствие растворенных метаболитов одних гидробионтов часто оказывает существенное влияние на развитие других. Суммарным количеством растворенных в воде веществ определяется величина осмотического давления в среде, представляющая собой один из важнейших факторов, влияющих на распределение гидробионтов в гидросфере. От состава и количества взвешенного в воде материала зависят условия питания организмов, живущих за счет сестона (планктонные организмы), и многие другие стороны существования гидробионтов.

Наибольшее значение для гидробионтов из газов, растворенных в воде, имеют кислород, углекислый газ, сероводород и метан.

*Кислород* образуется в самом водоеме в результате фотосинтетической деятельности растений и поступает из атмосферы, когда вода не насыщена этим газом. Расходуется на дыхание и другие окислительные процессы, происходящие в водоеме, а при наличии высоких концентраций убывает в результате эвазии (выхода) в атмосферу. Количество кислорода, могущее раствориться в воде, носит название нормального.

Кислородный режим различных водоемов и их отдельных зон зависит от многих факторов. Наиболее насыщены кислородом верхние слои водоемов за счет инвазии кислорода из атмосферы и фотосинтетической деятельности растений. Процессы перемешивания, существующие в водоемах, могут вносить существенные изменения в указанную схему.

В тропических и умеренных широтах Мирового океана на глубине 150–1000 м обычно находится зона минимального содержания кислорода, где его

содержание часто падает до 10–15% нормального или еще ниже. С дальнейшим продвижением вглубь концентрация кислорода снова повышается. Существование зоны дефицита кислорода объясняется, с одной стороны, застойностью воды (затухание глубинных течений и наличие термоклина, препятствующего вертикальной перемешиваемости), а с другой – повышенной концентрацией животных и бактерий, так как здесь вследствие резкого повышения плотности воды скапливается органический детрит, опускающийся на дно, и за счет него развивается богатая жизнь. Высокая концентрация организмов, использующих кислород на дыхание, при отсутствии значительных поступлений этого газа извне ведет к дефициту последнего.

В озерах эвтрофного типа во время зимней и летней стагнации наблюдается резкий дефицит кислорода в придонном слое. Во время осенней и весенней циркуляции воды концентрация кислорода во всей толще выравнивается и наступает так называемая гомооксигения. В реках и ручьях в силу постоянного перемешивания их воды каких-либо резких неравномерностей в распределении кислорода не наблюдается.

По отношению к кислороду организмы делятся на *эвриоксибионтных* и *стенооксибионтных*.

*Углекислый газ* поступает в воду в результате абсорбции из атмосферы и выделения организмами в процессе дыхания. Расходуется углекислый газ в процессе фотосинтеза, на превращение окиси кальция в монокарбонаты и последних в бикарбонаты, а также при известных условиях исчезает из воды в результате перехода в атмосферу. В больших концентрациях  $\text{CO}_2$  ядовит для гидробионтов, но некоторые из них могут переносить высокие его концентрации. Для растений высокие концентрации  $\text{CO}_2$  безвредны. Углекислый газ необходим водным растениям для фотосинтеза, а животным – для постройки карбонатных раковин.

*Сероводород* образуется в водоемах в результате жизнедеятельности гнилостных бактерий, разлагающих белковые соединения, и за счет восстановления десульфидирующими бактериями сульфатов воды. Основная роль в образовании больших количеств сероводорода в водоемах принадлежит десульфидирующим бактериям рода *Microspira*. Количество образующегося таким способом сероводорода иногда бывает столь большим, что им заражаются придонные слои толщиной в десятки и сотни метров. В Черном море от сероводорода свободен лишь тонкий поверхностный слой 150–250 м.

Развитию десульфидирующих бактерий способствует пониженное содержание кислорода, наличие впадин, где ослаблена вертикальная циркуляция воды, и присутствие значительного количества сульфатов. Поскольку последних в пресных водах мало, образование в них сероводорода за счет деятельности десульфидирующих бактерий встречается очень редко и обычно связано с загрязнением воды стоками, содержащими сульфаты. Преимущественное значение как образователи сероводорода в пресных водоемах имеют гнилостные бактерии, поскольку именно здесь встречается на дне много разлагающихся белковых веществ. Редукция сероводорода в водоемах связана с деятельностью различных групп бактерий, окисляющих  $\text{H}_2\text{S}$  до S и  $\text{H}_2\text{SO}_4$ .

Сероводород вреден для гидробионтов как косвенно, через снижение концентрации кислорода, так и непосредственно. Для многих он смертелен даже в очень малых концентрациях, но есть организмы, которые живут среди гниющего ила.

*Метан*, или болотный газ, образуется главным образом за счет разложения клетчатки отмерших организмов в грунтах и придонном слое воды многих озер и прудов, реже – в морях. В больших количествах (до 80–90%) он содержится в пузырьках газа, поднимающихся со дна во многих стоячих водоемах. Подобно сероводороду, этот газ ядовит для многих организмов.

*Растворенные минеральные соли* в основном представлены хлоридами, сульфатами и карбонатами. В морской воде хлоридов содержится 88,8, сульфатов – 10,8, карбонатов – 0,4%. В пресной воде солевой состав резко иной: карбонатов – 79,9, сульфатов – 13,2 и хлоридов – 6,9%. Суммарная концентрация солей, называемая соленостью, в морской воде в десятки и сотни раз выше, чем в пресной. Наряду с соленостью, определяющей осмотические свойства среды и условия плавания, для гидробионтов большое значение имеет присутствие различных ионов, соотношение которых в среде часто играет решающую роль в расселении организмов. Для автотрофных растений важнейшим фактором становится наличие в воде так называемых биогенов – соединений фосфора, азота, кремния и других элементов, используемых для построения тела.

*Соленость воды* выражается в промилле. По степени солености все природные воды разделяются на пресные ( $S = 0 - 0,5\text{‰}$ ), миксогалинные, или солоноватые ( $S = 0,5 - 30\text{‰}$ ), эугалинные, или морские ( $S = 30 - 40\text{‰}$ ) и гипергалинные, или пересоленные ( $S$  более  $40\text{‰}$ ). Миксогалинные воды подразделяются на олигогалинные ( $S = 0,5 - 4\text{‰}$ ), мезогалинные ( $S = 5 - 18\text{‰}$ ) и полигалинные ( $S = 18 - 30\text{‰}$ ). Соленость Мирового океана – около  $35\text{‰}$ . В поверхностном слое воды наибольших значений она достигает на широте  $20-30^\circ$ , а с продвижением к более высоким и низким широтам несколько падает. В глубинах океана соленость обычно несколько ниже, чем на поверхности. В окраинных морях соленость может снижаться за счет интенсивного речного стока. Вблизи устьев и эстуариев рек располагаются сильно опресненные участки, где соленость падает почти до 0.

Значение солености как экологического фактора, в основном, проявляется через изменение осмотического давления среды, что отражается на водном и солевом обмене гидробионтов. Некоторое значение изменение солености имеет в жизни организмов как фактор, определяющий плотность воды. Чем выше соленость, тем вода плотнее и тем легче организму удерживаться в ее толще.

По отношению к солености виды подразделяются на *эвригалинные* и *стеногалинные*. Среди стеногалинных гидробионтов различают пресноводных, солоноватоводных и морских. Солоноватоводные формы, в свою очередь, разделяются на олигогалинных, живущих при  $S = 0,5 - 5\text{‰}$ , мезогалинных, для которых соответствующий диапазон составляет  $5-18\text{‰}$ , и полигалинных  $S = 18 - 30\text{‰}$ .

Среди обитателей континентальных гипергалинных вод различают *галоксенов*, могущих жить в диапазоне от 0 до  $100\text{‰}$ , *галофилов*, живущих при  $25-100\text{‰}$ , и *галобионтов*, населяющих воды от 25 до  $280\text{‰}$ .

Взвешенные в воде вещества по своему химическому составу могут быть минеральными, органическими и органо-минеральными. В последнем случае речь идет о минеральных частицах, на которых поселяются бактерии. Присутствие в воде большого количества взвешенных частиц может оказывать на гидробионтов самое разнообразное влияние. Например, снижение прозрачности воды в результате взмучивания донных осадков, с одной стороны, ухудшает условия фотосинтеза растений, а с другой – сопровождается увеличением содержания биогенов. Неблагоприятное действие оказывает минеральная взвесь и на животных, нарушая питание форм, отфильтровывающих свой корм в толще воды, и засыпая организмы, обитающие на грунте.

В отличие от минеральной взвеси органические частицы, присутствующие в воде, если их не слишком много, благоприятствуют развитию жизни, так как за их счет питается огромное количество мелких животных, которые, в свою очередь, служат пищей более крупным.

*Активная реакция и окислительно-восстановительный потенциал.* Активная реакция среды представляет собой свойство, обуславливающееся присутствием ионов  $H^+$  и  $OH^-$ . Если концентрации ионов  $H^+$  и  $OH^-$  равны, вода будет нейтральной. С увеличением содержания этих ионов вода будет соответственно кислой или щелочной. Обычно в качестве показателя активной реакции берется не концентрация  $H^+$ , а ее десятичный логарифм с обратным знаком. Эта величина, называемая водородным показателем, обозначается символом рН. Если рН меньше 7, то вода кислая, больше 7 – щелочная, для нейтральной воды значение рН равно 7.

Активная реакция природных вод довольно устойчива. Тем не менее, в одном и том же водоеме рН в течение суток может колебаться на 2 единицы и более: ночью понижаться в результате подкисления воды выделяющимся в процессе дыхания углекислым газом, днем повышается за счет потребления  $CO_2$  фотосинтезирующими растениями. В грунтах озер и болот рН обычно несколько ниже 7, в океанических осадках значение часто бывает сдвинуто в щелочную сторону.

Концентрация водородных ионов не только определяет границы распространения гидробионтов, но и влияет на характер их жизнедеятельности.

Окислительно-восстановительный потенциал характеризует собой условия протекания в среде окислительных и восстановительных процессов, от которых зависят многие стороны жизнедеятельности гидробионтов, особенно микроорганизмов. Напомним, что окислительно-восстановительная реакция заключается в том, что одно вещество, отдавая свои электроны и заряжаясь положительно, окисляется, а другое, приобретая электроны и заряжаясь отрицательно, восстанавливается. В результате между ними возникает разность электрических потенциалов. Чем больше эта разность, тем выше окислительная способность среды. Она определяется концентрацией молекулярного водорода в воде, а также состоянием таких равновесных систем, как  $Fe(3) - Fe(2)$ ,  $Mn(4) - Mn(2)$ ,  $S(2) - S(1)$ , а также другими элементами с переменной валентностью.

*Механико-динамические свойства грунта* имеют наибольшее значение как факторы, определяющие условия фиксации и передвижения организмов в пространстве. Бентосные организмы в зависимости от этих свойств грунта обла-

дают разными возможностями закапывания в субстрат, фиксации на нем и передвижения. Недостаточная стабильность грунта может становиться непреодолимым препятствием для существования бентосных организмов. Они лишаются возможности строить убежища, вымываются в толщу воды и повреждаются механически частицами перемешиваемого субстрата. Механические (твердость, пористость, консистенция) и гранулометрические свойства донных осадков (размерность обломков породы, тип отложений) также важны для организмов.

*Геоморфология водных бассейнов.* Говоря о Мировом океане, вы должны помнить, что он образован собственно океаном и периферическими, примыкающими к суше частями – морями. Различаются окраинные, средиземные (или внутренние) моря. С геоморфологической точки зрения океан подразделяется на материковое плато (шельф), которое характеризуется плавным и небольшим понижением суши до глубины 200–250 м. Непосредственно за шельфом, отделяясь от него континентальным гребнем, лежит круто ( $4\text{--}14^\circ$ ) опускающийся вниз материковый, или континентальный склон, переходящий на глубине 3–4 тыс. м в ложе океана (рис. 4.6).

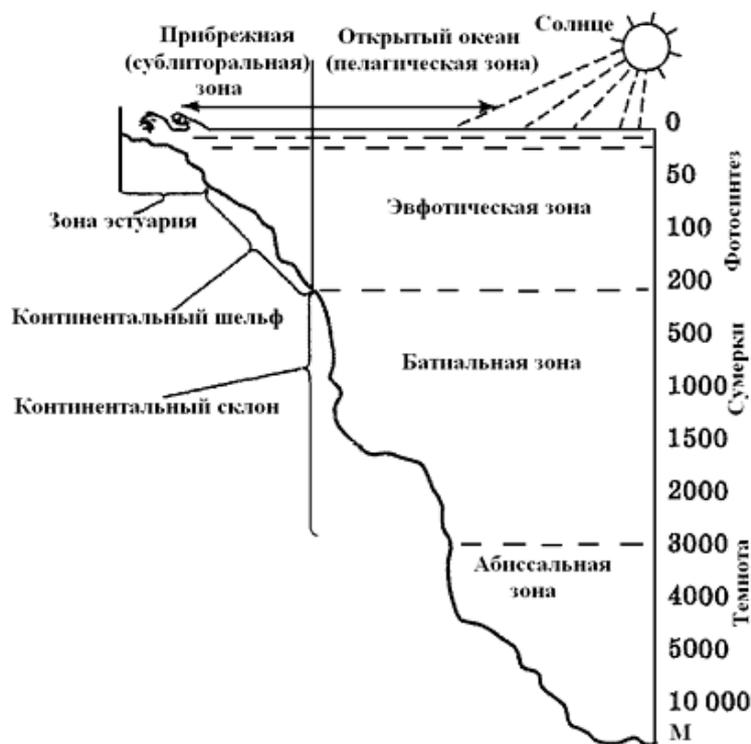


Рис. 4.6. Вертикальная и горизонтальная зональность в океане (по: Николайкин и др., 2003, с изменениями)

*Бенталь океана.* Область шельфа, разделяется на три зоны. Выше уровня приливов лежит *супралитораль* – часть берега, увлажняемая заплесками и брызгами воды. Ниже супралиторали, гранича с ней, располагается *литораль* – при-

брежье, периодически заливаемое водой во время приливов и обнажающееся от нее во время отливов. Еще глубже находится *сублитораль*, простирающаяся до нижней границы распространения донных растений. Материковый склон занимает *батталь*, переходящая в области океанического ложа в *абиссаль*, которая на глубинах свыше 6–7 км получила название *ультраабиссали*, или гадали. В зависимости от того, в какой зоне бентали обитают организмы, они называются соответственно супралиторальными, литоральными и т.д.

*Пелагиаль океана*. Разделяется на отдельные зоны как по вертикали, так и по горизонтали. Верхний слой воды до глубины 200 м носит название эпипелагиали, глубже лежащий слой (до нижней границы баттали) – батипелагиали. Далее следуют абиссопелагиаль, простирающаяся от нижней границы баттали до глубин 6–7 км, и ультраабиссопелагиали. Соответственно называются и организмы, обитающие в этих зонах пелагиали. В горизонтальном направлении Мировой океан делится на прибрежную, или неритическую часть, лежащую над областью континентального шельфа, и океаническую, которая находится над зонами баттали и абиссали.

*Реки* принадлежат к пресным водоемам, водная масса которых перемещается от истока к устью вследствие их высотной разницы. Русло, по которому река течет в паводковое время, называется пойменным, в отличие от коренного, по которому река течет в межпаводковое время (межень). В межень обсохшее пойменное русло располагается над уровнем воды, образуя пойменную террасу. Выше пойменной террасы располагаются в один или несколько уровней надпойменные террасы – геологические памятники прошлых, более высоких залеганий пойменного русла реки.

Чем выше скорость течения, тем более крупные фракции грунта могут находиться в воде во взвешенном состоянии. При падении скорости течения в низовье реки начинается осаждение сначала более крупных частиц, а затем и более мелких. Поперек русла скорость течения также неодинакова: у берегов она ниже, чем на середине, или стрежне. Обитатели рек носят название *потамобионтов*. Те из них, что живут только на течении, называются *реофилами*.

*Озера*. Представляют собой различной величины и формы котловины, заполненные водой. По происхождению они могут быть тектоническими, карстовыми, эоловыми, ледниковыми или другими в зависимости от того, в результате деятельности каких агентов образовалась их котловина.

Котловина (котел) озера обычно бывает образована подводной террасой, которая характеризуется постепенным слабым понижением суши, далее следует свал, имеющий более крутой угол понижения и переходящий в котел, который занимает большую часть озерного дна (рис. 4.7). Соответственно перечисленным участкам озерной бентали принято выделять литораль – прибрежное мелководье, сублитораль, которая простирается до нижней границы распространения донной растительности, и профундаль, охватывающую остальную площадь озерного дна (имеется только в очень глубоких озерах). Пелагиаль (лимническая зона) делится на прибрежную, лежащую над подводной террасой, и собственно пелагиаль, расположенную над свалом и котлом.

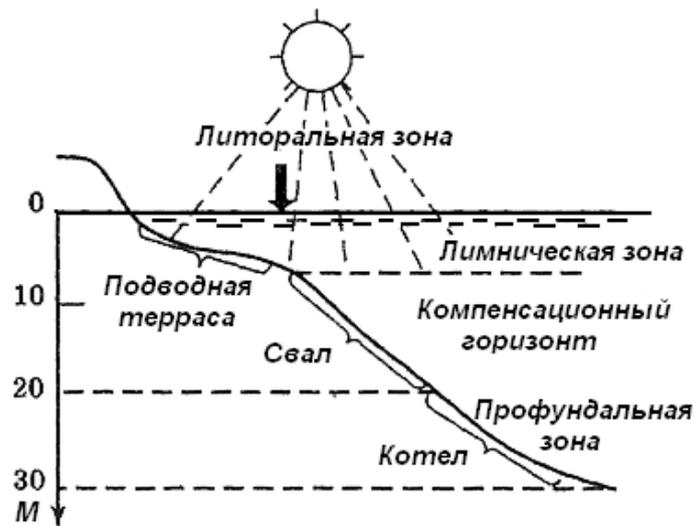


Рис. 4.7. Главные зоны обитаний в озерном водоеме (по: Одум, 1986; из: Николайкин и др., 2003)

По биологической классификации, предложенной А. Тинеманном и Е. Науманном, различают озера эвтрофные, олиготрофные и дистрофные (eu – хорошо, oligos – мало, dis – недостаточно, trophos – пища). К эвтрофным (высококормным) относятся неглубокие равнинные озера с хорошо выраженной литоралью и богатой растительностью. Их вода богата питательными солями, грунты содержат много органического вещества, на них развивается богатая донная фауна. Олиготрофные (малокормные) озера обычно бывают расположены на кристаллических породах, обладают значительной глубиной и слабо развитой литоралью. Донные отложения бедны органическими веществами, в воде содержится мало питательных солей, соответственно, жизнь на дне и в толще воды отличается бедностью. Дистрофные (недостаточно кормные) озера представляют собой неглубокие заболоченные водоемы с торфянистыми отложениями на дне. Торфянистые отложения исключают контакт воды с грунтом, поэтому в ней содержится очень мало минеральных веществ, солей, нужных для питания растений. Планктон и бентос в этих озерах развит очень слабо. Обитатели озер называются *лимнобионтами*. В соответствии с членением бентали выделяются различные формы лимнобионтов.

**Болота.** Представляют собой неглубокие скопления воды, частично или полностью закрытые сверху растительностью, в которых происходит образование торфа. Болота могут быть низинными, если они питаются грунтовыми водами, или верховыми, когда их питание происходит за счет атмосферных осадков. Характерным и обязательным признаком болот служит образование торфа из отмирающего мха и других гидрофильных растений. Нередко болота образуются в результате заболачивания озер, когда на их свободную поверхность нарастает от берегов сплавина, или зыбун – растительный ковер, лежащий на воде.

Таким образом, условия жизни в воде своеобразны. Большое влияние на распределение организмов оказывают свет, температура, течение, давление, активная реакция среды, растворенные газы (в первую очередь кислород) и соли. Морские и континентальные воды резко отличаются по условиям жизни. Морская вода представляет собой более благоприятную среду, близкую к физиологически уравновешенному раствору. Поэтому ее обитатели осмотически открыты и могут выдержать погружение на большие глубины. Обитатели же пресных водоемов осмотически закрыты и не могут выдерживать больших глубин.

В водной среде обитают около 150 000 видов животных (примерно около 7% от общего количества на Земле) и 10 000 видов растений (8%). Следовательно, вода как среда жизни не отличается видовым разнообразием.

В морях и океанах животный и растительный мир наиболее разнообразен и богат в экваториальной и тропической зонах. С удалением от этих поясов на север и юг качественный состав организмов постепенно беднеет. Основная масса организмов Мирового океана сосредоточена у берегов, преимущественно в зоне морских побережий.

Доля рек, озер, болот по сравнению с морями и океанами в биосфере незначительна. Несмотря на меньшее биоразнообразие в пресных водах и небольшой объем последних, они имеют выдающееся значение для огромного количества животных и растений, а также для человека, обеспечивая их необходимым запасом пресной воды.

**Экологические группы водных организмов.** На основе образа жизни среды водных организмов выделяют несколько групп:

– *бентос* (от греч. *benthos* – глубина) – прикрепленные к грунту, лежащие на нем или живущие в толще осадков организмы. Представлен фитобентосом, зообентосом и бактериобентосом. В зообентосе по способу питания выделяют хищников, фильтраторов, грунтоедов и т.д.;

– *перифитон* (от греч. *peri* – вокруг, возле) – животные и растения, либо прикрепленные, либо удерживающиеся за стебли и листья высших растений или любые поверхности, возвышающиеся над дном и плавающие по течению;

– *планктон* (от греч. *planktos* – парящий, блуждающий и *on* – сущее) – пассивно плавающие растительные (фитопланктон) или животные (зоопланктон) организмы, перемещающиеся главным образом благодаря течениям;

– *нектон* (от греч. *nektos* – плавающий) – активные пловцы, с обтекаемой формой тела и развитыми органами движения, не связанные непосредственно с дном (рыбы, кальмары, ластоногие, киты и т.д.);

– *нейстон* (от греч. *neustos* – плавающий) – сообщество микроорганизмов, растений и животных мелких и средних размеров, обитающих у поверхности воды на границе водной и воздушных сред (над или под поверхностной пленкой, до 5 см в глубь воды). Это бактерии, простейшие, клопы-водомерки, водоросли, личинки некоторых организмов;

– *плейстон* (от греч. *pleystikos* – плавающий) – совокупность гидробионтов, часть тела которых находится в воде, а часть над ее поверхностью. К ним относятся парусники, некоторые сифонофоры и членистоногие, ряска.

**Адаптивные особенности водных растений.** Водные растения, в отличие от наземных, поглощают влагу и минеральные соли непосредственно из окружающей воды. Поэтому у них слабо развиты проводящие ткани, а также корневая система. Поскольку корни служат в основном для прикрепления к подводному субстрату, они лишены корневых волосков. Мощное развитие корневой системы у некоторых из них – кувшинок, кубышек – обеспечивает вегетативное размножение и запасание некоторых веществ.

Главной структурной особенностью гидрофитов является наличие крупных межклетников и полостей, создающих особую воздушную ткань, которая обеспечивает плавучесть органов. Подводные гидрофиты отличаются от надводных отсутствием функционирующих устьиц, тонкими рассеченными листьями, слабым развитием механических тканей.

Интенсивный газообмен при недостатке в воде растворенного кислорода обеспечивается либо очень длинными и тонкими стеблями и листьями, покровы которых легко проницаемы для кислорода, либо сильной расчлененностью листьев.

У ряда растений развита гетерофилия (разнолистность). У кувшинок и кубышек плавающие листья сильно отличаются от погруженных – их верхняя поверхность плотная и кожистая, с большим количеством устьиц, что способствует лучшему газообмену с воздухом, на нижней стороне устьиц нет. Гетерофилия отмечена и у водного лютика, стрелолиста и других видов. Интерес представляет поручейник, на стебле которого можно видеть несколько форм листьев, представляющих все переходы от типично наземных до водных.

Из-за низкой температуры воды, отрицательно влияющей на органы размножения, и высокой плотности среды, затрудняющей перенос пыльцы, погруженные в воду растения размножаются вегетативным путем. Однако многие из них выносят цветоносные стебли в воздушную среду и размножаются половым путем. Их пыльца, плоды и семена разносятся ветром и поверхностными течениями.

Гидродинамика водной среды играет значительную роль в приспособительных реакциях водных растений. Особенно характерна зона прибоя. Растения этой зоны, испытывающие постоянное действие волн, приспособляются к такой динамической обстановке различными путями. На побережье Франции бурая водоросль *Ascophyllum nodosum* приспособлена к существованию на хорошо защищенных от волн скалах, поэтому ей нет необходимости развивать мощные органы прикрепления. Наоборот, красная водоросль *Nemalion helminthoides* держится на незащищенных от прибоя скалах, поэтому у нее очень сильно развита ризоидная система. Среди водной растительности крайне редко встречаются водоросли, которые в состоянии укореняться на песчаных, илистых или покрытых гравием грунтах. Причина этому – чрезвычайно высокая подвижность и перемывание таких осадков. Водоросли более адаптированы к закреплению на твердом каменистом дне, развивая при этом приспособления, позволяющие им сцепливаться с неподвижным субстратом.

**Адаптивные особенности водных животных.** Адаптации животных к водной среде более разнообразны, чем растений. Для животных, обитающих в толще воды, характерны, прежде всего, приспособления, увеличивающие их плавучесть и позволяющие им противостоять движению воды и течениям.

У мелких форм наблюдается редукция скелетных образований. Они имеют пористые раковины или полые внутри иглы скелетов. Удельная плотность тела уменьшается за счет наличия воды, воздуха или жира в тканях.

Для пассивно плавающих в толще воды животных характерно также увеличение удельной поверхности тела. Это достигается уплощением тела, образованием всевозможных шипов, выростов, пластинок.

Активное плавание осуществляется с помощью ресничек, жгутиков, а также изгибания тела (рис. 4.8). Получило распространение плавание реактивным способом за счет энергии выбрасываемой струи воды. Так некоторые кальмары развивают скорость 40–50 км/час.

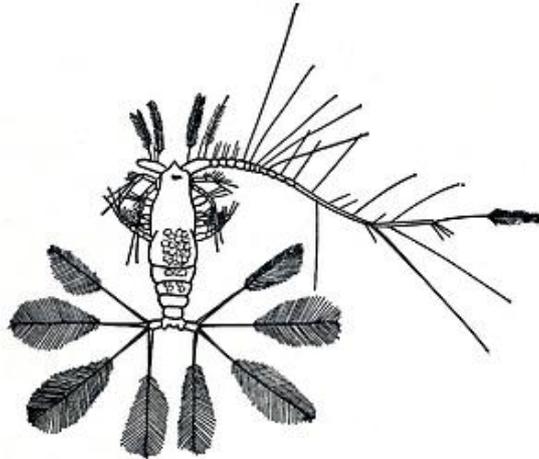


Рис. 4.8. Морской веслоногий рачок *Calocalanus pavo* с длинными придатками и щетинками, увеличивающими плавучесть (по: Дре, 1976)

У более крупных животных имеются специализированные конечности – плавники, лапы. Тело у таких животных покрыто слизью и имеет обтекаемую форму, что уменьшает сопротивляемость среды при плавании. Такую форму приобрели как рыбы, так и млекопитающие.

Пресноводные животные при передвижении используют поверхностную пленку воды. По ней свободно бегают жуки-вертячки, клопы-водомерки. Их покровы не смачиваются водой, а конечности имеют особое строение.

Донные же организмы, наоборот, вырабатывают приспособления, уменьшающие плавучесть и позволяющие удерживаться на дне даже в быстротекущих водах. Хорошо известны тяжелые раковины моллюска тридакны, которые свободно лежат на малой глубине и удерживаются на рифах благодаря своей массе.

Только в водной среде встречаются ведущие абсолютно неподвижный образ жизни животные. Из прикрепленных организмов к грунту наиболее известны губки, гидроидные и коралловые полипы, морские лилии, двустворчатые моллюски и др. Особенно это касается зон приобоя. Обитающие здесь организмы должны иметь хорошо развитые системы прикреплений, позволяющие им про-

тивостоять ударам волн и не быть смытыми с субстрата. Таковы усконогие рачки и пластинчатожаберные моллюски, прочно удерживающиеся на скалах с помощью биссуса. Брюхоногие моллюски присасываются к субстрату специально развитой для этого ногой, например моллюск «чашечка» (*Patella*).

Для водных животных имеет значение давление среды. Среди эврибатных организмов, обитающих при высоком и при низком давлении, выделяются голотурии, живущие на глубине от 100 до 9000 м. Среди стенобатных – морские лилии, погонофоры, обитающие на глубинах от 3000 до 10 000 м.

Для глубоководных животных характерно слабое развитие или отсутствие известкового скелета, редукция органов зрения, усиление развития осязательных рецепторов, отсутствие пигментации тела или, наоборот, темная окраска.

По отношению приспособленности к самым различным типам донных грунтов организмы делятся на стенэдафические и эвриэдафические формы. Среди стенэдафических организмов различают литофилов (на камнях), псаммофилов (песок или его толща), пелофилов (илистые грунты), аргиллофилов (глина).

Морские донные пески заселяет фауна псаммофилов, представленная крайне мелкими видами, относящимися к различным группам – турбеллярии, кольчатые черви, ракообразные. Тело всех этих организмов в результате приспособительных реакций сильно вытянуто, что позволяет им легко передвигаться в промежутках между зёрнами песка, заполненных водой (рис. 4.9). Эти организмы предпочитают однородные пески, состоящие из зёрен хорошей сортировки (определенной размерности зёрен).

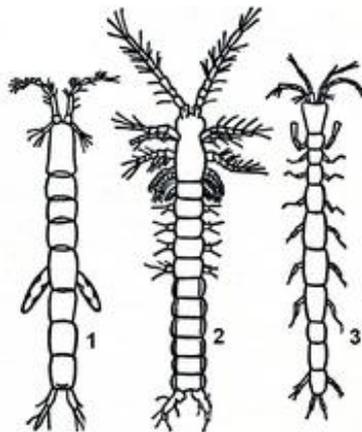


Рис. 4.9. Три рачка псаммофильной фауны, относящиеся к разным систематическим группам, но обнаруживающие большое конвергентное сходство в строении тела: 1 – *Stenocaris minor* (веслоногие); 2 – *Derocheilocaris remanei* (семейство *Mystacocaridae*); 3 – *Microcerberus stygius* (равноногие) (по: Дре, 1976)

Подобно наземным организмам, водные животные и растения также дышат. Поэтому количество растворенного в воде кислорода имеет очень большое

значение для водных организмов. Кислород очень малорастворим в пресной, а тем более в морской воде. Поэтому такой фактор является лимитирующим в водной среде. Более насыщенными кислородом являются холодные воды. Для пресных вод содержание кислорода составляет 10,2 см<sup>3</sup>/л при 0°С и 5,5 см<sup>3</sup>/л при 30°С, а для морской воды – 8,0 и 4,5 см<sup>3</sup> соответственно. Однако даже такого малого количества кислорода хватает для поддержания жизни, но в тропических водах дыхание становится затруднительным. Форель, нуждающаяся в большом потреблении кислорода, может жить только в холодных и хорошо перемешивающихся водах. Карп и линь, приспособленные к концентрации всего в 1 см<sup>3</sup>/л, хорошо себя чувствуют в стоячих и теплых водах. Поэтому форель обитает в горных холодных реках, а карп и линь – в озерных и хорошо прогреваемых водоемах. В открытом море тропического пояса очень мало морских птиц, это указывает на то, что воды этой области бедны живыми организмами. В полярных водах наблюдается иная картина: появляется масса морских птиц и обилие планктона, которым кормятся представители богатой фауны, включая крупных китообразных.

#### 4.6. Почвенная среда

Почва – это слой вещества, лежащий поверх горных пород земной коры и образованный в результате гипергенеза материнских пород. Это особое природное образование, играющее очень важную роль в наземных экосистемах, являясь связующим звеном между биотическим и абиотическим факторами биогеоценозов. В состав почвы входят четыре важнейших компонента:

- минеральная основа (50–60% от общего объёма);
- органическое вещество (до 10%);
- воздух (15–25%);
- вода (25–35%).

По химическому составу минеральная составляющая почв состоит из песка и алеврита, представленных различными формами кварца (кремнезема) с добавками силикатов и глинистых минералов.

Почвы состоят из частиц различного размера, начиная от крупных валунов и заканчивая мелкозернистым песком, глинами (частицы мельче 0,2 мм в диаметре) и коллоидными частицами (< 1 мкм). Частицы, составляющие почву, делят на глину (мельче 0,002 мм в диаметре), ил (0,002–0,02 мм), песок (0,02–2,0 мм) и гравий (больше 2 мм). Механическая структура почвы имеет огромное значение для сельского хозяйства, определяя усилия, требуемые для обработки почвы. Хорошие почвы содержат примерно одинаковое количество песка и глины. Такие почвы называются *суглинками*. Преобладание песка делает почву более рассыпчатой и лёгкой для обработки, но в ней хуже удерживаются вода и питательные вещества. Глинистые почвы плохо дренируются, являются сырыми и клейкими, но зато содержат много питательных веществ и не выщелачиваются. Каменистость почвы (наличие крупных частиц) влияет на износ сельскохозяйственных орудий.

Особенностью почвенной среды является иное соотношение составляющих газов по сравнению с атмосферным воздухом. Содержание кислорода в почвенном воздухе меньше на 1–2%, углекислого газа больше в 10–15 раз, чем в атмосфере, что

связано с процессами дыхания корней растений, животных и микроорганизмов почвы и затрудненным газообменом почвенного и атмосферного воздуха.

Свойства почв и их значение для живых организмов трудно переоценить. К свойствам почв относятся: механический состав, влагоемкость, тепловой режим, активная реакция почвы или pH, химический состав, засоленность почв, пористость, содержание гумусного вещества.

Механический состав, т.е. размерность частиц почвы, влияет на проникновение воды в почву, аэрацию. Чем крупнее частицы, тем лучше проникает влага в почву и тем лучше она аэрируется.

От механического состава и структуры почв зависит ее влагоемкость. Вода в почве находится в парообразной, гигроскопической, капиллярной и гравитационной формах. Легкая почва (пески) обладает огромным влагопоглощением, но водоподъемная сила ее крайне низка. Самыми благоприятными условиями аэрации и увлажнения обладают структурированные почвы (зернистые, мелкокомковатые). В отношении термичности почв наиболее теплее известковые и песчаные почвы.

Активная реакция почвы определяется концентрацией водородных ионов. Она обусловлена влиянием климата, материнской породой, растительным покровом. В жарком сухом климате преобладают нейтральные и щелочные почвы, во влажном и холодном – кислые.

Химический состав почв имеет огромное значение в жизни населения почв. Наибольшее значение для растений имеют азот, фосфор, калий и кальций. Широко известны растения нитрофилы, требующие повышенного содержания азота в почве (малина, хмель, многие рудеральные – чистотел, крапива). Многие виды растений являются *кальцефилами* (бук, лиственница), а есть и *кальцефобы* – сфагновые мхи.

Засоление почв является следствием неполного промывания их осадками. В таких почвах преобладает восходящий ток воды, приносящий в верхние горизонты большое количество легкорастворимых солей. На засоленных почвах обитают растения-галофиты. Животные, приспособившиеся к жизни на засоленных почвах, называются *галофилами*.

Типы почв и их распространение подчиняется общей географической зональности. В северных еловых лесах почва развивается в условиях холодного умеренно влажного климата. Здесь формируются таежные подзолы. В листопадных лесах достаточно теплого умеренного климата формируются буроземы. Почвы равнинных тропических дождевых лесов – красноземы. Почвы зоны степей или зоны смешанных прерий – черноземы. В климате пустынь при разреженном растительном покрове формируются сероземы. В условиях холодного и влажного климата распространены болота. Здесь нередко образуются отложения торфа – спрессованных и слабо разложившихся остатков растений, формирующих органическую почву.

В зависимости от типа почв и географической зональности формируются конкретные почвенные биоценозы с различным видовым богатством и биомассой. Это можно продемонстрировать на примере беспозвоночных, населяющих почвы различных климатических зон (табл. 4.1).

Таблица 4.1

**Зоомасса почвенных беспозвоночных в некоторых ландшафтных зонах  
(по: Чернов, 1975)**

Ландшафты	Зоомасса почвенных беспозвоночных (кг/га)
Типичная тундра	90
Северная тайга	100–150
Южная тайга	300–400
Широколиственные леса на серых лесных почвах	600–2000
Лесостепные дубравы	700
Полупустыни	6
Глинистые и каменистые пустыни	2–4

Почва представляет собой тот элемент, который в наземных экосистемах соединяет растения и животных в единый биоценоз. Отметим также, что почва играет роль «санитара» в наземных экосистемах. С одной стороны, эта среда убивает многих микробов, попадающих в нее, поскольку экологические факторы почв для них являются ультралимитирующими. С другой – огромное количество микроорганизмов участвует в разложении умерших животных и растений.

Поэтому для нас очень большой проблемой является проблема сохранения почвенного покрова, к которому человек, порой, столь безрассудно относится (свалки мусора и химических отходов, захоронение ядерных отходов, вырубки лесов). Убивая почву, мы убиваем почвенный биоценоз и нарушаем естественный ход процессов в биосфере.

**Экологические группы почвенных организмов.** Количество организмов в почве огромно. Почвенные микроорганизмы самые разнообразные по составу и биологической деятельности. Это бактерии, актиномицеты, грибы, водоросли и простейшие. Суммарная масса микроорганизмов только в поверхностном горизонте достигает нескольких тонн на гектар. Численность микроорганизмов измеряется сотнями тысяч и миллионами в 1 г почвы. В целом, для планеты масса почвенных микроорганизмов составляет 0,01–0,1% от всей биомассы суши.

Среди почвенных организмов выделяют *геобионтов*, весь цикл развития которых протекает в почвенной среде (дождевые черви), и *геофилов*, часть цикла развития которых проходит в почве (саранчовые, некоторые жуки и т.д.), а также *геоксенов*, находящихся в почве временное укрытие.

Значение организмов для формирования почв весьма существенно. По сути, они сами создают для себя среду обитания – почву. Гумус, как один из существенных элементов почв, не может быть создан без почвенных организмов. Они также принимают участие в разложении органики и рыхлят почву.

В соответствии с размерной классификацией почвенные организмы разделяют на: *микробиоту* – почвенные микроорганизмы, *мезобиоту* – мелкие подвижные животные, *макробиоту* – корни растений, крупные насекомые, роющие позвоночные.

В группу микробиоты включены самые мелкие животные организмы, размер которых менее 0,16 мм. Это одноклеточные простейшие, живущие в воде, заполняющей почвенные поры.

Мезобиота представлена мелкими многоклеточными организмами. Их размер от 0,16 до 81,6 мм. Это самая многочисленная часть почвенных животных. Она представлена ногохвостками, клещами, нематодами, тихоходками, коловратками, мокрицами, энхитреидами, насекомыми, многоножками, пауками, моллюсками, крупными личинками насекомых и дождевыми червями.

К макробиоте (размер более 81,6 мм) относят земноводных и роющих позвоночных животных (змеи, ящерицы, кроты, слепыши, слепушонки, цокоры, мыши).

Почвенные животные заселяют, в основном, верхние (глубиной до 20–40 см) горизонты почвы, в сухих местностях лишь отдельные виды проникают на глубину нескольких метров.

Почвенная фауна – важный фактор почвообразования, влияющий на все свойства почвы, включая ее плодородие. Деятельность почвенной фауны ускоряет гумификацию и минерализацию растительных остатков.

В зависимости от механического состава почвы различают *псаммофитов* и *псаммофилов* – растения и животные, живущие на подвижных сыпучих песках. *Литофиты* и *литофилы* – растения и животные, произрастающие и обитающие на камнях, скалах, в их углублениях и трещинах, на каменистых осыпях и т.д.

Хищники встречаются почти среди всех групп *беспозвоночных*, живущих в почве. Крупные инфузории питаются не только бактериями, но и простейшими животными, например жгутиковыми. Сами инфузории служат кормом для некоторых круглых червей. Хищные клещи нападают на других клещей и мельчайших насекомых.

Многие почвенные животные питаются корнями, клубнями, луковицами растений. Те из них, которые нападают на культурные растения или на лесные насаждения, считаются вредителями, например *майский жук*. Его личинка живет в почве около четырех лет и там же окукливается. В первый год жизни она питается преимущественно корнями травянистых растений. Но, подрастая, личинка начинает питаться корнями деревьев, особенно молодых сосенок, и приносит лесу или лесонасаждениям большой вред. Личинки *жуков-щелкунов*, чернотелок, долгоносиков, пыльцеедов, гусеницы некоторых бабочек, личинки многих мух, цикад и, наконец, корневые тли также питаются корнями различных растений, сильно вредя им. К *почвенным вредителям* относятся некоторые виды клещей и многоножек, голые слизи и чрезвычайно многочисленные микроскопические круглые черви – нематоды. Нематоды проникают из почвы в корешки растений и нарушают их нормальную жизнедеятельность.

В почве встречаются хищники даже из грибов. Мицелий гриба дидимозоофага образует особые ловчие кольца. В них попадают мелкие почвенные черви – нематоды. С помощью специальных ферментов гриб растворяет довольно прочную оболочку червя, вырастает внутрь его тела и начисто его выедает.

Вместе с тем, как уже отмечалось, жизнедеятельность многих почвенных организмов очень полезна. Особенно полезны *дождевые черви*. Они затаскивают в свои норы огромное количество растительных остатков, что способствует образованию перегноя и возвращает в почву вещества, извлеченные из нее кор-

нями растений. В лесных почвах беспозвоночные, особенно *дождевые черви*, перерабатывают более половины всех опавших листьев.

**Адаптивные особенности почвенных организмов.** Почва по своим экологическим факторам значительно отличается от наземно-воздушной среды. В первую очередь, это плотность и отсутствие света. Приспосабливаясь к таким условиям, животные имеют бледный или желтовато-серый цвета, удлинённую гибкую форму. У позвоночных развит относительно «пластичный» скелет, позволяющий им свободно передвигаться по трещинам и пустотам в почве. Животные, живущие в почве, не нуждаются в зрении, поэтому у них органы зрения редуцированы (кроты). Зато органы обоняния и осязания развиты очень тонко. Животные, подобные кроту, имеют хорошо развитые передние конечности для рыхления почвы.

Растения, ведущие подземный образ жизни, не нуждаются в хлорофилле, поэтому их тело белесое. Перемещение в почвах весьма затруднительно, поэтому многие животные приспособлены прорывать себе пути передвижения (кроты, сурки, суслики, тушканчики, мыши, хомяки, полевки, слепыши) или пропускать землю через себя (черви). У роющих животных очень развит крепкий и острый челюстной аппарат.

В почве находится очень много влаги, поэтому адаптация у некоторых животных пошла по пути кожного поглощения кислорода (кольчатые черви).

В почве встречается много микроорганизмов, населяющих пресные воды рек, озёр, ручьёв. Для них почвенной влаги достаточно, чтобы вести активный образ жизни. Приспособлены к такому образу жизни многие микроскопические низшие растения – диатомовые и сине-зелёные водоросли, а также одноклеточные животные и низшие черви.

#### 4.7. Биотическая среда

Для организмов, ведущих паразитический образ жизни, другой организм, на котором они поселяются (хозяин), служит специфической средой обитания. Любой организм в естественных условиях заражен теми или иными паразитами. В процессе эволюции между паразитами и хозяевами возникли достаточно сложные взаимоотношения, приведшие к адаптациям с обеих сторон.

Паразиты делятся на *эктопаразитов*, живущих или питающихся на поверхности тела хозяина (вши, клещи, пиявки, блохи), и *эндопаразитов*, живущих внутри тела хозяина, обитающих в его органах, тканях, клетках или полостях тела (вирусы, бактерии, грибы, гельминты). Паразиты также разделяются на временных и стационарных. Временные паразиты контактируют с хозяином только при принятии пищи (слепни, комары). Стационарные паразиты могут пребывать на теле или в теле хозяина постоянно (вши, чесоточные зудни и т.д.) или периодически – развитие их протекает со сменой хозяина (черви). Паразиты по размерам тела делятся на две большие группы – *микрпаразиты* (бактерии, вирусы, простейшие) и *макропаразиты* (гельминты, насекомые, грибы).

Преимущества паразитизма, как образа жизни, обусловлены обильной пищей, добывать которую и тратить на это энергию не надо. Кроме этого, паразит получает надёжную защиту от неблагоприятных факторов среды, а также

обеспечен устойчивой стабильностью среды обитания. Ему практически ничто и никто не грозит.

**Адаптивные особенности паразитов.** Перечисленные преимущества делают ненужной сложную дифференцировку тела и служат условием высокого потенциала их размножения.

Среда обитания паразитов ограничена как во времени, так и в пространстве. Поэтому основные адаптации направлены на возможность распространения в среде, передачи другому хозяину, синхронизации жизненных циклов с хозяином.

Живые организмы энергично реагируют на воздействия паразитов. Защитные реакции растения-хозяина состоят, прежде всего, в выработке активного иммунитета, т.е. невосприимчивости к заражению паразитами. Отношения между паразитом и хозяином на популяционном и видовом уровнях определённым образом уравновешены. Паразит не может размножаться до такой степени, чтобы привести к вымиранию популяции хозяина и лишиться себя «кормовой базы».

Приспособления к паразитическому образу жизни многочисленны и касаются строения, физиологических особенностей и образа жизни. У эктопаразитов сплюсчивается и укорачивается тело. Кишечные паразиты отличаются удлинённым телом. В пищеварительной системе эктопаразитов-кровососов повышается растяжимость пищеварительного тракта. Железы кровососущих выделяют препятствующий свертыванию крови секрет. У некоторых паразитических червей редуцируются органы пищеварения, т.к. они «купаются» в пищевом бульоне и всасывают пищу всей поверхностью тела.

У паразитов-растений, относящихся к группе голопаразитов, нет хлорофилла (раффлезия). Их вегетативная часть полностью погружена в тело хозяина. Полупаразиты способны к фотосинтезу, но минеральные вещества и воду получают от хозяина (омела). У всех паразитов появляются разнообразные органы прикрепления (крючки, липкие ленты и т.д.), позволяющие им удерживаться на теле хозяина. Невозможность развития вне организма хозяина резко уменьшает шансы на выживание и увеличивает гибель паразитов, поэтому для них характерна высокая плодовитость.

Помимо паразитических существуют и симбиотические отношения. Актиномицеты во рту человека препятствуют проникновению болезнетворных бактерий, флора в пищеварительном тракте способствует пищеварению. Синезеленые водоросли, живущие в теле фораминифер, способствуют их подъёму в более высокие слои в светлое время суток, где много питательных веществ.

#### 4.8. Жизненные формы организмов

Строение и образ жизни организмов находятся в очень тесной связи со средой обитания. Разные организмы распределены по различным местообитаниям отнюдь не беспорядочно. Между организмами и средой существует вполне определённая взаимосвязь. Реакция организмов на длительные и относительно постоянные факторы среды, в которой они обитают, проявляется в сходстве их морфофункционального строения и образа жизни, даже если эти организмы принадлежат к различным ветвям эволюционного дерева и между ними отсутствует какая-либо родственная связь. Экологический статус организмов как бы запечатлевается в них

самых, делая их внешне очень похожими. Например, жизненная форма стеблевых суккулентов, то есть растений, запасующих воду в тканях стебля, представлена двумя разными систематическими группами – кактусами и молочаями. Определённые типы внешнего строения организмов, возникшие как приспособления к экологическим условиям местообитания, называют **жизненными формами**. Формирование жизненных форм указывает на сходные пути адаптации к некоторому ведущему экологическому фактору или комплексу факторов.

Сам термин «жизненная форма» был предложен в 1884 году датским ботаником Эугениусом Вармингом (1841–1924) для морфологически сходных растений. Э. Варминг понимал под этим термином форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей жизни, от семени до отмирания, т.е. в течение всего жизненного цикла. Конкретная жизненная форма каждого растения или животного организма изменяется в его онтогенезе. На разных стадиях онтогенеза один и тот же организм может принимать разные жизненные формы. Однолетние сеянцы ели или дуба ещё не имеют формы вечнозелёного или листопадного дерева, которая свойственна этим видам во взрослом состоянии. Головастики и лягушка также принадлежат разным жизненным формам.

Один и тот же вид в разных условиях может иметь разную жизненную форму. Например, многие древесные породы (дуб, бук, ель, клен и др.) образуют в лесной зоне умеренных широт высокоствольные деревья. В северных участках зоны своего распространения они представлены кустарниковыми и стелющимися формами. Однако следует отметить, что каждый вид животных или растений реагирует на внешние воздействия в рамках своих наследственно закрепленных возможностей. Земляника, например, не станет развесистым деревом даже в самой благоприятной для роста и ветвления обстановке. В ее генотипе просто нет проявления такого фенотипа.

Жизненная форма также является и операционной единицей экологической классификации организмов (не путать с таксономической классификацией), под которой подразумевается группа животных или растений со сходными приспособительными признаками.

Среди приспособлений организмов к условиям среды, возникших в результате эволюции, наиболее наглядными можно считать адаптации, проявляющиеся в особенностях внешнего (морфологического) строения растений и животных. Синонимами понятия жизненная форма (с некоторыми оговорками, в зависимости от того, позиции какого автора придерживаться) можно считать термины **биоморфа**, **экоморфа** и даже **экобиоформа**. Это сходство скрывает глубокие различия внутреннего строения и обмена веществ, которые свидетельствуют о столь же глубоких различиях эволюционной истории организмов, принадлежащих к одной и той же жизненной форме.

Жизненные формы необходимо отличать от экологических групп. Если жизненные формы, как уже говорилось, отражают приспособленность ко всему комплексу экологических факторов среды обитания, то экологические группы отражают приспособленность организмов к отдельным факторам среды.

**Жизненные формы животных.** Жизненная форма животных – группа особей, состоящая из различных видов, имеющих сходные эколого-морфологические и поведенческие признаки приспособления для обитания в одной и той же однотип-

ной среде. Сходные жизненные формы возникли в результате эволюции, происходящей в сходных экологических условиях у систематически разных организмов: например, кенгуру и тушканчики, дельфины и рыбы, птицы и летучие мыши, черви и змеи и т.д. Термин «жизненная форма» для животных стали применять только в XX в., заимствовав его у ботаников. Анализ жизненных форм позволяет судить об особенностях среды обитания и путях адаптаций к ним. Жизненные формы животных выделяются по разным признакам для разных систематических групп. Так, для зверей одними из основных признаков для выделения жизненных форм, помимо среды обитания, считаются способы передвижения (ходьба, бег, прыжки, плавание, ползание). Характерными чертами внешнего строения наземных прыгунов, например, являются длинные задние конечности с сильно развитой мускулатурой бедер, длинный хвост, короткая шея. К ним относятся обычно обитатели открытых пространств: азиатские тушканчики, австралийские кенгуру, африканские прыгунчики и другие прыгающие млекопитающие, живущие на разных континентах.

Жизненные формы птиц различают по типу их местообитания и способу добывания пищи, а у рыб – в основном, по форме тела. Жизненные формы обитателей водоемов также выделяют по типу их местообитаний. Так, в водной толще мелкие организмы образуют планктон (от греч. планктос – блуждающий), то есть совокупность организмов, живущих во взвешенном состоянии и не способных противостоять течениям. Обитатели грунта образуют бентос (от греч. бентос – глубина). К отдельным жизненным формам относятся организмы, живущие у поверхностной пленки воды или на различных твердых субстратах.

Достаточно широко известна классификация жизненных форм животных, предложенная Д.Н. Кашкаровым (1945). В основу ее положен образ жизни животных.

I. Плавающие формы:

- истинно водные;
- полуводные.

II. Роющие формы:

- абсолютные землерои;
- относительные землерои.

III. Наземные формы:

- не делающие норы;
- делающие норы;
- животные скал.

IV. Лазающие по древесным растениям.

V. Воздушные формы.

**Жизненные формы растений.** В основу выделения жизненных форм растений обычно кладут пластичные признаки, такие как форма роста, ритм сезонного развития, степень защищенности от неблагоприятных условий наиболее уязвимых частей тела растения. Не редко это конвергентные признаки, которые развиваются в сходных условиях у представителей разных систематических групп в процессе эволюции. Такие признаки не отражают систематического положения своих обладателей. Жизненная форма растений отражает их приспособленность к пространственному расселению и закреплению на территории, к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания.

У растений жизненная форма зависит, главным образом, от структуры надземных и подземных вегетативных органов растений и связана с ритмом их развития и длительностью жизни.

**Классификация жизненных форм Раункиера** – экологическая классификация растений по критерию расположения почек возобновления или верхушек побегов по отношению к поверхности почвы (снегового покрова) и способа защиты этих почек от неблагоприятного периода. Почка возобновления – это зимующая почка многолетнего растения, из которой после периода покоя развивается побег. Предложена датским ботаником К. Раункиером в 1905 году. Раункиер выделил пять основных групп растений, назвав их жизненными формами (рис. 4.10).



Рис. 4.10. Жизненные формы растений (по: Раункиер, 1907; из: Биологический энциклопедический словарь, 1986): 1 – фанерофиты (1а – тополь, 1б – омела); 2 – хамефиты (2а – брусника, 2б – черника, 2в – барвинок); 3 – гемикриптофиты (3а – одуванчик, 3б – лютик, 3в – кустовой злак, 3г – вербейник обыкновенный); 4 – геофиты (4а – ветреница, корневище растения, 4б – тюльпан, луковичное растение); 5 – терофиты (5а – мак-самосейка). Вверху пунктиром показано высотное расположение зимующих почек возобновления, внизу – соотношение отмирающих (белесые) и перезимовывающих (черные) частей растения

*Фанерофиты* (Ph) – растения, почки возобновления которых, защищенные чешуйками и смолистыми выделениями, расположены высоко над землей. К этой группе относятся деревья и кустарники, лианы и эпифиты (сосна, ель, береза, сирень, смородина, барбарис, омела). Подразделение фанерофитов на подгруппы осуществляется в зависимости от размера (мега-, мезо-, микрофанерофиты), типа почек (с защищенными и открытыми почками) и листопадности (вечнозелёные и листопадные).

*Хамефиты* (Ch) – невысокие (ниже 30 см) растения-кустарнички и полукустарнички. Почки возобновления на зимующих побегах расположены у них на высоте 20–30 см над уровнем почвы (мхи, брусника, черника, голубика). Эти побеги могут лежать на земле. В областях, где зимой поверхность земли покрывается снегом, он закрывает их, а в тёплых областях их частично закрывают отмершие остатки растений. Эта жизненная форма подразделяется на 4 подгруппы: полукустарники, пассивные хамефиты, активные хамефиты и растения-подушки.

*Гемикриптофиты* (H) – травянистые многолетники, у которых основная часть надземных органов отмирает, прикрывая почки возобновления, находящиеся на уровне почвы (земляника, одуванчик). Гемикриптофиты подразделены на 3 подгруппы: протогемикриптофиты, частично розеточные гемикриптофиты и розеточные гемикриптофиты.

*Криптофиты* (K) – растения, у которых почки возобновления и верхушки видоизмененных побегов находятся под землей или в другом субстрате. В этой группе выделены три подгруппы:

- геофиты – зимующие почки скрыты в почве и расположены в луковицах, корневищах и корнях;
- гелофиты – растения прибрежных и болотистых местообитаний с почками возобновления, расположенными ниже дна водоема (стрелолист);
- гидрофиты – водные растения с плавающими или погруженными листьями с почками возобновления, расположенными на дне водоема на многолетних корневищах, или в виде специальных почек (кувшинки, ряска, рдест).

*Терофиты* (Th) – однолетние растения, переживающие сухой или холодный период в виде семян или спор.

Как мы видим, классификация Раункиера отражает приспособленность растений к сезонным изменениям климата. Поэтому для тех местообитаний, где сезоны отсутствуют, классификация неприменима.

И.Г. Серебряков (1962) понимает жизненную форму как своеобразный исторически сложившийся в определенных условиях внешней среды габитус (внешний облик) групп растений, возникающих в онтогенезе в результате роста и развития, как выражение приспособленности к условиям среды. Среди растений, по Серебрякову, выделяются деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники, травянистые поликарпики и травянистые монокарпики (рис. 4.11).

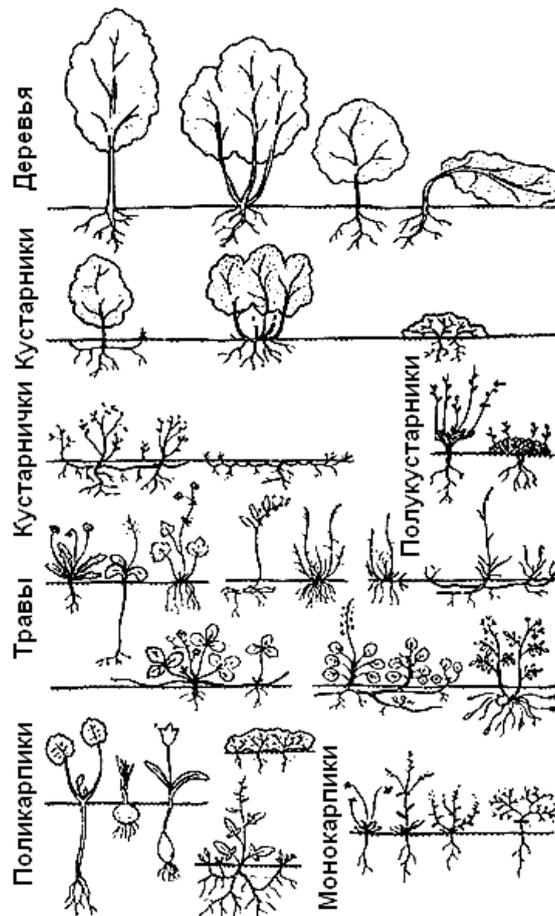


Рис. 4.11. Жизненные формы растений (по: Серебряков, 1962; из: Христофорова, 1999)

*Деревья* – многолетние растения с одним одревесневшим стволом, сохраняющимся на протяжении всей жизни. Деревья – обитатели влажных, частично аридных областей, от экваториального пояса до умеренно холодных зон. В субарктическом и субальпийском климате появляется многостольность. В сухих районах лесостепей развиваются деревья с низкими стволами. Кронеобразующие деревья с лежащими стволами – стланики. Живут деревья от нескольких десятков до тысяч лет.

*Деревья лесного типа* имеют единственный в течение всего онтогенеза ствол (главная ось). Даже в кроне главная ось заметно выделяется по толщине среди боковых ветвей (виды ели, пихты, лиственницы, сосны, дуба, тополя). После рубки или отмирания ствола у многих древесных пород этого типа (секвойя, дуб, бук, вяз, береза) из спящих почек могут вырастать два или несколько вторичных стволов.

*Деревья кустовидного типа* во взрослом состоянии имеют несколько стволов, развивающихся из спящих (или придаточных) почек у основания материнского ствола. Но в отличие от деревьев лесного типа боковые стволы здесь возникают не в результате удаления материнского ствола, а в связи с его естественным старением. Деревья этого типа (ольха серая, рябина обыкновенная, береза извилистая) представляют собой переходные формы от деревьев к кустарникам.

*Деревья лесостепного типа* характеризуются стволом, рано теряющим преобладание в росте над боковыми ветвями. Поэтому крона начинается близ поверхности почвы, а в самой кроне главная ось не выделяется среди сильных боковых ветвей (виды яблони, абрикоса, сливы, айва обыкновенная, клены татарский и приречный).

*Деревья сезонно-суккулентного типа* (например саксаул) – обитатели аридных областей. Листья таких деревьев редуцированы настолько сильно, что они практически лишены листвы. Функции органов ассимиляции у сезонно-суккулентных деревьев выполняют зеленые суккулентные однолетние побеги, опадающие в течение жаркого и сухого лета или осенью.

*Деревья стелящегося типа.* У деревьев-стланцев главный ствол довольно рано прислоняется к земле и укореняется. Способны укореняться и скелетные ветви. Деревья этого типа (сосна кедровая стланиковая, можжевельник туркестанский и др.) распространены в субальпийском поясе гор, близ северных границ леса, а иногда на торфяниках и песках в таежной зоне.

*Кустарники* – это многоосные древесные растения. Главная скелетная ось живет недолго и практически не отличается от боковых осей. Живут повсеместно, но образовалась эта жизненная форма в условиях зимних дождей и сухого, жаркого лета.

Большинство видов кустарников несет полностью одревесневающие удлиненные побеги. Но есть и суккулентно-стеблевые (виды кактусов), а также розеточные виды (кустарниковидные пальмы). Среди кустарников с полностью одревесневающими удлиненными побегами различают прямостоячие (виды лещины, барбариса, розы, сирени, жимолости) и стелющиеся, у которых главная ось и боковые ветви лежачие, укореняющиеся, но приподнимающиеся у верхушки. Такие кустарники (сосна горная стланиковая, ольховник кустарниковый, горные заросли ивняков и кустарниковых видов можжевельника) широко распространены в субальпийских и субарктических областях, образуют криволесье.

В отличие от деревьев длительность жизни надземных скелетных ветвей кустарников в большинстве случаев невелика: 10–20 лет (от 2–3 до 40 лет и более). Высота кустарников от 0,8–1 до 5–6 м, диаметр надземных скелетных осей от 1–2 до 5–8 см.

Кустарники широко распространены от экваториальных областей до холодных полярных зон.

*Кустарнички* – древесные растения, у которых главная ось имеется лишь в начале онтогенеза. Главный стебель существует недолго (3–7 лет) и сменяется боковыми укореняющимися подземными одревесневающими стеблями, которые развиваются из спящих почек. Поэтому во взрослом состоянии кустарнички имеют большое число ветвящихся скелетных осей. Растения этой жизненной

формы имеют низкий рост – от 5–7 до 50–60 см. Формирование этой жизненной формы происходило в условиях умеренно холодных, холодных и высокогорных областей.

Длительность жизни прямостоячих надземных осей у кустарничков обычно не превышает 5–10 лет.

Среди кустарничков преобладают вечнозеленые породы (вереск, брусника, клюква, толокнянка, водяника), но есть и листопадные кустарнички (голубика). В этот тип входят и такие формы как черника – до 10–12 лет она вечнозеленая, а позже становится листопадной. Кустарнички широко распространены в тундре, лесотундре, тайге и высокогорных областях.

*Полукустарники* и *полукустарнички* – полудревесные растения, у которых удлиненные побеги на значительной части их длины ежегодно остаются травянистыми и отмирают. Сохраняются и одревесневают лишь базальные части надземных осей. В отличие от деревьев и кустарников у полукустарников и полукустарничков почки возобновления располагаются только близ поверхности почвы. Обитают они преимущественно в засушливых областях (полынь, астрагал, тмин). К полукустарникам также принято относить многолетние растения (малина, ежевика), побеги которых обычно одревесневают полностью, но живут только два года. В первый год побеги несут листья и почки возобновления, во второй – листья, цветки и плоды. После созревания плодов побеги отмирают, а на смену им вырастают новые побеги, опять-таки с двухлетним жизненным циклом. Полукустарники и полукустарнички относятся к хамефитам. Данная жизненная форма связана с аридными местами обитания.

Среди *трав* выделены две большие группы, включающие по две подгруппы:

- наземные травы (монокарпики и поликарпики);
- водные травы (земноводные, плавающие и подводные).

*Травянистые поликарпики* – это обычные многолетние наземные травы, которые могут цвести много раз. Они многообразные по облику, биологии и экологии. Главная характерная черта – ежегодное отмирание наземных ортотропных (вертикальных) побегов в конце вегетационного периода. Подземные части функционируют как органы возобновления или запасающие. Это шафран, тюльпан, картофель, ландыш, ирис.

- Среди травянистых поликарпиков выделяются:
- стержнекорневые растения (люцерна, одуванчик);
  - кистекорневые (лютик, калужница);
  - короткокорневищные (ветреница, незабудка);
  - дерновищные (ковыли, пушица).

*Травянистые монокарпики* характерны для областей с засушливым климатом, а также сопутствуют полевым культурам в искусственных фитоценозах. Среди однолетних монокарпиков есть длительно вегетирующие (василек) и эфемеры, полупаразиты, паразиты. К монокарпикам относятся все однолетние (гречиха, просо и т.д.), некоторые двулетние (свекла, капуста) и многолетние (бамбук, агава и др.) растения. Живут монокарпики несколько лет, но цветут только один раз, после чего отмирают.

**Контрольные вопросы**

1. Какой биологический процесс мы называем онтогенезом?
2. В чем состоит различие между онтогенезом растений и животных?
3. Что такое жизненный цикл?
4. В чем состоит различие между простым и сложным жизненным циклом?
5. Раскройте суть процесса адаптации.
6. Что такое жизненная форма? Можете ли дать классификацию жизненных форм?
7. Какие основные типы сред жизни вы знаете?
8. Какие экологические группы водных организмов вы знаете?
9. Какие экологические группы наземных организмов вы знаете?
10. Какие экологические группы почвенных организмов вы знаете?

## Раздел 2. ДЕМЭКОЛОГИЯ

### Глава 5. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ, ИХ СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ РАЗВИТИЯ

---

#### 5.1. Общие положения

**В** данной главе мы и перейдем к *популяционной экологии (демэкологии)* – такому разделу общей экологии, который рассматривает вопросы о взаимоотношениях особей как в пределах одного вида, так и между разными видами, динамике их развития и функционирования.

Популяционный подход в экологии, как справедливо отметил А.М. Гиляров (1990), несколько по своему теоретическому и прикладному значению не уступает экосистемному. Важность изучения популяций, формирующих вид, вполне очевидна, поскольку анализ биоценоза, как совокупности различных видов имеет огромное значение для изучения структуры и функционирования экосистем. Особенно важно это при изучении круговорота вещества и энергии в экосистемах. Именно на уровне популяций начинается взаимодействие организмов между собой как в пределах одного вида, так и между разными видами. Взаимодействие же популяционных генетических систем между собой и с окружающей средой определяет ход естественного отбора, а следовательно, определяет то, как менялись на эволюционном отрезке времени целостные экосистемы. Именно на уровне популяций происходят основные адаптации и эволюционные процессы, здесь рождается видовое разнообразие природы, формируются межвидовые и внутривидовые взаимодействия и т.п. Все это делает популяцию базовой операционной единицей экологии.

Занимаясь особями (аутэкология), экология выясняет, как на них влияет абиотическая и биотическая среда и как они сами воздействуют на среду. Занимаясь популяциями, экология решает вопросы о наличии или отсутствии отдельных видов в сообществах, о степени их обилия или редкости, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяций. При исследовании на популяционном уровне возможны два методологических подхода (Бигон и др., 1989). Первый исходит из основных свойств отдельных особей, а уж затем ищет формы сочетания этих свойств, предопределяющие особенности популяции в целом. Второй обращается к свойствам популяции непосредственно, пытаясь увязать эти свойства с параметрами среды, которые определяют пространствен-

но-временную организацию популяций, формирование сообществ как системы взаимодействующих популяций.

С позиций холизма (философия целостности) экосистемы ставятся, как основной объект исследований, на первое место, поскольку экосистема представляет собой самоорганизующуюся целостную систему (*экосистемный подход*). При таком подходе анализируется роль популяции в биоценозе (продуценты, консументы, редуценты). Оценивается полнота биогеохимического круговорота веществ, в котором участвуют популяции. Однако с позиций синэкологического и аутоэкологического редукционизма (см. гл. 1) наибольшее внимание уделяется непосредственно изучению структуры и функционирования популяций, поскольку на этом уровне организации живой материи выводятся основные законы экологии, объясняющие механизмы функционирования и динамики экосистем любого ранга, вплоть до биосферы (*популяционный подход*). Поэтому популяция считается базовой операционной единицей экологии.

Для человека знание законов популяционной динамики имеет одно из первостепенных значений, так как эти законы применимы и к динамике человеческих популяций. Особую важность эти знания приобретают в связи с демографической проблемой, являющейся одним из основных компонентов надвигающейся глобальной экологической катастрофы. Здесь же лежат ответы на вопросы о причинах нашей воинственности, стремления к безудержной экспансии планеты и даже космоса, наших конфликтов с природой. Распространяя законы популяционной динамики на человеческое общество, мы можем прогнозировать (имеется в виду именно научный прогноз, а не предсказание или гадание), что может ожидать нас в будущем (Тихонов, 2002).

## 5.2. Популяция как форма внутривидовой организации

Каждый вид состоит из ряда группировок, обусловленных изменчивостью экологических факторов в пределах ареала вида. Отдавая предпочтение тому или иному местообитанию, обеспечивающему полноценное функционирование организма, в том числе и кормовую базу, отдельные особи в пределах области распространения вида (ареала) формируют внутривидовые группировки, названные популяциями. Эти внутривидовые группировки, определяющие структуру вида, отражают широкий спектр фенотипической изменчивости (В. Иогансен), которая определена действием условий среды обитания. Поэтому такие группировки, конечно же, интересуют не только генетиков и биологов эволюционистов, изучающих микроэволюционные процессы, но и экологов, пытающихся определить причинно-следственные отношения в системе «организм – среда». Исходя из этих положений, вид всегда представлен разными популяциями. В пределах одного вида может быть до нескольких тысяч особей. Распадаясь на популяции, приуроченные к разным биотопам, вид наиболее полно использует экологические условия среды в пределах своего ареала и тем самым обеспечивает себе длительное существование и оптимальное функционирование. Составляющие популяцию особи обмениваются информацией (генетической, биохимической, сигнальной, деятельной и др.). С этих позиций популя-

ция рассматривается не просто как некая совокупность сходных особей, а как целостная организация, связанная единством функциональных взаимосвязей, обеспечивающая, как структурная единица вида, само его существование. Особи, входящие в состав популяции, несмотря на их морфофизиологическое единство, разнокачественны по функциям, выполняемым в популяции. Самцы и самки у животных выполняют разную роль в процессе размножения и последующего ухода за новорожденными, добывания пищи, защиты и др. У многих насекомых взрослые особи и их личинки занимают абсолютно разные экологические ниши и, следовательно, оказывают разное влияние на окружающую среду (Пономарева и др., 2005).

Итак, **популяцию** можно определить как *любую группу организмов одного вида, в которой особи могут обмениваться генетической информацией, занимают определенное экологическое пространство (особи близки по своей экологической нише) и функционируют как неотъемлемая часть вида или биотического сообщества (биоценоза).*

Сам термин «популяция» был введен в 1903 году датским биологом и генетиком **В. Йогансенем** для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». Позднее этот термин приобрел экологическую окраску и им стали обозначать население вида, занимающего определенную территорию с определенными экологическими условиями.

Множество других определений популяции, которые зависят от предметно-объектных научных предпочтений исследователя, так или иначе начинаются словами «Популяция – это сообщество (группа) организмов...», что уже свидетельствует о надорганизменном уровне сферы действия популяционной экологии. Но подходы к изучению популяций могут быть разными, что и диктует определение популяции как внутривидовой группировки.

Так, например, С.С. Шварц (1969) рассматривает популяцию как совокупность особей, представляющих собой единую функциональную систему, которая обладает всеми необходимыми условиями для самостоятельного воспроизводства и существования в течение неограниченно длительного времени и способна как единое целое приспособительно реагировать на изменения внешней среды.

И.А. Шилов (2001) считает популяцию не абстрактной эволюционной единицей, а вполне конкретной совокупностью особей вида, входящих в состав определенного биоценоза. С этих позиций он считает, что популяция – это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей.

А.М. Гиляров (1990) считает, что в определении такой биологической единицы, как популяция, следует подчеркнуть не ее биоценотическое положение, а именно изолированность ее от других популяций того же вида. По его определению, «популяция» – это любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированных в пространстве и во времени от других аналогичных совокупностей того же вида. Как отмечают

многие исследователи, это вполне справедливо. Популяция, представляющая внутривидовую надорганизменную биосистему, тесно связана взаимодействиями с другими биосистемами более низких и более высоких уровней организации живых систем (Пономарева и др., 2005). Она отображает и филогенетические и функционально-энергетические связи между ними.

Причина появления столь многих определений понятия «популяция» связана с ее двойственной ролью в ряду соподчиненных биосистем (рис. 5.1). Во-первых, популяция интересует генетиков, занимающихся проблемами микроэволюции, и, следовательно, служит ареной эволюционных процессов. Во-вторых, популяция, являясь частью биоценоза, выступает как функциональное единство в отношениях других популяций, входящих в биоценоз.

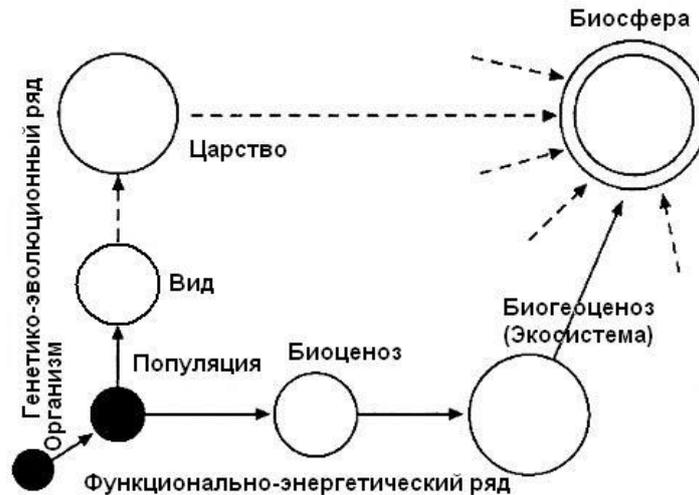


Рис. 5.1. Положение популяции в ряду биосистем биосферы (по: Шилов, 2001, с изменениями)

### 5.3. Свойства популяции

Популяции, как заметил один из пионеров современной популяционной экологии Томас Парк (цит. по: Ю. Одум, 1986), обладают как биологическими свойствами, присущими и отдельному организму, так и групповыми, которые по самой этимологии слова присущи только группе организмов, т.е. популяции.

Как и отдельный организм, популяция обладает **биологическими свойствами**, которые определяют ее жизненный цикл: рост, дифференциация, самоподдержка жизнедеятельности. **Групповые свойства** принадлежат только популяции и никак не могут характеризовать особь. Это те признаки, носителем которых является только популяция (группа), но не особь (организм). К таким свойствам принадлежат плотность, рождаемость, смертность, возрастная и пространственная структуры, биотический потенциал. Немаловажное значение имеют **этологические** (поведенческие) свойства. Популяция обладает и **гене-**

**тическими свойствами**, непосредственно связанными с экологией (генетическая приспособляемость). Это адаптивность, репродуктивная (дарвиновская) приспособляемость и непрерывность (вероятность оставления потомков на протяжении длительного периода времени).

Свойства популяции чрезвычайно важны для функционирования экосистем. Если экосистемы могут существовать относительно обособленно, как отдельные организмы, например экосистемы островов, то популяции в изолированном виде нигде не встречаются. *Популяции – это своего рода функциональные органы экосистем, тесно взаимодействующие друг с другом, обеспечивая тем самым жизнедеятельность экосистемы* (Тихонов, 2002).

К **экологическим свойствам** популяции относится ее взаимодействие с окружающей средой, определяющее ее пространственное размещение и функционирование. К этим свойствам можно отнести и то, что она занимает конкретное место в биоценозе, обеспечивая, таким образом, формирование трофических цепей и сетей.

Для популяции в пространстве характерны такие свойства, как численность популяции, плотность, размеры занимаемого пространства, структура. Это статистические свойства. К динамическим свойствам относятся рождаемость, смертность, скорость роста популяции, регуляция численности, экологические стратегии.

#### 5.4. Классификация популяций

Говоря о популяциях, необходимо отметить большое разнообразие их масштабов. У одного и того же вида в разной среде популяции могут сильно различаться. Эти различия обусловлены:

1) площадью ареала популяции – они могут занимать территорию, сравнимую по площади с материком (популяции песка, краквы) и могут ограничиваться несколькими квадратными метрами (некоторые амфибии и моллюски);

2) количеством особей, образующих популяцию, – популяция может объединять миллионы особей (комары) или всего несколько десятков животных (крупные хищники);

3) количеством микропопуляций – одни популяции представлены множеством микропопуляций, приуроченных к разным биотопам, другие едины в пространственном отношении.

Таким образом, популяции представляют собой весьма разнообразные видовые группировки, количество и особенности которых соответствуют пестроте и условиям местообитания, специфическими свойствами среды и биологии самих животных.

Для классификации разнообразия популяций руководствуются различными принципами.

Н.П. Наумов (1963), выделяя популяционные единицы, использовал ландшафтно-биотопический подход. Согласно ему, наиболее крупные территориальные группировки вида – это подвиды, или географические расы. В пределах ареалов подвидов на территориях с однородными географическими усло-

виями выделяются *географические популяции*, характеризующиеся общностью приспособлений к климату и ландшафту. Географические популяции разделены физическими преградами (реки, течения, горы и т.п.). Именно географические популяции дают основание для возникновения аллопатрических видов.

Географические популяции, в свою очередь, подразделяются на более мелкие популяции, населяющие различные участки среды обитания. К популяциям низшего ранга применяются такие названия, как экологические, биотические, местные, локальные, элементарные. Чем ниже ранг популяции, тем сильнее связь с соседними популяциями, больше степень обмена особями, менее выражены отличительные морфологические и физиологические особенности.

*Экологическая популяция* – совокупность элементарных популяций, внутривидовых группировок, приуроченных к конкретным биоценозам. Для такой популяции характерен, прежде всего, общий ритм биологических циклов, а также характер образа жизни. Обмен генетической информацией между экологическими популяциями происходит достаточно часто.

С.С. Шварц (1969) придерживается иного подхода – историко-генетического. По их мнению, популяции как генетическое единство можно выделять только у видов с половым размножением и перекрестным опылением. При этом обязательным признаком популяции является ее способность к самостоятельному существованию на данной территории в течение неопределенно долгого времени за счет размножения, а не притока особей извне.

По В.Н. Беклемишеву (цит. по: Христофорова, 1999) важно учитывать многообразие взаимодействия организмов со средой. В соответствии с этим подходом популяции выделяются:

1. По способу размножения и степени генетической целостности:
  - популяции с перекрестным оплодотворением;
  - колониальные популяции;
  - популяции, для которых характерно и перекрестное оплодотворение, и размножение, присущее для колониальных организмов. Например, тля, у которой существует и партеногенетическое размножение, при котором женские половые клетки развиваются без оплодотворения, и нормальное половое размножение с оплодотворением.
2. По способу поддержания численности и времени существования:
  - постоянные популяции, возникающие в оптимальных местообитаниях, они способны к самовоспроизведению и не нуждаются в притоке особей извне для поддержания своей численности;
  - временные популяции существуют не только за счет внутреннего потенциала, но и в результате иммиграции особей извне.
3. По способности к самовоспроизведению:
  - независимые популяции – способны воспроизводиться самостоятельно; приток особей в их репродукции не играет существенной роли;
  - полузависимые популяции – могут самовоспроизводиться, но иммиграция особей заметно повышает численность;
  - зависимые – смертность внутри популяции не компенсируется приплодом, без иммиграции особей популяция вымирает;

– псевдопопуляции – совершенно не способны к самовоспроизведению, целиком зависят от притока извне. На о-ве Монерон обитает популяция тепловодного моллюска морское ухо. Они не нерестятся в этих холодных водах. Популяция же поддерживается за счет приноса личинок от берегов Японии с теплым Цусимским течением.

Выделяются также:

– временные, или периодически возникающие популяции, которые формируются за счет выселения особей из постоянных популяций в малоблагоприятные местообитания в периоды резкого возрастания численности постоянных популяций;

– гемипопуляции (полупопуляции) – группировки особей, принадлежащие к отдельным возрастным фазам развития животных, при этом на разных этапах своего возрастного развития (онтогенеза) они имеют резкие различия как морфологические, так и экологические (взрослые донные моллюски и их свободно плавающие пелагические личинки).

Популяции можно также классифицировать по их пространственной и возрастной структуре, по постоянству приуроченности или смене сред обитания и другим экологическим критериям.

По изменению численности популяций можно выделять растущие, стабильные и деградирующие (умирающие) популяции, что важно при определении стратегии сохранения биоразнообразия планеты.

## 5.5. Структурная организация популяций

Если мы даем характеристику состояния популяции на конкретно данное время, то используем *статические показатели*. Это: количество особей в популяции, площадь ареала (пространства, где обитает данная популяция), плотность особей (средняя и в разных частях ареала), характер пространственного распределения особей, численность разных возрастных групп, численность особей разных полов, численность особей по разным размерам, численность здоровых и больных особей. Именно эти важнейшие показатели лежат в основе определения структур популяций.

**Генетическая структура.** С позиций генетики популяция определяется как более или менее изолированная и устойчиво самовоспроизводящаяся группа особей внутри вида, которые связаны между собой обменом генетической информации. Генетические свойства популяции определяются ее генофондом, который включает огромное количество разнообразных генов. Каждый ген может проявиться в нескольких формах, называемых аллелями. Число особей в конкретной популяции, несущих конкретный аллель, определяет частоту встречаемости данного аллеля. Генетическую структуру популяции определяют частоты аллелей и частоты генотипов. Согласно *правилу Харди-Вайнберга* при свободном скрещивании особей и отсутствии в популяции мутационного процесса относительные частоты аллелей и генотипов постоянны. Правило Харди-Вайнберга дает возможность количественно оценить генетическую изменчивость популяции. В каждой данной популяции состав генофонда из поколения в поколе-

ние может постоянно изменяться. Новые сочетания генов образуют уникальные генотипы, выражение которых в фенотипах подвергается действию факторов среды, производящих непрерывный отбор и определяющих, какие гены будут переданы следующему поколению. В ходе естественного отбора адаптивные фенотипы сохраняются, а неадаптивные исчезают, что приводит к формированию генетической реакции всей популяции в целом на изменения факторов среды (стратегия выживания). Только выжившие и оставившие потомство особи, вносят вклад в будущее своего вида.

Генофонды природных популяций характеризуются наследственным разнообразием (генетическая гетерогенность или полиморфизм), генетическим единством, динамическим равновесием доли особей с разными генотипами. Наследственное разнообразие заключается в присутствии в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Генетическое единство популяции обуславливается достаточным уровнем скрещивания. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является весь генофонд популяций. Генетическое единство проявляется также в общей для популяции генетической реализации при изменении условий существования, что обуславливает как выживание вида, так и образование новых видов.

**Половая структура** популяции определяется соотношением численности половых групп, их ролью в популяции, а также возрастом и условиями половозрелости. Половая структура влияет на динамику численности популяции и поддержание ее жизнедеятельности. Соотношение полов зависит, прежде всего, от биологии вида и сильно различается у моногамных (самец за сезон спаривается с одной самкой) и полигамных животных. Для первых (например журавли, лебеди) нормой является соотношение полов 1:1. Для вторых (например морские котики, павианы) типично явное преобладание самок. Среди моногамных животных имеются «резервные» самцы (репродуктивный резерв). Это половозрелые, но еще не размножающиеся животные (Христофорова, 1999).

Среди животных распространены неравномерность гибели разных полов и неодинаковая степень их выживаемости. Как правило, более жизнеспособными являются самки. В молодом возрасте самки и самцы различаются поведением. Самцы обычно более подвижны, менее привязаны к убежищам, поэтому чаще становятся жертвами хищников и непогоды. При неблагоприятных условиях, когда популяция находится в депрессии, выживаемость самок резко возрастает и процент женских особей сильно превышает норму. Это явление имеет важное адаптивное значение, поскольку именно от самок зависит восстановление подорванной популяции. Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть очень сильно выражены. Так, самцы комаров питаются нектаром растений и слизывают росу, а самки являются кровососущими. Но даже если образ жизни самцов и самок сходен они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивостью к климатическим изменениям, голоданию и т.д. (Христофорова, 1999).

**Возрастная структура популяций.** В каждом возрасте требование особей к среде и устойчивость к отдельным факторам сильно различаются. На ранних стадиях особи более чувствительны к неблагоприятным факторам, а в зрелом возрасте они выносливее. Кроме того, на разных стадиях жизненного цикла могут происходить смены сред обитания, типов адаптаций, характера передвижения, общей активности. Часто возрастные экологические различия в пределах вида выражены значительно сильнее, чем различия между видами (Христофорова, 1999). Сидящие на морском дне моллюски и морские ежи и их пелагические личинки, травяные лягушки на суше и их головастики в водоемах, гусеницы и бабочки – это всего лишь разные стадии онтогенеза одних и тех же видов.

Возрастная структура у многих видов отличается большой сложностью (Христофорова, 1999). Так, в популяциях растений выделяют четыре возрастные фазы:

1) латентный период – фаза первичного покоя. В эту группу входят семена, плоды и другие зачатки растений;

2) виргинильный (девственный или юношеский) период, охватывающий группу растений в период от прорастания зачатков до образования генеративных органов;

3) генеративный период – фаза размножения семенами или другими разносимыми зачатками, т.е. время полового размножения;

4) сенильный (старческий) период, к которому принадлежат особи, закончившие половое размножение и способные только вегетировать.

На каждом возрастном этапе особи растений характеризуются определенными отношениями со средой (различия в питании, строении и размерах вегетативного тела, протекании биохимических процессов).

Среди животных различают следующие возрастные группы: 1) новорожденные (до момента прозревания); 2) молодые – не достигшие половой зрелости; 3) полувзрослые – особи близкие к половой зрелости; 4) взрослые – половозрелые животные; 5) старые – переставшие размножаться, но играющие роль в жизни популяций, охраняя и воспитывая молодняк.

У долгоживущих и размножающихся многократно видов возникает относительно устойчивая структура популяции с длительным существованием различных поколений. У видов с непродолжительным периодом взрослого состояния ежегодно сменяется значительная часть популяции. Численность такой популяции неустойчива и может резко различаться в отдельные годы, а возрастная структура популяции сильно варьирует (полевка-экономка).

Возрастной состав популяции определяется несколькими причинами, среди которых можно указать на время достижения половой зрелости, общую продолжительность жизни, длительность периода размножения, продолжительность жизни поколения, частоту приплода, смертность, тип динамики численности.

Возрастная структура популяции является весьма неустойчивой характеристикой, но, тем не менее, она играет важную роль при определении стабильного функционирования популяций и прогноза ее развития.

Соотношение возрастных групп в популяции характеризует ее способность к размножению и выживанию и согласуется с показателями рождаемости

и смертности. *Кривая выживания* отражает уровень смертности в различных возрастных группах (рис. 5.2).

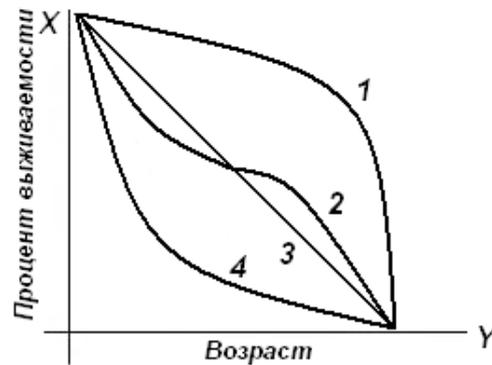


Рис. 5.2. Типы кривых выживания. Ось Y отражает число выживших особей в %, ось X – возраст: 1 – долгоживущие популяции с низкой смертностью в раннем возрасте (крупные млекопитающие), 2 – ступенчатая кривая (выживание меняется при переходе от одной возрастной группы к другой), 3 – смертность для всех групп одна и та же (птицы и пресмыкающиеся), 4 – смертность очень высока на ранних стадиях онтогенеза (многие растения, беспозвоночные, рыбы) (по: Одум, 1986)

Выпуклая кривая 1 характеризует относительно низкую смертность на протяжении почти всего жизненного цикла популяции. К концу жизненного цикла смертность значительно возрастает. Такая кривая характерна для популяций, в которых основной акцент при размножении делается не на количество новорожденных особей, а на повышенную заботу о молодом поколении. Такого рода кривая характерна для многих высших животных, а также и для человека.

Ступенчатая кривая 2, характерная для видов, у которых смертность меняется на разных стадиях жизненного цикла. Примером могут служить некоторые виды насекомых, жизненный цикл которых проходит последовательно через несколько стадий: яйцо, личинка, куколка, взрослое насекомое.

Кривая 3 показывает равномерное распределение всех возрастных групп. Это те популяции, у которых регулярно определенное число особей переходит из самых младших групп в старшие, а рождаемость равна смертности. Иными словами, коэффициент смертности у таких популяций остается постоянным на протяжении всей жизни.

Вогнутая кривая 4 характеризует повышенную смертность на ранних стадиях жизненного цикла, которая снижается, когда особи «входят в силу», достигая определенного возраста. Такие кривые типичны для низших организмов и растений. Примером могут служить некоторые виды насекомых, жизненный цикл которых проходит последовательно через несколько стадий: яйцо, личинка, куколка, взрослое насекомое.

Изучение типов кривых выживания представляет большой интерес для эколога. Оно позволяет судить о том, в каком возрасте тот или иной вид наиболее уязвим. Если действие причин, способных резко изменить рождаемость или смертность, приходится на наиболее уязвимую стадию в онтогенезе, то их влияние на последующее развитие популяции будет наибольшим. Наибольшей жизнеспособностью и стабильностью отличаются популяции, в которых возрастная структура более выровнена.

**Пространственная структура популяций.** Каждая территория или акватория может прокормить лишь определенное число особей. Однако полнота использования ресурсов зависит не только от общей численности особей популяции, но и от их размещения в пространстве. Это хорошо видно на примере растений, «жизненная территория» которых не может быть меньше некоторой предельной величины (злаки – 25–30 см<sup>2</sup>). Перехватывая корнями питательные вещества и воду, выделяя активные вещества, каждое растение распространяет свое влияние на определенную территорию. Следовательно, оптимальным для популяции является такой интервал между соседними особями, при котором они не влияют отрицательно друг на друга. Поэтому плотность популяции играет большую роль в определении характера пространственной структуры.

Под *плотностью популяций* понимают величину популяции (численность) или ее биомассу, отнесенную к единице пространства (например 1 м<sup>2</sup>, 1 га, 1 л и др.). Очень важно различать *среднюю плотность* (плотность, отнесенная ко всему занимаемому пространству) и *удельную плотность* (экологическая плотность), подсчитанную на определенную единицу пространства, занимаемого популяцией.

В природе возможны три основных типа распределения особей в популяциях – равномерное (регулярное), случайное и групповое (агрегированное) (рис. 5.3).

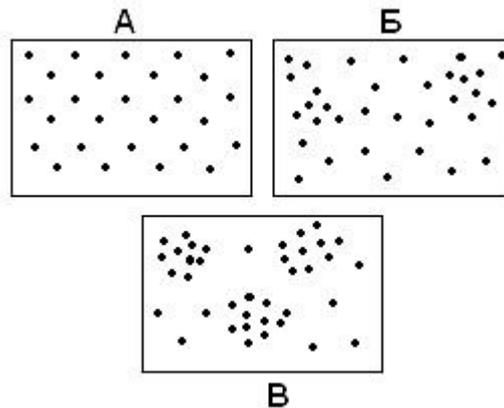


Рис. 5.3. Три возможных типа пространственного размещения особей в популяциях: А – равномерное (регулярное), Б – случайное (диффузное), В – групповое (мозаичное, агрегационное) (по: Одум, 1986)

*Случайное* распределение наблюдается тогда, когда среда очень однородна и на популяцию воздействует одновременно множество достаточно слабых факторов среды. Сами организмы не стремятся объединиться в группы. В природе такое распределение крайне редкое (некоторые сидячие беспозвоночные).

*Равномерное* распределение встречается там, где между особями существует сильная конкуренция. Такой тип распределения широко представлен среди растений и животных.

*Групповое* распределение свойственно тем пространствам, в которых неравномерно используются ресурсы среды, т.е. только часть ресурсов вовлекается в «жизненный оборот». Такой тип распространен у высших животных (многие позвоночные, насекомые). Группы в ценопопуляциях высших растений (так называются растительные популяции) обусловлены характером распространения семян, особенностями роста побегов, а также неоднородностью среды.

Групповое распределение, наиболее часто встречающееся в природе, обусловлено:

- локальными различиями в местообитании;
- суточными и сезонными изменениями погодных условий;
- особенностями процесса размножения;
- социальными привлечениями (у высших животных).

Агрегации, возникающие при групповом распределении, усиливают конкуренцию между особями за ресурсы среды. Степень агрегации, как и общая плотность, при которой наблюдается оптимальный рост и выживание популяции, варьирует у разных видов и в разных условиях. Поэтому как «недонаселенность» (или отсутствие агрегаций), так и перенаселенность могут оказать лимитирующее влияние, что и составляет содержание *принципа Олли*.

Равномерное и упорядоченное распределение особей на занимаемой территории в природе встречается редко. В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, т.е. позволяющим наиболее эффективно использовать имеющиеся ресурсы среды.

У подвижных животных имеются разнообразные способы упорядочивания распределения в пространстве. Эти животные делятся на две основные группы – оседлых и кочевых. При оседлом существовании животные в течение всей или большей части жизни используют довольно ограниченный участок среды. Оседлый образ жизни таит в себе угрозу быстрого истощения ресурсов, поэтому у оседлых животных выработались приспособления, которые обеспечивают разграничения мест обитания отдельных особей или других внутривидовых группировок.

У оседлых видов пространственная структура популяции может быть диффузной, мозаичной, пульсирующей или циклической (Христофорова, 1999).

В популяциях *диффузного типа* животные в пространстве распределены дисперсно, не образуя обособленных поселений. Этот тип структуры характерен для мелких млекопитающих открытых пространств (пустынь, степей).

*Мозаичный тип* размещения возникает тогда, когда пригодные для заселения места распределены в пространстве резко неравномерно (колонии кротов встречаются на луговинах и опушках леса).

*Пульсирующий тип* характерен для популяций с резким колебанием численности. В годы депрессий популяция состоит из обособленных поселений, в годы подъема – занимает всю пригодную территорию.

*Циклический тип* пространственной структуры характерен для оседлых животных, попеременно использующих разные участки в течение года. Например, лемминги зимуют на сухих прибрежных возвышенностях, а летом переселяются на разнотравно-злаково-лишайниково-вые участки.

Циклический тип освоения территории оседлыми животными сходен с использованием ресурсов кочевыми популяциями. Наиболее заметно кочевничество у тех млекопитающих, образ жизни которых требует обширных пространств, – слонов, медведей, копытных и т.д.

Как видно, пространственная структура популяций очень динамична. Она подвержена сезонным и другим адаптивным перестройкам. Однако масштабы возможных изменений и тип использования территории определяется биологическими особенностями вида.

*Этологическая структура популяций животных.* Закономерности поведения животных, образ их жизни изучает наука этология. Формы совместного сосуществования в популяции чрезвычайно различны.

При одиночном образе жизни особи популяции независимы и обособлены друг от друга. Однако такое поведение характерно для многих видов лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Они часто образуют временные агрегации в местах зимовок, в период, предшествующий оплодотворению.

При семейном образе жизни усиливается связь между родителями и потомством. Например, у птиц забота о птенцах продолжается до поднятия их на крыло; у некоторых млекопитающих детеныши воспитываются в семейных группах в течение нескольких лет.

Семья у животных основана на половом инстинкте и необходимости совместной заботы о потомстве, на территориальной общности. Своеобразной семьей является львиный прайд. Основу прайда составляют львицы, они охотятся, выращивают львят. В прайд входят несколько львиц и их детеныши, 2–3 молодых самца и обязательно доминирующий самец. Он не всегда самый крупный или самый сильный, но другие самцы признают его главенство, а он терпит их присутствие. Состарившихся и больных львов прайд не защищает, а изгоняет.

Внутривидовые группировки у животных представлены стаями, стадами, колониями и гаремами. Абиотические условия в большинстве случаев одинаково действуют как на одиночную особь, так и на группу. Иначе влияют на индивида и группу индивидов биотические факторы (по: Христофорова, 1999).

*Стаи* – подвижные, обычно временные объединения. Скопления животных часто связаны с местами изобилия пищи или достаточно надежными убежищами.

*Стада* – более длительные и постоянные объединения животных. Они включают особей одного вида, которые сохраняют какое-либо время близость друг к другу, сходно себя ведут, нередко характеризуются одинаковым ритмом активности. Основой группового поведения в стадах являются взаимоотношения доминирования – подчинения (рис. 5.4).



Рис. 5.4. Стадо слонов в африканских саваннах (из: [www.ecosystema.ru](http://www.ecosystema.ru))

Для стад и стай хорошо выражена внутренняя структурированность, подчиняющаяся задачам регуляции взаимного расположения в пространстве и высокой степени синхронизации действий особей в группе. В этологии разработано представление о дистанциях, активно поддерживаемых особями в составе стад или стай (Шилов, 2001). Выделено два типа таких дистанций – индивидуальная и социальная.

При индивидуальной дистанции особи соблюдают определенное расстояние по отношению друг к другу. Под социальной дистанцией подразумевается то максимальное расстояние, на которое особь может удалиться от группы. Взаимодействие этих двух типов дистанций (приближения и удаления) формирует «жизненное пространство» особей в стаде.

Форма построения стай у птиц и формирование жизненного пространства улучшают аэродинамические условия полета.

*Колонии* – это групповое поселение оседлых животных. Они могут быть длительными, или возникать лишь на период размножения (птицы – чайки, гагары и др.).

*Гарем* – небольшая устойчивая группа размножающихся полигамных животных (серый тюлень, морской котик, кашалот).

## 5.6. Популяции во времени

В популяциях большинства видов животных и растений численность более или менее постоянна, но у некоторых видов она подвержена значительным колебаниям, иногда весьма регулярным, например у полевок, леммингов, рыб,

некоторых насекомых (божья коровка, саранча). Поэтому эколога в большей мере интересуют не статические характеристики популяции, т.е. характеристики в конкретный момент времени, а изменение популяций за какой-то промежуток времени – ее динамика. Динамика популяции подчиняется конкретным закономерностям, что позволяет строить прогностические модели, имеющие огромное значение при решении задач сохранения биоразнообразия планеты. Анализ этих закономерностей лежит в основе моделирования характера и степени устойчивости экосистем, зависимости поведения экосистем в условиях экологических кризисов, в том числе и антропогенных.

**Динамические характеристики популяции.** Динамические характеристики популяций связаны с понятием скорости, т.е. с какой скоростью происходят все изменения в популяции. Эти характеристики всегда строятся по конкретным изменениям, которые произошли в статических структурах. К динамическим характеристикам относятся *рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста популяции, продолжительность жизни и кривые выживания.*

Изменение численности популяции во времени определяется соотношением показателей рождаемости и смертности особей, а также их иммиграцией и эмиграцией. В этом случае поведение популяции во времени можно записать как:

$$N = (N_{\text{род.}} + N_{\text{имм.}}) - (N_{\text{ум.}} + N_{\text{эм.}}),$$

где  $N$  – изменение численности популяции,  
 $N_{\text{род.}}$  – число родившихся особей,  
 $N_{\text{имм.}}$  – число иммигрантов,  
 $N_{\text{ум.}}$  – число умерших особей,  
 $N_{\text{эм.}}$  – число эмигрантов.

В обычных формализованных моделях иммигранты и эмигранты не учитываются из-за незначительности.

**Рождаемость** – способность популяции к увеличению численности (как функция времени). Рождаемость выражается в числе особей, появившихся за время наблюдения. *Максимальная рождаемость* – это тот теоретический максимум скорости образования новых особей, который возможен в идеальных условиях при отсутствии лимитирующих факторов (возможно только физиологическое сдерживание). Эта величина является неким теоретическим неизменяемым абсолютном для данной популяции. *Экологическая* или *реализованная рождаемость* – это увеличение особей в популяции при фактических условиях среды. Эта величина очень сильно варьирует в зависимости от возрастной и размерной структуры популяции, а также от разнообразных физических условий среды.

Максимальная или экологическая рождаемость выражается числом родившихся особей в популяции за интервал времени между первым и вторым наблюдениями:

$$(N_1 - N_0) / (t_1 - t_0)$$

или в дифференциальной форме:

$$dN / dt.$$

Если мы обратимся к *удельной рождаемости*, которая является чрезвычайно важным показателем роста популяции, то экологическую или максимальную рождаемость отнести к числу особей в популяции (при первом измерении численности):

$$(N_1 - N_0) / (t_1 - t_0) \cdot N_0.$$

или в дифференциальной форме:

$$dN / dt \cdot N_0.$$

Поскольку реализованная рождаемость весьма переменная величина, зависящая от интенсивности размножения, то при анализе роста численности популяции отрезок времени, за который проводят подсчет численности, стараются сделать как можно короче. Рождаемость может быть только положительной величиной или равной нулю.

Если величина  $dt$  стремится к нулю, то скорость изменения численности популяции примет вид:

$$b = dN / dt \cdot N_0,$$

где  $b$  – мгновенная удельная рождаемость.

**Смертность** – это антитеза рождаемости. Смертность выражается числом особей  $dN$ , погибших за время наблюдения  $dt$ . *Минимальная смертность* возможна при идеальных условиях среды, когда популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. Это постоянная величина, которая контролируется только репродукционной потенцией организмов. По аналогии с рождаемостью различают *также и экологическую (реальную) смертность*. *Максимальная смертность* достигается при сильном действии лимитирующих факторов. Это изменчивая величина. Но даже в идеальных условиях гибель наступает от старости (физиологическая гибель).

Если отнести величину смертности к числу особей в популяции при начальном измерении ( $N_0$ ) и значении  $t$ , стремящемуся к нулю, то мы получим мгновенную удельную смертность, обозначаемую как  $d$ :

$$d = dN / dt \cdot N_0.$$

Смертность, как и рождаемость, может быть только положительной величиной или равной нулю. Последнее значение может быть только при коротких временных интервалах.

*Скорость изменений в популяции определяется как разность между рождаемостью и смертностью.*

Обычно в анализе скорости роста популяций используется разность между мгновенной удельной рождаемостью и мгновенной удельной смертностью:

$$r = b - d.$$

В этом случае величина  $r$  называется **мгновенной удельной скоростью роста популяции**. Само же уравнение является *основным уравнением динамики популяций*.

Если мы берем разность между неудельными рождаемостью и смертностью, то  $r$  – **мгновенная скорость роста популяции**.

Из уравнения  $r = b - d$  следуют три очевидных варианта ответов (нулевой, положительный, отрицательный):

– если  $b = d$ , то скорость роста равна нулю и популяция находится в стабильном состоянии;

– если  $b > d$ , то популяция увеличивает свою численность (рост популяции);

– если  $b < d$ , то численность популяции падает.

Как правило, на небольших временных отрезках  $b \neq d$ .

Мгновенную скорость роста популяции нельзя измерить непосредственно, ее можно только вычислить, проведя измерения численности популяции на определенном отрезке времени.

**Биотический потенциал и сопротивление среды.** Любая популяция теоретически способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы среды. В условиях нелимитированной среды микроскопические одноклеточные диатомовые водоросли покрыли бы весь земной шар пленкой в 35 см всего за несколько часов. Однако этого не происходит, поскольку среда оказывает сопротивление, и реализованная численность всегда будет во много раз меньше гипотетической.

В случае неограниченного роста популяции изменение ее численности будет определяться **биотическим потенциалом**. Термин «биотический потенциал» введен в экологию известным американским ученым Р. Чепменом (1928) и является условным показателем скорости роста популяций при отсутствии лимитирующих факторов среды. Он определяется теоретическим максимумом потомков от одной пары организмов (при половом размножении) либо количеством дочерних организмов (при делении) за единицу времени (сутки, год, жизненный цикл). По определению Чепмена, биотический потенциал – максимальное репродуктивное усилие. В такой трактовке термин имеет весьма общий характер и разные исследователи вкладывают в него разный смысл.

Л. Бирч (1940) предложил для количественного выражения биотического потенциала использовать максимальную мгновенную скорость роста популяции, поскольку она лучше всего объясняет способность животных к увеличению численности в нелимитированной среде.

Скорость роста популяции в нелимитированной среде зависит от возрастной структуры и удельной скорости роста, обусловленных вкладом в размножение различных составляющих популяцию возрастных групп. В связи с этим, показатели скорости роста для каждого вида организмов могут быть различными в зависимости от структуры популяций. Если устанавливается стационарное и стабильное возрастное распределение, удельную скорость называют **внутренней скоростью естественного роста** ( $r_{max}$ ). Максимальное значение  $r$  называют **репродуктивным (биотическим) потенциалом**. Разница между биотическим потенциалом и реальным значением скорости роста популяции называется **сопротивлением среды**. Сопротивление среды показывает сумму всех экологических факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала (рис. 5.5).



Рис. 5.5. Определение равновесного состояния численности популяции, зависящего от соотношения факторов, увеличивающих или снижающих ее численность (по: Небел, 1993; из: Пономарева и др., 2005)

Отношение между биологическим потенциалом ( $BP$ ) и сопротивлением среды ( $RE$ ) определяется индексом Чепмена ( $I_{срм}$ ):

$$I_{срм} = BP / RE.$$

Значительный интерес в статистическом анализе популяций связан не столько со смертностью, сколько с возможностью популяции выжить в неблагоприятных условиях. В этих целях используется *индекс выживаемости* (Ю. Одум, 1986), определяемый как  $I - M$ , где  $M$  – удельная смертность.

Способность к выживанию выражается в противодействии популяции действию лимитирующих факторов и обеспечивается высокими темпами размножения. Однако безграничное размножение может отрицательно сказаться на жизнедеятельности. Ведь стремительный рост приведет к истощению ресурсов среды, усилению конкуренции за пищу, нехватке последней и др. Поэтому популяция имеет возможность внутренней регуляции численности.

**Физиологическая и экологическая продолжительность жизни.**

Продолжительность жизни организма – понятие простое. Это время, которое протекает между рождением и смертью организма. Смерть весьма многолика. Это и смерть, связанная со старостью, смерть от несчастного случая,

смерть от хищника, болезни. В последних случаях жизнь может прекратиться на самых ранних периодах онтогенеза. Поэтому средняя продолжительность жизни (реальная, экологическая) особей в популяции никогда не будет соответствовать максимальной физиологически возможной для данной популяции. Каждый организм в природе стремится к наиболее продолжительному своему существованию. И каждый вид обладает некоторой максимально возможной продолжительностью жизни. Однако в природе до такого возраста доживает очень малая доля организмов (Гиляров, 1990). По существующим оценкам максимальная продолжительность жизни колеблется в очень широком диапазоне – от нескольких десятков минут (бактерии) и нескольких часов (одноклеточные водоросли) до тысячи и даже нескольких тысяч лет (некоторые древесные растения: секвойя, баобаб, сосна, дуб, кедр, кипарис). Обычно продолжительность жизни крупных животных и растений значительно больше, чем мелких (Гиляров, 1990).

Из этого правила есть исключения в пределах разных групп организмов. Например, ворон живет несколько сотен лет, что намного больше по сравнению с другими птицами. Из мелких млекопитающих выпадают рукокрылые, которые живут намного больше, чем их собратья.

Вероятно, максимальная продолжительность жизни человека может приближаться к 150 годам. На самом же деле к 90–100 годам доживают очень немногие. Несоответствие физиологически возможной и реальной продолжительностью жизни обусловлено разными причинами (хищники и их жертвы, болезни, нехватка ресурсов среды, в том числе пространственных и пищевых, действие опасных экологических факторов – например загрязнение среды, стихийные и катастрофические природные процессы).

Если говорить о продолжительности жизни популяции, то она всецело будет зависеть от возможности размножения ее членов. И здесь, как раз, очень важна ее возрастная структура, особенно состояние той группы, которая принадлежит к репродукционной. Немаловажное значение имеет продолжительность и соотношение численности предрепродукционного (ювенильного), репродукционного и пострепродукционного периодов. Продолжительность этих периодов у разных видов весьма различна. Ювенильный период может быть весьма растянутым, как это бывает у насекомых. Риск погибнуть во время этого периода очень высок. Поэтому состояние репродукционного периода будет зависеть от защищенности особей ювенильного периода и обеспечения их жизнедеятельности. Самым ярким примером в этом отношении могут служить поденки, взрослые формы которых живут не более нескольких часов (время и энергия тратятся только на размножение), в то время как продолжительность жизни их личиночных стадий составляет год и даже более. Некоторые цикады проводят на стадии личинки целых 17 лет в почве, а их взрослые формы, готовые к размножению, живут на открытом воздухе всего несколько недель.

Конечно же, плодовитость является той основой, которая будет определять облик популяции и ее биологию. Одни виды (обычно живородящие) имеют очень низкую плодовитость (всего несколько особей). Другие отличаются весьма высокой плодовитостью. Так, например, насекомые делают кладку в несколько сот яиц, а многие рыбы (сельдь, треска) выбрасывают миллионы икри-

нок. Паразитические черви фактически представляют собой мощные репродуктивные машины, откладывая на протяжении жизни сотни миллионов яиц. Такая огромная плодовитость свойственна тем видам, которые не проявляют никакой заботы о потомстве. Поэтому оно становится жертвой других видов или мелких паразитов, либо погибает от неблагоприятных факторов среды.

В связи с этим вопрос о продолжительности жизни популяции не так прост. В этом отношении необходимо рассмотреть вопросы, касающиеся роста численности популяций.

**Модели роста численности популяций.** Как уже говорилось выше, любая популяция организмов способна неограниченно увеличивать свою численность в нелимитированной среде. В этом случае процесс должен быть сколько угодно долгим и постоянно текущим. Масштабы такого процесса всецело будут зависеть от скорости размножения, свойственной конкретному виду. Возможны несколько моделей роста популяции.

**Экспоненциальная модель роста численности популяции.** Рассмотрим пример роста численности одноклеточных организмов, например микроскопических диатомовых водорослей. Эти организмы делятся раз в три часа. Тогда через 3 часа у нас будет две особи, через 6 часов – 4, через 9 – 8, через 12 – 16 и т.д. Если скорость прироста будет постоянной, то рост численности популяции можно описать экспоненциальным законом:  $y = e^x$  (рис. 5.6).

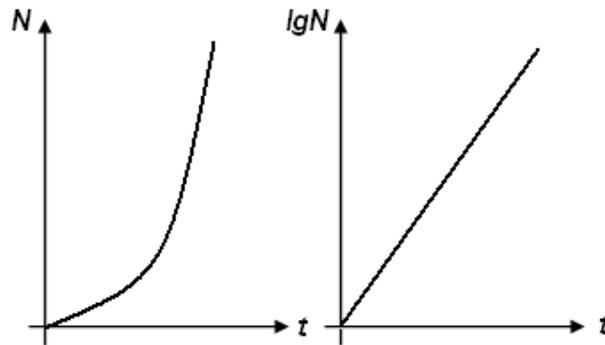


Рис. 5.6. Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточных диатомей в весенний репродукционный период (слева – арифметическая шкала, справа – логарифмическая)

В нашем случае уравнение, описывающее рост популяции диатомей, будет выглядеть так:

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

где  $N_t$  – численность популяции в момент времени  $t$ ;  
 $N_0$  – численность популяции в начальный момент  $t$ ;  
 $e$  – основание натуральных логарифмов (2,7182),  
 $r$  – показатель темпа роста популяции или коэффициент мгновенного роста популяции при  $t \rightarrow 0$ .

Уравнение экспоненциального роста численности популяции в логарифмической форме имеет вид:

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt.$$

Рост численности популяции по экспоненциальной кривой происходит в нелимитированной среде только при  $r = \text{const}$ .

Мы приводили формулу мгновенной удельной скорости роста популяции:

$$r = dN / dt \cdot N_0.$$

Это же выражение можно записать и как:

$$dN / dt = rN_0.$$

Из этой формулы вытекает, что скорость роста численности популяции пропорциональна самой численности.

Экспоненциальная кривая (кривая такого роста имеет **J-образную форму**) описывает оптимальный рост популяции в оптимальных нелимитирующих условиях, когда  $r = \text{const}$ , сохраняет свою стабильность на сравнительно длительных интервалах времени. В природе такие процессы известны. Но они возможны в течение непродолжительного времени. Вспомним рост численности кроликов в Австралии, рост численности диатомей в репродуктивный период. По этой модели происходит и рост численности человечества, особенно с середины XX века.

**Логистическая модель роста численности популяций.** Первоначальный экспоненциальный рост в исходных благоприятных условиях бесконечно продолжаться не может и постепенно замедляется. Вспомним микроорганизмы, увеличение численности которых происходит путем деления клетки в геометрической прогрессии. Если какая-нибудь бактерия в благоприятной среде будет делиться каждые 20 минут, то при сохранении таких темпов деления, по подсчетам А.М. Гилярова (1990), потомство одной бактерии через 36 часов покроет весь земной шар слоем в 30 см. В природе же такую ситуацию мы не наблюдаем. Причиной этому может быть нехватка жизненного пространства, пищевых ресурсов и жесткое усиление конкуренции, а также накопление токсичных продуктов метаболизма.

Влияет на рост и сама растущая популяция, поскольку включаются механизмы регуляции истощения пищевых ресурсов и репродукционных процессов. Лабораторные опыты с крысами показали, что по достижении определенной плотности популяции плодовитость животных резко снижается даже при избытке пищи. Возникают гормональные сдвиги, влияющие на половое поведение; чаще встречается бесплодие, поедание детенышей родителями. Резко ослабевает родительская забота о потомстве, поэтому детеныши раньше покидают родительское гнездо. В результате этого снижается вероятность их выживания. Усиливается агрессивность животных и конкуренция (Николайкин и др., 2003).

С увеличением плотности скорость роста популяции постепенно снижается до нуля, и кривая выходит на некоторый стабильный уровень (график образует плато). Кривая такого роста (рис. 5.7) имеет **S-образную форму**. Она характерна, например, для роста численности дрожжевых бактерий. Фактором,

ограничивающим их рост, является накопление спирта. При массовой вспышке развития микропланктона (радиолярии, диатомеи), даже если условия среды благоприятны, нехватка кремния в воде снижает способность строить скелетные образования. На рост численности, в которой значительную (возможно, даже главную) роль играет пространство, также влияет перенаселенность.

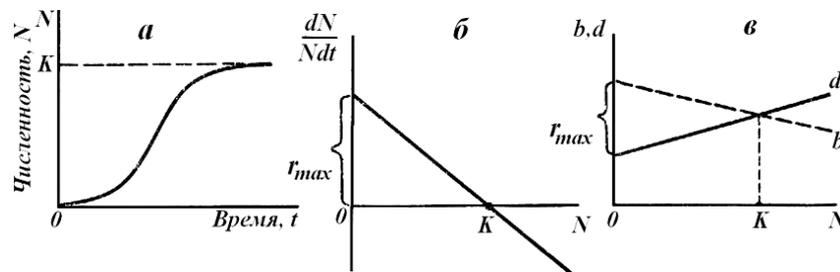


Рис. 5.7. Логистическая модель роста популяции: а – кривая роста численности (N); б – зависимость удельной скорости роста ( $dN/Ndt$ ) от численности (N); в – зависимость рождаемости (b) и смертности (d) от численности. К – предельная численность (экологическая емкость среды) (по: Гиляров, 1990, с изм.)

Для описания S-образного роста численности популяции используется множество уравнений, но обычно берут самое простое из них – логистическое. Впервые математическая модель была предложена бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом в 1938 году для описания роста народонаселения (по: Гиляров, 1990). В основе логистической модели (рис. 5.7) лежит простое логическое предположение – должно произойти линейное снижение скорости удельного роста  $r = dN / N \cdot dt$  по мере возрастания численности N. Скорость роста популяции становится равной нулю при достижении некоторой предельной для данной среды численности K (асимптота). Если  $N = K$ , то  $r = 0$ .

S-образная кривая обусловлена постепенным усилением по мере нарастания плотности популяции действия неблагоприятных факторов (сопротивление среды). В простейшем случае усиление действия сдерживающих факторов прямо пропорционально плотности популяции. Логистическое уравнение можно записать несколькими способами (Одум, 1986):

$$dN / dt = rN \cdot (K - N) / K,$$

или

$$= rN - rN^2 / K,$$

или

$$= rN \cdot (1 - N / K).$$

В интегральной форме логистическое уравнение имеет вид:

$$N_t = K / [1 + e^{(a-r)t}],$$

где  $N_t$  – численность популяции в момент времени  $t$ ;  $a$  – постоянная интегрирования, определяющая положение кривой относительно начала координат;  $e$  – основание натуральных логарифмов;  $K$  – *емкость среды*.

В популяциях большинства видов животных и растений численность более или менее постоянна, но у некоторых видов она подвержена значительным колебаниям, иногда весьма регулярным, например у полевых, леммингов, некоторых насекомых (саранча), рыб. Периодические колебания численности популяций были названы В.С. Четвериковым «*волнами жизни*» (1905). Впоследствии Н.В. Тимофеев-Ресовский назвал их *популяционными волнами* (1928). Причины популяционных волн могут быть как внешними (периодические изменения факторов среды), так и внутренними, связанными с особенностями межвидовых и внутривидовых отношений.

Обычным явлением являются сезонные колебания численности. В качестве примера можно привести диатомовую водоросль *Thalassiosira nordenskioeldii*, которая дает резкую вспышку численности в период таяния ледяного покрова Охотского моря. Затем ее численность резко снижается. Однако помимо сезонных колебаний, время от времени наблюдаются вспышки численности стадной саранчи, божьей коровки *Coccinella septempunctata*, сосновой пяденицы (рис. 5.8). Рост их численности в популяциях подчиняется экспоненциальному закону и нередко принимает пандемический характер. В такие периоды численность особей в популяции возрастает в сотни раз. Но в таком перенаселенном состоянии популяция существует недолго, испытывая жесткие требования среды.

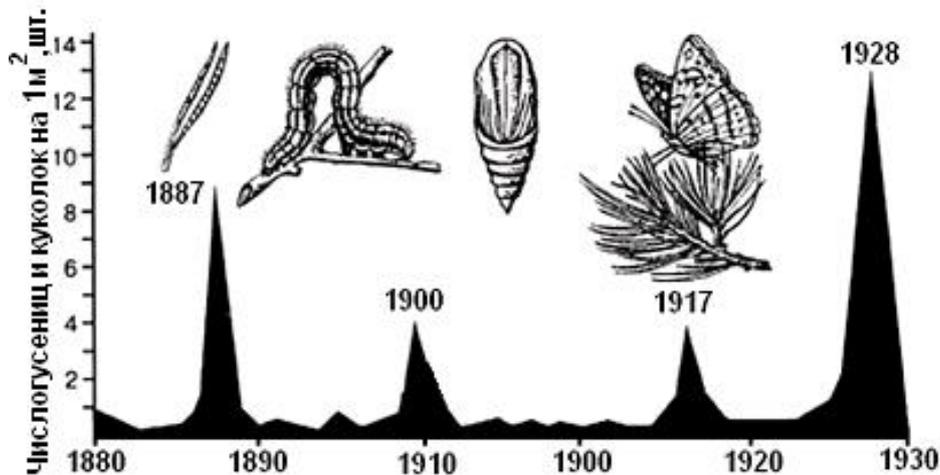


Рис. 5.8. Колебания численности сосновой пяденицы *Vupalus* (по: Цабель, 1971; из: Пономарева и др., 2005)

### 5.7. Биологические механизмы регуляции численности

Сторонники разных методологических подходов в популяционном анализе, несмотря на их различие (стохастизм, регуляционизм), сходились в мнении, что ведущую роль в ограничении роста численности популяции играют факторы внешней среды (например погода, нехватка пищи, катастрофические природные процессы). Однако в начале 60-х годов XX века была предложена концепция саморегуляции популяций, согласно которой в процессе роста плотности популяции изменяется не столько качество среды, в которой существует сама популяция, сколько качество самих составляющих ее особей. Причем это изменение направлено на сдерживание дальнейшего роста популяции.

Один из авторов этой концепции английский эколог Д. Читти (1960) подчеркивал, что любая популяция способна регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы среды, а также не требовалось вмешательства внешних факторов (например хищники, паразиты, погода).

Изменение качества особей популяции, сказывающееся на росте численности, может быть как фенотипическим, так и генотипическим. В последнем случае оно проявляется чаще всего как сдвиг в количественном соотношении генотипов. А.М. Гиляров (1990) утверждает, что в рамках такой концепции теряет смысл всякое деление факторов на зависимые и независимые от плотности популяции.

Биологические механизмы регуляции численности популяции, работающие по принципу обратной связи, могут быть самыми различными. Все их можно объединить в понятие популяционного гомеостаза.

**Понятие о гомеостазе популяций.** Термин «гомеостаз» предложил американский физиолог У. Кеннон в 1929 г. для характеристики состояний и процессов, обеспечивающих устойчивое функционирование организма. Но сама идея о существовании механизмов, направленных на поддержание постоянства внутренней среды организма была высказана еще во второй половине XIX века французским физиологом К. Бернаром.

Явление гомеостаза наблюдается на разных уровнях биологической организации (от клетки до экосистемы). В отношении популяций, как биологических систем, рассматривают популяционный (генетический) гомеостаз – способность популяции поддерживать относительную стабильность и целостность своей генотипической структуры при постоянно меняющихся условиях среды. Достигается гомеостаз посредством сохранения генетического равновесия частоты аллелей при свободном скрещивании особей в популяции (раздел 5.5. этой главы) путем поддержания гетерозиготности и полиморфизма, темпа и направленности мутационного процесса. Очень важно то, что при популяционном гомеостазе реализуется способность генотипа создавать определенный фенотип в широком диапазоне условий среды, включая и биотические взаимоотношения (Шилов, 2001). Именно этот фенотип обеспечивает динамическое равновесие организма со средой.

Если факторы среды долгое время сохраняются более или менее постоянными, т.е. сохраняют режим колебаний вокруг какого-то среднего значения

экологического фактора, то жизненные функции в организме стабилизируются на уровне, адаптивном к этому среднему значению. Такое равновесие позволяет организму сохранять свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций, в том числе и функции размножения.

И.А. Шилов все многообразие механизмов поддержания гомеостаза популяций объединяет в следующие функциональные категории:

- поддержание адаптивного характера пространственной структуры;
- поддержание генетической структуры;
- регуляция плотности населения.

Изменчивость конкретных условий жизни, их циклично повторяющийся характер обуславливают формирование лабильных функциональных адаптаций, способствующих стабилизации популяционных функций и поддержанию гомеостаза популяции. Механизмы таких адаптаций основаны на эколого-физиологических процессах. Сами лабильные адаптации на популяционном уровне действуют по принципу обратной связи: в ответ на внешние и внутривидовые изменения вызываются адекватные сдвиги во внутривидовых отношениях, длящиеся до тех пор, пока не восстановятся уравновешенные отношения между популяцией и средой (Пономарева и др., 2005).

**Независимая и зависимая от плотности регуляция численности.** Регуляция численности популяции может быть *зависимой* и *независимой* от ее плотности. Любой фактор – благоприятный или лимитирующий – по своему проявлению может быть зависимым или независимым от плотности популяции. К числу независимых факторов, приводящих к изменению численности популяции, относятся нерегулярные и непредсказуемые природные стихии (бури, пожары, землетрясения, наводнения и др.), антропогенное воздействие (аварии, войны и др.). Действие климатических и других абиотических факторов часто (но не всегда) не зависит от плотности. К зависимым от плотности факторам, как правило (но не всегда), относят биотические факторы (конкуренция, паразиты, хищничество, патогенные организмы и др.). Такие биотические взаимодействия, согласно автору концепции факторов динамики популяций Г.А. Викторову, можно назвать факторами, «управляющими плотностью» или «регулирующими» (Одум, 1986).

Общая теория регуляции численности популяций опирается на такие понятия, как биотический потенциал, типы роста популяции и колебания относительно уровня несущей емкости среды ( $K$ ).

Так, рост по  $J$ -образной кривой наблюдается тогда, когда независимые от плотности популяции внешние факторы вызывают замедление или остановку роста. Рост по  $S$ -кривой зависит от плотности популяции, поскольку в этом случае рост популяции регулируется переуплотнением и другими внутренними факторами.

Независимые от плотности факторы среды вызывают весьма сильные изменения плотности популяции и смещение уровня несущей емкости среды. Зависимые от плотности рождаемость и смертность удерживают популяцию в стабильном состоянии или ускоряют возвращение популяции в это состояние

после стрессовых ситуаций. Эти факторы сильны тогда, когда влияние лимитирующих факторов внешней среды резко ослаблено.

В принципе *J*-образную кривую можно рассматривать, как неполную реальную *S*-образную кривую, просто лимитирующие факторы внешней среды в этом случае ограничивают рождаемость еще до того, когда существенную роль в регулировке численности начнут играть внутренние факторы, обеспечивающие устойчивость системы (Тихонов, 2002).

*J*-образная кривая роста характерна для некоторых популяций именно в системах с малой устойчивостью, то есть бедным видовым разнообразием, например, для леммингов в тундре, или для саранчи и других сельскохозяйственных вредителей в условиях агроценозов. Однако такая же независимая от плотности динамика характерна и для многих пионерных видов. Они заселяют еще необжитые пространства или успешно вытесняют более слабых конкурентов из их экологических ниш, как это было, например, в случае с завезенными кроликами в Австралию. Нечто подобное, по-видимому, происходит и с человеческой цивилизацией.

Интересно, что оба основных типа роста численности популяции сходны с двумя типами метаболизма или роста для отдельных особей, что лишний раз подчеркивает глубокие аналогии между популяцией и живым организмом.

Факторы, непосредственно влияющие на численность популяции, можно разделять также и на две другие группы: первичные (ультимативные) и вторичные (сигнальные).

*Группу первичных* факторов формируют факторы абиотического и биотического характера. К этим факторам можно добавить и загрязнения среды, в том числе и биологическое, а также пищевые ресурсы. Действие ультимативных факторов прямое и неизбежное. Механизмы поддержания гомеостаза, запущенные этими факторами, работают не останавливаясь. Контроль над этими факторами со стороны популяции также неизбежен и постоянен.

*Вторичные факторы* косвенно указывают виду на избыточность его численности. Как было отмечено выше, если популяция имеет генетические программы слежения за изменением сигнальных факторов, сообщающих о возросшей плотности или снижении порога емкости среды обитания, то она до начала их действия может включить механизмы стабилизации своей численности или ее сокращения. *Такие механизмы проявляются только на популяционном уровне и никогда на организменном.*

В числе механизмов, обеспечивающих *саморегуляцию*, важное место принадлежит тем, которые связаны с изменениями генетического состава, сопряженными с плотностью популяции. Исходя из сказанного следует допустить существование в популяции по крайней мере двух разных генотипов, один из которых имеет преимущество в условиях высокой плотности, другой – в условиях низкой. Возникающая разнокачественность особей в популяции и смена их «доминирования – подчинения» является необходимым условием для запуска механизма саморегуляции на генетическом уровне, согласно закону Харди-Вайнберга.

К другой группе механизмов, контролирующих саморегуляцию численности популяции, относятся те, которые непосредственно связаны с особенностями поведения отдельных особей. В этом случае поведение особей непосредственно сказывается на величине рождаемости и смертности.

Немаловажное значение имеют механизмы, которые запускаются при стрессовом состоянии особей, возникающем в популяциях с высокой плотностью (перенаселением).

Так или иначе, механизмы регуляции запускаются тогда, когда наблюдаются или чрезвычайно высокая плотность популяции, или ее разреженность. Эти два крайних состояния обусловлены действием ультимативных и сигнальных факторов. При этом, как уже было отмечено, контроль первичных факторов неизбежен для любой популяции, а предупреждающим сигналом вторичных факторов могут воспользоваться только те из них, у которых естественный отбор выработал специальные механизмы реагирования на них (Христофорова, 1999).

Действие первичных факторов хорошо демонстрирует математическая модель Лотки-Вольтерры, связывающая взаимозависимые колебания численности двух популяций в системе «жертва – хищник» (Даждо, 1975; Уиттекер, 1980). Согласно этой модели популяция жертвы может расти с экспоненциальной скоростью, но при этом будет терять особей, поедаемых хищником. При этом предполагается, что потери жертвы носят линейный характер и зависят от числа встреч жертвы с хищником, причем такие встречи носят случайный характер. Со своей стороны хищник также увеличивает свою популяцию и теряет особей в результате смерти. Рост популяции хищника всецело зависит от числа жертв, поскольку хищнику для выполнения своих жизненных функций необходима энергия, получаемая через жертву в виде пищи. Колебания такой системы носят циклический характер (рис. 5.9).

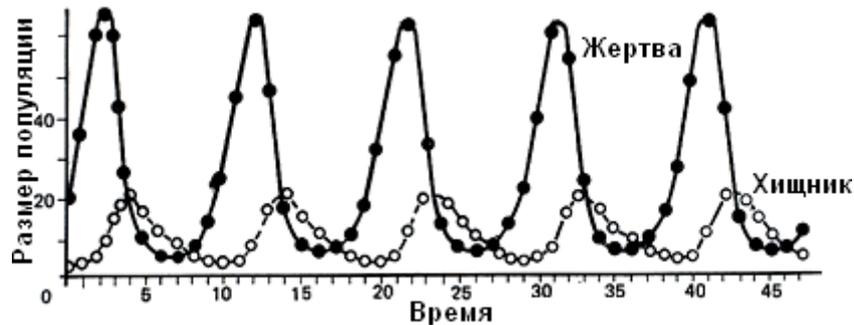


Рис. 5.9. Популяционные циклы гипотетической системы «хищник – жертва» в соответствии с уравнением Лотки-Вольтерры (по: Кребс, 1972; из: Уиттекер, 1980)

В каждом цикле, как только увеличивается популяция жертвы, увеличивается соответственно и популяция хищника. Достаточность кормовой базы способствует более интенсивному размножению хищника и обеспечению потомства пищей. Вскоре популяция хищника начинает превышать размеры попу-

ляции жертвы, что неизбежно сказывается на усилении конкуренции в популяции хищника и увеличении смертности, особенно в раннем возрасте. Численность популяции хищника падает, создавая благоприятные условия для роста численности жертв – начинается новый цикл. Если считать условия среды постоянными, то пики высокой численности жертвы и хищника будут соответствовать некой периодичности. Система хищник – жертва может быть распространена на любой уровень трофической структуры экосистемы, например, тот же заяц и трава.

В теоретических построениях возникает следующая временная и причинно-следственная цепь: размножение жертвы → размножение хищника → резкое сокращение численности жертвы → падение численности хищника → размножение жертвы и т.д.

Такая кибернетическая система с отрицательной обратной связью приводит к устойчивому равновесию. Волны жизни, о которых мы упоминали выше, хищника и жертвы следуют друг за другом с постоянным сдвигом по фазе, и в среднем численность как хищника, так и жертвы остается примерно на одном уровне. Длительность периода зависит от скоростей роста обоих видов, а также от исходных параметров. Для популяции жертвы влияние хищника положительно, так как ее чрезмерное размножение привело бы к краху ее численности. В свою очередь, все механизмы, препятствующие полному истреблению жертвы, способствуют сохранению пищевой базы хищника.

Тем не менее, природные, а не гипотетические популяции, обладают не столь ярко выраженной картиной (рис. 5.10), и их интерпретация с использованием модели Лотки-Вольтерры затруднена.

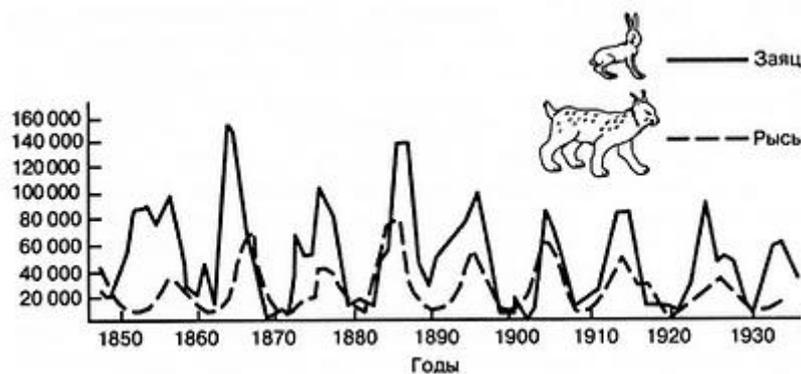


Рис. 5.10. Колебания численности зайца-беляка *Lepus americanus* и рыси *Felix (Lynx) canadensis* (по: Фарб, 1971; из: Пономарева и др., 2005)

Во-первых, возраст рысей при первой репродукции больше, чем возраст зайцев, а количество молодых особей в помете – меньше. Во-вторых, исходя из этой ситуации, рыси присуща меньшая скорость роста популяции по сравнению с зайцем. Вероятно, что вообще невозможна ситуация, при которой популяция

рыси могла бы догнать популяцию зайца. Поэтому рыси, скорее всего, не могут контролировать численность популяции зайцев.

Как справедливо отмечает американский эколог Р. Уиттекер (1980), для описания сложнейших взаимодействий между двумя популяциями уравнения хищничества Лотки-Вольтерры явно не адекватны.

Причина таких неясностей кроется в том, что природные процессы, как это было показано бельгийским физиком русского происхождения Ильей Пригожиным в 90-е годы прошлого века, не детерминированы, т.е. являются нелинейными, как это предполагается в модели Лотки-Вольтерры. С другой стороны, в базу исходных данных для этой модели включены не все процессы и параметры.

Например, зайцы-беляки в период пика численности могут часто погибать от «шоковой болезни», связанной с увеличением надпочечников и другими признаками нарушения гормонального равновесия. Следует добавить, что на систему «рысь – заяц» будут влиять и такие факторы, как: рысь питается не только зайцами, а зайцы могут быть съеденными другими хищниками.

Часто в условиях повышенной численности популяции у зайца-беляка возникает *эпизоотия*. При высокой численности зайцы-беляки почти на 100% поражены глистными заболеваниями, туляремией и другими заболеваниями. Поэтому, эпизоотия также может быть мощным регулятором численности, зависящим от плотности популяции. Так, например, когда кролики болеют вирусным миксоматозом, то распространение инфекции идет во много раз быстрее в популяциях с повышенной плотностью. Исход может быть таков, что погибает вся популяция, чего почти не наблюдается в популяциях с малой плотностью. Это вполне понятно, так как инфекцию переносят от одного животного к другому комары и блохи, обладающие малым радиусом активности и действий. Поэтому инфекция в плотных популяциях стремительно переносится при контактах больных кроликов со здоровыми.

Эпизоотии характерны и для растительного мира. По мере возрастания биомассы деревьев более крупные и старые деревья могут становиться более восприимчивыми к насекомым-вредителям и часто гибнут, освобождая место молодым. Иногда во время нашествий насекомых-вредителей такое массовое омоложение леса по масштабам может сравниться даже с действием бурь или пожаров.

*Миграции и нашествия* также представляют один из важнейших механизмов популяционного гомеостаза с использованием сигнальных факторов. Переход особей из одной популяции в другую – дело обычное и полезное, поскольку способствует уменьшению вероятности близкородственного скрещивания. Однако наибольший интерес представляют массовые исходы особей из популяции при явной перенаселенности – нашествия. В популяциях, склонных к *J*-образной динамике, нашествие является, по-видимому, одним из вполне обычных механизмов разделения популяции, подкрепленных рядом инстинктов и адаптаций. Например, непосредственно перед миграцией у саранчи появляются более развитые крылья и более темная окраска, что способствует лучшему прогреванию тела солнечными лучами, а поэтому увеличивает подвижность особей. Процесс массовой миграции очень болезненный, так как гибнет огромное количество

особей, у которых притупляется инстинкт самосохранения. Все поведение насекомых направлено на выживание популяции, а не на личную безопасность.

У насекомых со сложной социальной организацией (пчелы, муравьи) подобные процессы весьма отлажены. В пчелином улье в самом его расцвете, когда пчелиная семья наиболее сильна и запасы меда велики, рождается новая матка, а старая матка вместе с частью населения улья покидает его в поисках нового местожительства (Тихонов, 2002).

К подобным межвидовым механизмам регулировки численности популяций можно отнести и *межвидовую конкуренцию*, которая ограничивает экологическую нишу данной популяции, приводя иногда даже к гибели части особей. При этом внутри популяции происходит жесткий отбор претендентов на продолжение рода. Конкретные механизмы этого отбора также могут быть различными. Они могут идти по принципу «выживает сильнейший», например, на стадии всходов молодых растений преимущество имеет тот, кто смог быстрее всех выйти в более высокий ярус, остальные погибают в затенении. Однако и они играют свою положительную роль в жизни популяции, отдавая, по видимому, свою «жизненную силу» более перспективным претендентам через систему сросшихся друг с другом корней. У высших животных такая внутривидовая конкурентная борьба может проходить в более мягких формах, например, путем исключения ослабленных особей из процесса размножения без их непосредственной гибели (Тихонов, 2002).

Интересным является *механизм ингибирования* (угнетения), проявляющийся в выделении в окружающую среду веществ, тормозящих динамику популяции. Этот механизм характерен как для растений и микроорганизмов, так и для животных.

Среди сигнальных факторов, обеспечивающих запуск механизмов регуляции, можно отметить *территориальность*. Организмы согласно своей генетической программе занимают «свою» территорию, где они менее всего опасаются хищников и устанавливают свою плодовитость на нужном для популяции уровне. Наиболее часто территориальность проявляется на тех стадиях жизненного цикла, которые непосредственно связаны с размножением, то есть при строительстве гнезд, откладке яиц, заботе о потомстве и его защите и т.п.

Защита индивидуального участка также направлена на регулирование численности. Часто почти вся территория, занимаемая популяцией, поделена на индивидуальные участки, которые метятся разными способами (секретом пахучих желез, царапинами на деревьях, пением самцов птиц, мочой и т.п.). Мечение и охрана участков, не допускающие размножения на них «чужих» особей, приводит к рациональному использованию своей территории. Избыточная часть популяции при этом не размножается или вынуждена выселяться за пределы занятого пространства.

Явление территориальности – один из примеров реализации динамического равновесия внутри популяции. Эволюция форм этого равновесия в конечном итоге приводит к идее так называемых *«безопасных поселений»*.

Безопасные поселения характеризуются большим скоплением особей на каком-то достаточно благоприятном для жизни участке. В подобных поселени-

ях, как правило, развиваются достаточно мощные средства взаимной коммуникации. Например, все знают о знаменитом «пчелином танце», язык которого обладает высокой степенью символизма, что является основным достоянием человеческого языка. Язык этот очень гибок и логичен, хотя достаточно прост, что, собственно, и позволило уже расшифровать его основные конструкции. По крайней мере, он позволяет пчелам безошибочно находить то, о чем была получена символическая информация.

Большинству видов животных свойственна *агрессивность*. У таких животных при увеличении плотности их популяции или снижении значения емкости среды резко увеличивается частота стычек, служащая внутренним сигналом о неблагополучии.

Практически все эти примеры регулирующих механизмов можно свести к одному утверждению: в условиях повышенной плотности (численности) популяции возрастают стрессовые явления, которые действуют на данную популяцию угнетающе и являются своего рода внутривидовой обратной связью (Тихонов, 2002).

### 5.8. К- и г-экологические стратегии

Численность естественных популяций не остается постоянной, даже если популяция вышла на уровень асимптоты (К) в логистической кривой. Чаще всего наблюдаются закономерные чередующиеся подъемы и спады численности волнообразного характера. В 40-х годах прошлого века русским ученым С.А. Северцовым были проанализированы возможные типы динамики для млекопитающих, учитывающие продолжительность жизни, сроки полового созревания, плодовитость, подверженность эпизоотиям и истребление хищниками. Были выделены 7 разнообразных типов динамики, которые позднее Н.П. Наумовым (по: Шилов, 2001) были обобщены и сведены в три фундаментальных типа динамики населения (рис. 5.11).

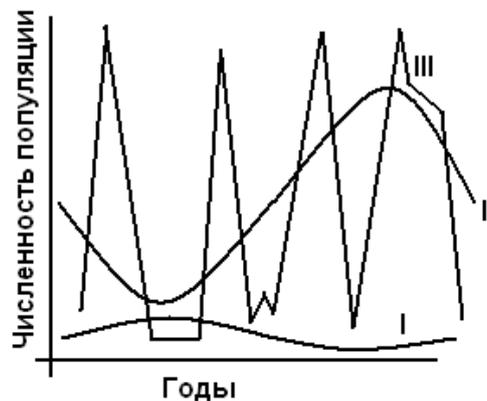


Рис. 5.11. Типы динамики по С.А. Северцову: I – стабильный; II – лабильный; III – эфемерный

*Стабильный тип* характеризуется малыми амплитудами и длительными периодами колебаний численности (10–20 лет). Такой тип характерен для крупных животных с большой продолжительностью жизни, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью (копытные млекопитающие, китообразные, гоминиды, крупные орлы, некоторые рептилии).

*Лабильный тип* динамики отличается периодичностью хорошо выраженных амплитуд (численность меняется в десятки раз) с порядком 5–11 лет. Весьма характерны сезонные изменения, связанные с периодичностью размножения. Такой тип характерен для разных животных, но, как правило, для некрупных и с более коротким сроком жизни (до 10–15 лет), более ранним созреванием и более высокой плодовитостью. К этому типу относятся крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищники, птицы, рыбы, насекомые с длинным циклом развития и др.

*Эфемерный тип* характеризуется резко неустойчивой численностью (смена массовых вспышек численности глубокими депрессиями). Численности популяций максимумов и минимумов различаются в сотни раз, причем такие перепады могут совершаться очень быстро (иногда в течение сезона). Длина цикла составляет до 4–5 лет. Этот тип характерен для короткоживущих (до 3 лет) с несовершенными механизмами адаптации и высокой смертностью, что компенсируется очень высокой плодовитостью (мелкие грызуны, многие насекомые с коротким жизненным циклом).

Все эти типы динамики численности отражают интегральный эффект всех форм взаимодействия вида с абиотическими и биотическими факторами среды и по своей сути – разные жизненные стратегии (Шилов, 2001).

Именно эта мысль легла в основу концепции экологических стратегий, разработанной Р. Мак-Артуром и Э. Уилсоном в 1967 году и получившей широкое признание в мире (по: Гиляров, 1990).

Суть концепции сводится к двум положениям:

1 – успешное выживание и размножение возможно при совершенствовании адаптированности и конкурентоспособности;

2 – интенсификация размножения (высокая плодовитость и сокращение сроков между пометами, быстрая смена особей) компенсирует высокую смертность особей и в критических ситуациях позволяет восстанавливать численность.

Эти два крайних типа среди множества разнообразных экологических стратегиях выживания популяций и были названы *К-стратегией* и *r-стратегией*. Собственно константы  $K$  (экологическая емкость среды) и  $r$  (скорость удельного роста популяции) из уже хорошо известного нам логистического уравнения роста популяций дали основание Р. Мак-Артуру и Э. Уилсону выделить два типа естественного отбора, соответствующие двум экологическим стратегиям.

Одна из них –  $r$ -стратегия – определяется отбором, направленным, прежде всего, на повышение скорости роста популяции в начальный период увеличения ее численности. Именно для начального периода характерна низкая плотность популяции и слабо выраженная конкуренция, что создает при отсутствии лимитирующих факторов условия ее быстрого роста.

Другая – *K*-стратегия – характеризуется естественным отбором, направленным на повышение выживаемости и значения емкости среды в условиях уже стабилизировавшейся численности при возросшей сильной внутривидовой и межвидовой конкуренции.

По своему содержанию *K*-стратегия – это «отбор на качество», а *r*-стратегия – «отбор на количество».

Виды, развивающиеся по этим двум экологическим стратегиям, называются *K-стратегиями* и *r-стратегиями*. Они характеризуются стабильным (и частично лабильным) и эфемерным (и частично лабильным) типами динамики соответственно.

Виды с *r*-стратегией очень легко осваивают территории с нестабильными условиями и отличаются высоким уровнем энергозатрат на размножение. Это виды с высоким биотическим потенциалом, но слабой конкурентоспособностью. Популяции таких видов, как правило, обладают низкой стабильностью (устойчивостью), быстрее и легче осваивают новые территории. Скорость размножения таких видов не зависит от плотности популяции.

Виды с *K*-стратегией лучше себя чувствуют в местообитаниях с насыщенной плотностью и относительно стабильными условиями, а большую часть энергии они тратят на повышение уровня выживаемости и конкурентоспособности. Как правило, это относительно стабильные популяции, адаптированные к зрелым биоценозам (привязаны к своим территориям), неохотно и медленнее осваивают новые территории. Обладают высокой конкурентоспособностью. Скорость размножения таких видов зависит от плотности популяции.

Ю. Одум (1986) приводит два примера, иллюстрирующие действие двух указанных отборов. Сравниваются два вида растений по их продукции семян и максимальному репродуктивному усилию – амброзия (*Ambrosia artemisifolia*), принадлежащая к однолетним травянистым растениям и произрастающая на пустырях и недавно нарушенных местообитаниях, и зубянка (*Dentaria laciniata*) – травянистый многолетник, обитающий в относительно стабильном нижнем ярусе леса. Амброзия продуцирует примерно в 50 раз больше семян, чем зубянка, но при этом тратит большую часть энергии на размножение. Следовательно, амброзия – это *r*-стратег, а зубянка – *K*-стратег. Выживание амброзии в местах с нарушенной средой обеспечивается высоким биотическим потенциалом, позволяющим быстро восстанавливать потерю численности. Зубянка, наоборот, адаптирована к более стабильным условиям и характеризуется равновесной, без особых колебаний численностью в условиях острой конкуренции. Большую часть энергии это растение тратит на повышение уровня адаптации и конкурентоспособности.

Типы экологических стратегий, как крайние варианты типов динамики населения С.А. Северцова, тем не менее, отнюдь не дискретны. Существует полный ряд переходов от *r*-стратегии к *K*-стратегии, и каждый вид в своей адаптации к условиям существования и своему месту в биоценозе комбинирует принципы разных стратегий в различных сочетаниях (Шилов, 2001).

Американский ученый О. Солбриг (1971) описал случай встречаемости этих двух принципиально полярных стратегий у одного и того же вида одуван-

чика (*Taraxacum officinale*) (по: Одум, 1986). Это травянистое однолетнее растение имеет несколько линий с различными генотипами, контролирующими распределение энергии. Растения одной линии первыми занимают нарушенные местообитания и продуцируют много мелких рано созревающих семян, тратя на это значительную часть энергии (*r*-стратег). Растения другой линии встречаются в менее нарушенных местообитаниях и тратят большую часть энергии на рост листьев и стеблей, продуцируя значительно меньше поздносозревающих семян (*K*-стратег). Если обе линии произрастают на хорошей почве, то более плодовитая линия затеняется более адаптированной (*K*-стратегом).

Рассматривая *r*- и *K*-стратегии, А.М. Гиляров (1990) замечает, что каждый вид испытывает некую комбинацию *r*- и *K*-отбора, т.е. оставляемые отбором особи должны обладать как достаточно высокой плодовитостью, так и достаточно развитой способностью выжить при наличии конкуренции и пресса хищников. Но в природе за каждое приобретение приходится расплачиваться. Жесткие ограничения, накладываемые на каждый организм его морфофизиологическими особенностями, не позволят организму преуспеть одновременно сразу по двум типам стратегий. Между количеством и качеством потомков придется выбирать.

Как было показано выше, экологические стратегии присущи и растительным организмам. Особенность выбирать тот или иной путь стратегии была подмечена русским геоботаником Л.Г. Раменским в 1938 году. Будучи автором фундаментального экологического закона об экологической индивидуальности видов и теории экологического континуума, он также выделил три основных типа эколого-ценотических стратегий:

*Виоленты* – так называемые силовики. Это конкурентоспособные виды, во многом определяющие облик фитоценозов. У них мощная корневая система и хорошо развитая надземная часть. Растения этой группы характеризуются высокой жизненностью и способностью быстро осваивать пространство. В эту группу включены многие деревья (например дуб, ель, береза) и доминирующие в тех или иных сообществах травянистые растения (мох сфагнум, тростник). Тростник может образовывать обширные заросли на мелководьях озер.

*Пациенты* – это выносливые растения, способные выживать в самых разных неблагоприятных условиях, где другие растения просто не могут существовать. К этой группе относят различные экологические группы – сухолюбивых, тенелюбивых (сциофитов), солелюбивых (многие кактусы, верблюжья колючка, баобаб, лебеда белая).

*Эксплеренты* – это виды «выполняющие» или захватчики. Они быстро размножаются и очень быстро расселяются даже в места с нарушенной средой. Л.Г. Раменский назвал их «шакалами растительного мира». Такие растения можно видеть на вырубках и гарях (иван-чай, осина, многие сорняки). При сукцессионных процессах эксплеренты вытесняются виолентами.

Концепция Л.Г. Раменского была разработана известным английским ботаником Д. Граймом в 1979 году (по: Шилов, 2001), который сблизил ее с позициями *r*- и *K*-стратегий.

По Грайму выделены следующие стратегии: конкурентная (= виоленты), стресс-толерантная (= пациенты), рудеральная (близка к эксплорентам).

Как и в случае со стратегиями для животного мира, растительные стратегии строго не детерминированы. Тип эколого-ценотических стратегий отражает не только аутоэкологические характеристики вида, но и его положение в сообществе. Поэтому один и тот же вид, входя в разные сообщества, может относиться к разным типам стратегий. Например, сосна (*Pinus silvestris*) является типичным виолентом в сосновом бору, но в болотистых местообитаниях она становится пациентом (Гиляров, 1990).

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятию «популяция».
2. Что входит в состав популяции?
3. В чем состоит суть популяции как формы внутривидовой организации?
4. В чем состоит системность популяции?
5. Почему популяция является основной единицей эволюции?
6. Что такое структура популяций и какие структуры вы знаете?
7. Назовите динамические характеристики популяции.
8. Назовите статические характеристики популяции.
9. Какие типы динамики численности вы знаете?
10. Дайте характеристику типам экологических стратегий.

## Раздел 3. СИНЭКОЛОГИЯ

### Глава 6. КОНЦЕПЦИЯ СООБЩЕСТВА И БИОЦЕНОЗА

---

**В** предыдущих главах, мы касались с вами тех областей экологии, которые связаны с популяционным и видовым уровнями организации живого вещества (аутэкология и демэкология). Мы рассмотрели вопросы взаимоотношения особей одного вида с абиотической средой, внутривидовые отношения, отношения между видами попарно (хищник – жертва, паразит – хозяин). Но такие взаимодействия представляют весьма упрощенные схемы, искусственно выделенные из естественной обстановки для удобства и легкости их изучения.

Наиболее сложные взаимодействия организмов между собой и со средой отмечаются на уровне сообществ (биоценозов), когда в эти взаимодействия вовлекаются разные виды. Сложность таких взаимоотношений вполне очевидна, так как в природе в любом ограниченном пространстве обитает большое число разных видов, и если допустить, что у многих из них, взятых попарно, взаимодействия выражены слабо, то совокупность всех взаимодействий между этими парами приобретает весьма сложный характер.

Подобного рода задачи рассматриваются в таком разделе общей экологии, как синэкология. Сам термин «синэкология» был предложен в 1902 г. швейцарским ботаником К. Шретером. Формально синэкология как раздел экологии была утверждена на Международном ботаническом конгрессе в 1910 г.

Совокупность всех живых организмов нашей планеты занимает пространство, именуемое биосферой. Изучать биосферу в целом, т.е. во всем многообразии организмов и связей между ними – задача непосильная. Поэтому рационально разделять биосферу на составные части, доступные для прямого изучения. Известно, что организмы группируются в пространстве под действием определенных факторов (рис. 6.1). Анализ этих факторов позволяет выделять различные типы объединений. Прежде всего, это группировки *общественного* и *необщественного* характера.

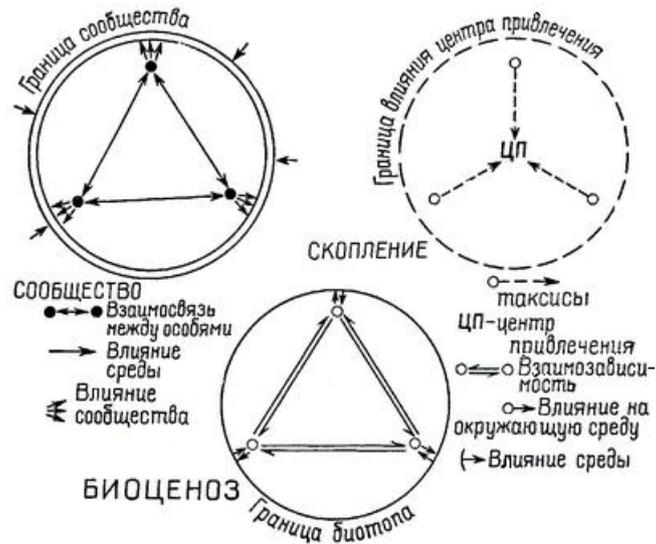


Рис. 6.1. Различия между общественными (скопления) и необщественными (биоценоз, сообщество) группировками (по: Дажо, 1975)

### 6.1. Общественные и необщественные группировки

**Общественные группировки.** Основываясь на работах французских исследователей А. Рабо и Ж.-П. Грассе, **сообществом** можно назвать такое объединение особей, которое обладает следующими признаками (по: Дажо, 1975):

- особи относятся к одному виду (исключение из этого правила составляют позвоночные, среди которых только некоторые млекопитающие и птицы могут образовывать настоящие сообщества);

- особи держатся вместе благодаря взаимному притяжению, или *интераттракции*, либо силой одностороннего импульса – *общественного влечения*.

Интераттракция и общественное влечение *не зависят от физических и химических условий окружающей среды*. Членов такого сообщества объединяет не внешнее влияние абиотической среды, создающее единство группировки, а влияние членов группировки друг на друга. У человека примером таких группировок могут быть увлечение спортом, приверженность чтению произведений конкретного жанра или писателя и т.п.

Такие общественные группировки не исчезают, если меняются физико-химические свойства среды обитания. Лишь только тогда, когда значение абиотических факторов принимает лимитирующее значение, такие группировки могут распадаться. Общественное влияние играет большую роль в образовании сообществ у позвоночных животных. Почти все приматы живут сообществами. Жизнь особи примата вне сообщества ведет к тяжелым последствиям, часто к смерти. Главная роль в сообществах животных принадлежит этологическим факторам.

**Необщественные группировки** всецело зависят от действия абиотических и биотических факторов, которое и создает предпосылки для объединения организмов как одного вида, так и разных видов. Среди объединений такого ро-

да можно назвать *скопления* – объединение относящихся к одному или нескольким видам особей, возникшее исключительно под действием одного или нескольких факторов окружающей среды, выступающих в качестве центра притяжения. *Скопления несут случайный и временный характер*. Между животными и растениями, образовавшими скопление, нет никакой связи. Скопление распадается, как только исчезнет центр притяжения. Примером скопления может быть разлагающийся остаток пищи, привлекающий мух; яркий фонарь, привлекающий различных насекомых в ночное время; фрукты, привлекающие ос и пчел, и др. К необщественным группировкам можно отнести сообщества и биоценозы.

## 6.2. Концепция сообщества

*Сообществом называют совокупность совместно обитающих организмов, представляющую собой определенное экологическое единство* (например фитопланктон океана, озера, реки, совокупность почвенных животных какого-либо участка леса, луга, степи). Сообщество представляет собой один из уровней организации живой материи. Ряд ученых считает, что сообщество могут образовывать только разные виды, другие – что сообщество одинаково могут образовывать как особи одного вида, так и особи разных видов. Иногда сообществом называют совокупность всех видов организмов (животных, растений, микроорганизмов), населяющих конкретное место (биотоп). В этом случае сообщество трактуется как синоним термина **биоценоза** и является важнейшим и необходимым элементом экосистемы любого ранга (от болотной кочки до континента).

В последнее время термин «сообщество» приобрел довольно широкое свободное употребление. Однако его наиболее часто используют как понятие «биоценоз». Дело в том, что определить всю совокупность живых организмов в биоценозе практически невозможно. Поэтому, в лучшем случае, выделяются лишь главные составляющие биоценоза. Например, выделяется сообщество растений (фитоценоз), животных (зооценоз), микроорганизмов (микроценоз). Можно сообществом назвать совокупность особей одной систематической единицы (например, сообщество диатомей – микроскопических одноклеточных водорослей, сообщество фораминифер – мельчайших одноклеточных животных).

Р. Уиттекер в своей работе «Сообщества и экосистемы» (1980) под сообществом понимал исключительно биоценоз. Причем в таком сообществе он рассматривал только фитоценотические группировки.

## 6.3. Концепция биоценоза

Термин «**биоценоз**» (от греч. *bios* – жизнь и *koinos* – общий, делать что-либо общим) был предложен К. Мебиусом в 1877 г., который изучал сообщества животных устричных банок. Определение биоценоза, данное К. Мебиусом (цит. по: Дажо, 1975), гласит: «...объединение живых организмов, соответствующих по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определенных местах. ...Если бы одно из этих

условий отклонилось бы на некоторое время от обычной средней величины, то изменился бы также и весь биоценоз. ...Биоценоз также бы изменился, если бы число особей некоторого вида увеличилось или уменьшилось, благодаря деятельности человека, или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошел новый». Со времен Мебиуса термин «биоценоз» претерпел ряд изменений, но сущность его осталась та же.

В современном значении *под биоценозом понимают исторически сложившуюся совокупность животных, растений, грибов, микроорганизмов, совместно населяющих относительно однородный участок суши или водоема и объединенных экологическим единством абиотического и биотического характера*. Биоценоз является целостной биологической системой, поскольку характеризуется взаимодействующими и взаимосвязанными компонентами. Свойства биоценоза нельзя свести только лишь к свойствам формирующих его организмов.

Биоценоз – это динамическая система, в которой протекает множество процессов (например, обмен веществом и энергией, сукцессии). Биоценоз рассматривается вместе со своим биотопом – составной частью *биогеоценоза* (синоним экосистемы). В англоязычной литературе вместо слова *biocoenosis* используется выражение *biotic community* или просто *community*, близкое по значению русскому термину «биотическое сообщество».

Термины «сообщество» и «биоценоз» в строго научном смысле не являются полными синонимами. Биоценоз населяет определенный биотоп, а потому более или менее четко ограничен в пространстве. Он обязательно, как будет показано ниже, состоит из продуцентов, консументов и редуцентов. Сообщество также может представлять собой совокупность популяций разных видов, конкурирующих между собой и формирующих экологические ниши, но совершенно не обязательно состоящую из всех трех биотических экологических компонентов и жестко не привязанную к определенному биотопу.

Главное, что мы должны усвоить – это то, что *любую совокупность популяций одного вида или разных видов, объединенных экологическим единством, можно назвать сообществом, но не любое сообщество можно трактовать как биоценоз*. Можно сказать – сообщество диатомовых водорослей, сообщество хвойных, сообщество млекопитающих. Нельзя говорить – диатомовый биоценоз, биоценоз млекопитающих, биоценоз хвойных. Фитопланктон или зоопланктон представляют собой сообщества, но не биоценозы. Вместе с тем, нередки случаи, когда говорят биоценозы тайги, широколиственного леса, тропического леса и др., подразумевая при этом и животный мир этих биогеографических единиц. В значении слова биоценоз часто употребляется как синоним слово *ценоз*. Но обычно слово ценоз употребляется для выражения совокупности организмов одного или нескольких видов.

Тем не менее, в одних строго научных изданиях понятия «биотическое сообщество» и «биоценоз» совпадают как живая часть природной системы. В других же изданиях под термином «сообщество» понимают биоценоз, а для обозначения сообществ растений, насекомых и других организмов вводят термин «ассамблея» или «ценоз» (например фитоценоз, зооценоз, микроценоз).

Биоценоз не представляет собой нечто неделимое. Он распадается на более мелкие части, которые также будут обладать целостностью. К таким структурам можно отнести, например, *синузии* и *консорции*.

**Синузия** – структурная единица фитоценоза, ограниченная в пространстве (дерево или часть деревьев, ярус) и во времени (фенологически близкие растения). Синузии различаются по морфологическим, флористическим, экологическим и фитоценотическим признакам. Примером синузий могут быть синузия сосны, синузия зеленых мхов, синузия брусники и т.д.

**Консорция** – структурная единица фитоценоза, состоящая из центрального члена и функционально связанных с ним автотрофных и гетеротрофных организмов (консорбентов). Обычно в роли центрального члена консорции выступает **вид-эдификатор** – вид с сильно выраженной средообразующей способностью и способностью определять свойства фитоценозов (структуру, продуктивность, размерность).

К консорциям можно отнести отдельные деревья, с которыми связаны фитофаги и их паразиты, микоризные грибы, эпифиты, гнездящиеся птицы.

Более мелкой единицей, чем синузия, является ярус.

**Ярус** – структурная единица биоценоза, характеризующая вертикальное распределение в среде обитания (ярусность леса).

Различают **первичные биоценозы**, сложившиеся без воздействия человека, и **вторичные биоценозы**, измененные деятельностью человека или природными стихиями и катастрофами. Особенную роль играют **агробиоценозы**, созданные и поддерживаемые человеком для удовлетворения своих нужд.

При анализе биоценозов часто используют такие термины, как биотоп, экотоп, экотон и бионт.

**Биотоп** (био... и греч. *topos* – место) – участок земной поверхности (суши или водоёма) с однотипными абиотическими условиями среды (рельеф, почвы, климат и т.п.), занимаемый тем или иным биоценозом. Характерный для данного биотопа комплекс условий определяет видовой состав биоценоза.

Сходные биотопы объединяют в *биохоры*, расположенные, как правило, в одной климатической зоне и являющиеся крупными подразделениями биосферы. В свою очередь, биохоры объединены в *биоциклы*. Известно три биоцикла – суша, морские водоемы, пресные водоемы.

**Экотон** – абиотические компоненты среды обитания биоценоза. Часто используется как синоним слова «местообитание». Но между этими терминами существует разница. Конечно, по отношению к биоценозу экотоп является внешней средой, поэтому понятие «местообитание» сообщества аналогично понятию «экотоп».

Но местообитание отдельных видов организмов не совпадает с экотопом как таковым, поскольку по отношению к определенному виду все остальные виды также становятся частью внешней среды. Следовательно, понятие «местообитание», в отличие от понятия «экотоп», может включать и живые организмы.

Компоненты, слагающие экотоп, играют важную роль в пространственной и функциональной организации биоценозов, выступая как ресурсы при обеспечении организмов питательными веществами.

**Экотон** – переходная область между двумя соседними биотопами (экотопами, биоценозами). Как правило, граница между соседними биотопами строго не выражена. К примеру, граница между водой озера и твердым субстратом берега, имеет скользящий характер (обводнение озера или высыхание, воздействие волн, сильное увлажнение почв береговой зоны). Согласно дискретности биотопов в природе, в большинстве случаев биоценозы также переходят друг в друга постепенно, благодаря чему невозможно определить, где кончается один биоценоз и начинается другой. Например, биоценоз сухого леса постепенно переходит в биоценоз увлажненного луга, который сменяется болотом.

Визуально мы можем отграничить лесной биоценоз от лугового и болотного, но сказать четко, где проходит линия границы, мы не в состоянии. Следовательно, граница не является некой четкой линией, а приобретает характер полосы, на которой происходит плавное перетекание одного биотопа в другой (рис. 6.2). Ширина таких переходных зон может составлять несколько метров (озеро – луг) или несколько десятков километров (хвойные леса Канады – североамериканская прерия). Экотоны характеризуются присутствием некоторых общих видов организмов. Видовое разнообразие экотонов, как правило, выше, чем самих биоценозов, поскольку в них происходит смешение видов. В этом состоит проявление так называемого *краевого эффекта* или *эффекта опушки*.



Рис. 6.2. Экотоны в ландшафте равнинной реки:  
 А – между лесом и лугом; В – между лугом и проточным озером; С – между поймой и рекой; D – между озером и низиной (фото А. Гордон и П. Сибли;  
 из: [http://www.uoguelph.ca/~ecology/\\_Media/istock\\_ecotone.jpg](http://www.uoguelph.ca/~ecology/_Media/istock_ecotone.jpg))

Когда мы говорим слово «экотон», то обычно подразумеваем и переходную территорию или даже трехмерное пространство и вместе с тем имеем

в виду саму природную систему, существующую в этом пространстве и характеризующуюся своеобразным населением.

Ввиду близости содержания понятий «биотоп» и «экотоп» принято различать их по степени воздействия биоценоза на свойства среды обитания. В этом случае экотоп рассматривается как ненарушенная среда обитания, а биотоп – как среда, измененная биоценозом.

**Бионт** – организм, в ходе эволюции приспособленный к обитанию в определенной среде (привязан к определенному биотопу). По сути – это индикатор потенциальных достоинств биотопа, т.е. вид, который на начальных этапах сукцессии указывает на качество биотопа как места будущего развития, сменяющего друг друга в ходе сукцессии закономерного ряда биоценозов вплоть до климакса.

Изучение биоценозов (**биоценология**) имеет огромное значение при утверждении политики рационального природопользования, создании рекреационных зон, охранных природных мероприятий, создании национальных парков и заповедников.

#### 6.4. Количественные характеристики биоценозов

Биоценозы характеризуются параметрами, которые могут быть описаны математически, что позволяет их моделировать.

**Видовое богатство** – количество видов в биоценозе.

**Частота встречаемости каждого вида** определяется либо в процентном соотношении между всеми видами, либо в абсолютных числах – сколько особей в биоценозе насчитывает вид.

**Обилие** – число особей на единицу площади или объема.

**Видовое разнообразие** включает в себя как видовое богатство, так и частоты встречаемости или обилие каждого вида. В этом отношении определение частот встречаемости позволяет выявить доминирующие виды, которые определяют *облик биоценоза*.

Кроме этого, такие характеристики, как *степень выравненности* (соотношение видов по частоте встречаемости) и *доминирование* каких-либо видов, дают основание судить о зрелости биоценоза и его стабильности. Видовое разнообразие резко уменьшается при сильных экологических возмущениях, особенно при антропогенном загрязнении среды обитания. При глобальных экологических кризисах многие биоценозы могут исчезнуть навсегда с лица нашей планеты, что может привести и к необратимым изменениям в биосфере в целом. Поэтому видовое разнообразие – не только атрибут биоценоза, но и важнейшая характеристика экосистемы.

Доминирование иногда нельзя выразить количественно. Это касается тех случаев, когда вид немногочисленен, но его влияние на биоценоз очень велико. Например, несколько жвачных животных оказывают на луговой биоценоз на много большее влияние, чем тысячи насекомых.

Весьма типичной и постоянной чертой биоценозов является сравнительно малое число видов, представленных большим числом особей, или большой биомассой (виды-доминанты), и большое число видов, встречающихся редко.

Поэтому природные экосистемы состоят из огромного числа видов. Небольшое число видов-доминантов и многие редкие виды встречаются как на каждом трофическом уровне (продуценты, консументы и т.д.), так и в отдельных систематических группах (например цветковые растения или насекомые).

Если видовое разнообразие касается всех групп организмов биоценоза, то такое видовое разнообразие называется *биоразнообразием*. Оно включает два взаимосвязанных понятия: генетическое разнообразие и видовое разнообразие.

**Биомасса** характеризует вес живого вещества в биоценозе в момент наблюдения. В определенной мере эта мера может служить для определения величины популяции. Но для нас актуальнее проследить, как меняется биомасса во времени. Поэтому вводится такой важный показатель биоценоза, как продукция.

**Продукция** – скорость роста биомассы за конкретную единицу времени (обычно это интервал в один год, мы говорим: урожайный год).

**Энергия.** Движение энергии в биоценозе свидетельствует о его целостности и функционировании.

Кроме этого, **составные части биоценозов** (сообщества растений, животных, микроорганизмов) находятся во взаимных связях, которые и формируют **упорядоченность биоценозов**, которая называется **структурой биоценозов**.

## 6.5. Отношения видов в биоценозе

Особи разных видов существуют в биоценозах не изолированно, а вступают между собой в разнообразные отношения на базе пищевых, эдификаторных и пространственно-территориальных связей. Они бывают прямыми и косвенными, так как осуществляются либо при непосредственном контакте особей, либо через влияние на другие виды или на среду обитания. Согласно классификации В.Н. Беклемишева выделены четыре типа таких отношений: трофические, топические, форические, фабрические.

**Трофические отношения** возникают тогда, когда один вид в биоценозе питается другим (либо мертвыми остатками особей этого вида, либо продуктами их жизнедеятельности). Божья коровка, питающаяся тлей, корова на лугу, поедая сочную траву, волк, охотящийся на зайца, – это все примеры прямых трофических связей между видами. На базе трофических отношений формируются сложные цепи и сети питания в биоценозе.

**Топические отношения** – осуществляются на базе территориальных контактов и характеризуют изменение условий обитания одного вида в результате жизнедеятельности другого. Ель, затеняя почву, вытесняет светолюбивые виды из-под своей кроны, ракообразные поселяются на коже китов, мхи и лишайники располагаются на коре деревьев. Все эти организмы связаны друг с другом топическими связями.

**Форические отношения** – участие одного вида в распространении другого. В этой роли выступают животные, переносящие семена, споры, пыльцу растений. Так, обладающие цепляющимися шипами семена лопуха или череды могут захватываться шерстью крупных млекопитающих и переноситься на

большие расстояния. К этой группе можно отнести и перенос млекопитающими клещей, блох и других паразитов.

**Фабрические отношения** – тип связей, при которых особи одного вида используют для своих сооружений продукты выделения, мертвые остатки либо даже живых особей другого вида. Например, птицы строят гнезда из сухих веточек, травы, шерсти млекопитающих и т.п. Личинки ручейников для строительства своих домиков используют кусочки коры, песчинки, обломки раковин или же сами раковины с живыми моллюсками мелких видов. Бобр строит плотины и хатки из растительного материала. В качестве примера типично косвенных межвидовых отношений можно привести следующее явление. Насекомоядные птицы не питаются растениями, но поедают многих насекомых, которые кормятся листьями или опыляют цветки. Поедая насекомых-опылителей, птицы косвенным образом воздействуют на число производимых деревом плодов, т.е. на количество пищи, доступной животным, которые питаются плодами и проростками, на хищников и паразитов этих животных и т.д.

Из всех типов биотических отношений между видами в биоценозе наибольшее значение имеют топические и трофические связи, поскольку они удерживают друг возле друга организмы разных видов, объединяя их в достаточно стабильные сообщества разного масштаба.

Отношения между видами в биоценозах могут быть самыми разными – от взаимопользных до взаимовредных. Е. Хаскель в 1947 г. предложил использовать следующие знаки для обозначения взаимоотношений между двумя видами:

- « + » – один из организмов получает пользу;
- « - » – вид при взаимодействии с другим видом испытывает угнетение или вред;
- « 0 » – отношения между видами нейтральны.

Все многообразие биотических отношений Е. Хаскель подразделил на **отрицательные** взаимодействия (конкуренция, антибиоз или несовместимость, аллелопатия, хищничество, паразитизм) и **положительные** (комменсализм, протокооперация, мутуализм).

Согласно классификации И.Н. Пономаревой (Пономарева и др. 2005), все биотические взаимоотношения разделены на четыре типа (рис. 6.3).

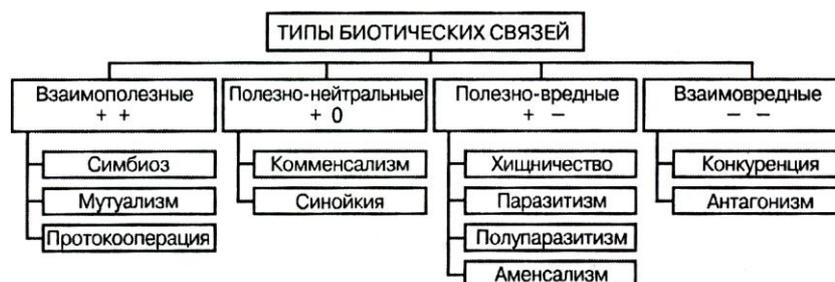


Рис. 6.3. Типы биотических отношений в биоценозе (по: Пономарёва, 1975; из: Пономарёва и др., 2005)

**Конкуренция** (– –) – борьба между видами, обладающими сходными потребностями. Победителем в конкурентной борьбе оказывается тот вид, который в конкретной экологической обстановке имеет преимущества по сравнению с другими, т.е. лучше приспособлен к условиям окружающей среды. В результате конкурентного исключения в сообществе живых организмов уживаются вместе только те виды, которые в ходе эволюции приобрели различия в потребляемых ресурсах. Конкурентные отношения являются одним из важнейших механизмов формирования видового состава сообщества, пространственного распределения особей и регуляции их численности (лиса – енотовидная собака, сорняки – культурные растения).

**Антагонизм** (– –) – отношения, при которых присутствие одних видов исключает пребывание других (встречается среди микроорганизмов – грибов, бактерий, а также фитонцидоносителей).

**Аменсализм** (+ –) – тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, претерпевает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, таким испытаниям не подвержен. Это взаимосвязь, полезная для одного, но угнетающая другого. Например, обитающие в норах сусликов и кротов клещи и блохи могут служить источником распространения среди грызунов инфекционных заболеваний. “Нахлебники” хищника могут навлечь на него врага или затруднить охоту (например, вороны, подбирающие остатки трапезы волка, своим криком привлекают внимание охотника).

Аменсализм характерен и для растений. Ингибирующим фактором является как отрицательное средообразование (одностороннее или, реже, взаимное), так и выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (*аллелопатия*). Этот процесс особенно активен в таежном еловом лесу, так как ель является сильным средообразующим видом.

**Полупаразитизм** (+ –) – разновидность полезно-вредных отношений. Это взаимосвязь, при которой организмы одного вида не только получают питательные вещества от организма другого вида, но и способны добывать их самостоятельно (травянистое растение – лиана омела и дерево – яблоня). Омела, имея присоски, питается за счёт органики, синтезируемой яблоней и в то же время сама способна к фотосинтезу. Хорошо известными полупаразитами являются погрёмка большой и малый, очанка, мытник, марьянник дубравный.

**Паразитизм** (+ –) – явление, при котором два и более организма сосуществуют в течение продолжительного периода времени, находясь при этом в антагонистических отношениях. Паразит использует хозяина как источник питания или среду обитания. В сфере медицинской паразитологии термин «паразит» означает эукариотический патогенный организм. Простейшие и многоклеточные возбудители инфекции классифицируются как паразиты. Паразитизм в отличие от хищничества характеризуется более узкой специализацией видов.

Формы паразитизма и связанные с этим явления взаимные адаптации паразитов и их хозяев чрезвычайно многообразны. Различают *эктопаразитизм*, при котором паразит обитает на теле хозяине и связан с его покровами (клещи, блохи, вши и др.), и *эндопаразитизм*, при котором паразит живет в теле хозяина

(паразитические черви, простейшие, микроскопические грибы). По степени тесноты связей паразита и хозяина выделяют две формы паразитизма: *облигатный* и *факультативный*. В первом случае вид ведет только паразитический образ жизни и не выживает без связи с хозяином (паразитические черви, вши). Факультативные паразиты, как правило, ведут свободный образ жизни и лишь при особых условиях переходят к паразитическому состоянию. По продолжительности связей с хозяином существуют постоянные и временные паразиты. Существуют также различные формы «социального паразитизма»: *клеттопаразитизм* (присвоение чужой пищи), в том числе его особая форма – яичный паразитизм, наблюдаемый у некоторых видов рыб, птиц и насекомых, когда для высиживания яиц и воспитания новорожденных один организм подкидывает свои яйца в гнездо другого (характерный пример – кукушка).

Среди многообразных форм паразитических отношений есть и такие, при которых гибель хозяина – обязательное следствие пребывания в нем паразита. Речь идет о *паразитоидах* — организмах, ведущих паразитический образ жизни только на стадии личинки (многие насекомые). Насекомые-паразитоиды откладывают свои яйца в тело другого животного (хозяина), где и развиваются их личинки. Примером широко известных насекомых-паразитоидов из отряда перепончатокрылых может служить наездник трихограмма, личинка которого паразитирует в яблочной плодовой галке и вызывает ее гибель на ранних стадиях развития. Гибель хозяина обусловлена малым запасом в нем пищи, которой едва хватает на развитие нескольких личинок паразитоидов.

Среди цветковых растений также встречаются настоящие паразиты. У них отсутствуют (или сильно редуцированы) корни, потеряна способность к фотосинтезу, сокращен ферментный аппарат, остаются лишь специализированные ферменты, позволяющие паразитировать на узком круге хозяев. Более того, у видов рода раффлезия вегетативное тело представлено только нитями, напоминающими гифы гриба, погруженные в ткани питающего растения; снаружи развиваются лишь огромные (до 1 м в диаметре) цветки.

Паразитизм широко распространен в мире живых существ. Известны многочисленные виды паразитирующих бактерий, грибов, животных и цветковых растений. Существуют отряды и даже классы животных, целиком представленные паразитами (например, из простейших – споровики, из плоских червей – сосальщики, ленточные, из насекомых – вши, блохи). Паразитами являются все вирусы, а вот среди мхов, папоротников и голосеменных паразитов нет.

**Хищничество** (+ –) – способ добывания пищи и питания животных (редко грибов и растений), когда они ловят, умерщвляют и поедают других животных. Хищничество – распространенный тип межвидовых отношений, связанный с активным поиском и энергичными способами овладения сопротивляющейся и убегающей добычей. Для него характерно наличие разнообразных экологических адаптаций как у хищника (быстрота реакции, скорость бега или полета, хорошее развитие нервной системы, органов чувств), так и у жертвы (покровительственная окраска – мимикрия, инстинкты затаивания, обманного поведения, использование убежищ, наличие панциря, шипов). Среди млекопитающих типичными хищниками являются представители отряда хищных (кошачьи,

волки, тюлени, моржи). К группе хищников принадлежит множество хищных птиц, рыб, рептилий, насекомых, грибов и насекомоядных растений (например, росянка круглолистная, виды пузырчатки, жирянки). Некоторые растения способны улавливать насекомых и частично переваривать их с помощью протеолитических ферментов и органических кислот. За день одно растение росянки способно переварить несколько десятков насекомых. Известно около 500 видов насекомоядных растений (преимущественно тропических).

**Синойкия** (+ 0) – тесное сожительство организмов разных видов, безразличное для обоих сожителей. При синойкии один из организмов может извлекать для себя пользу, не причиняя вреда другому организму. В синойкии различают квартиранство и комменсализм. Примером синойкии служит постройка птицами гнезд в кроне деревьев.

**Квартиранство** – форма синойкии, при которой один партнер использует другого партнера в качестве убежища или жилища. Различают две основных формы квартиранства: *эпиойкию* (более мелкие организмы живут на поверхности более крупных, но питаются самостоятельно) и *энтойкию* (более мелкие организмы живут внутри более крупных, не нанося им ущерба и питаясь независимо). Так, в муравейниках, термитниках, норах грызунов, гнездах птиц, в дуплах, на стволах деревьев поселяются многие виды членистоногих, грибов, лишайников, используя их как местообитания с более стабильным и благоприятным микроклиматом. Эпиойкия и энтойкия – два пути перехода к паразитизму.

**Комменсализм** – форма синойкии – постоянное или временное сожительство особей разных видов, при котором один партнер (комменсал) использует продукты жизнедеятельности другого партнера в качестве пищи. При этом комменсалы не приносят партнеру никакой выгоды или заметного вреда. Комменсализм, основанный на потреблении остатков пищи хозяев, называют еще *нахлебничеством* или *сотрапезничеством*. Таковы, например, взаимоотношения львов и гиен, подбирающих остатки не доеденной львами добычи, крупных акул и рыб-прилипал и др. Некоторые комменсалы используют другой организм как субстрат для своего обитания (эпифиты).

Очень часто явление комменсализма встречается в океане. Практически в каждой норке червя, в каждой раковинке двустворчатого моллюска и в теле губки встречаются «гости», которые получают здесь укрытие, но не приносят хозяину неудобств и вреда.

Некоторые исследователи рассматривают синойкию в составе комменсализма, включая в комменсализм и квартиранство.

Комменсализм – важный шаг, и, по-видимому, первый, который был сделан в интеграции организмов в ходе эволюции. Следующие шаги – протокооперация и мутуализм.

**Протокооперация** (++) – взаимосвязь, выгодная для обоих организмов. Такая связь не обязывает организмы быть всегда вместе, но весьма полезна для них. В цепи взаимодействий протокооперация является шагом в интеграции видов.

Примером протокооперации может служить объединение крабов и кишечнополостных. Кишечнополостные прикрепляются на спинку краба и питаются при этом остатками «трапезы» краба. Краб же получает в лице кишечнопо-

лостных защиту (стрекательные клетки кишечнорастворимых) и маскировку от врагов. Кроме этого, кишечнорастворимые, будучи прикрепленными организмами, имеют возможность передвигаться вместе с крабом. Африканский медоуказчик не может вскрыть пчелиное гнездо, поэтому громко кричит, указывая своим перелетом и криком путь к пчелиному гнезду. Медоед вскрывает гнездо и ест мед, а медоуказчик ест затем воск. Одноклеточные микроорганизмы (микроритопланктон) часто поселяются на теле ночесветок. Гости поглощают углекислоту и используют свет, исходящий от ночесветок, избавляя хозяев от вредного углекислого газа и снабжая их кислородом.

**Мутуализм** (++) – формы облигатного (от лат. *obligatus* – обязательный, неременный) взаимовыгодного сожительства организмов двух и более видов. Иногда мутуализм называют *облигатным симбиозом*. Наиболее важные мутуалистические биосистемы возникают между автотрофами и гетеротрофами, что вовсе и неудивительно, поскольку эти два компонента экосистемы должны, в конце концов, достичь некоторого сбалансированного симбиоза.

Примером мутуалистических взаимоотношений является сожительство клубеньковых бактерий рода ризобиум с корнями бобовых растений. Хорошо известны мутуалистические отношения между переваривающими клетчатку микроорганизмами и членистоногими, причем такие отношения являются ведущими в детритных пищевых цепях. Так, в пищеварительном тракте термитов, тараканов, жвачных животных живут бактерии, инфузории и одноклеточные жгутиковые, которые помогают животному-хозяину переваривать растительную пищу, вырабатывая целлюлозолитические ферменты. Без симбионтов эти животные усваивать поглощаемую целлюлозу не способны.

Благодаря тесному сожительству микроорганизмов и растений ускоряются круговороты минеральных веществ и продукция пищи. Хороший пример – микориза (т.е. грибы – корни), которая представляет собой мицелий гриба и связана мутуалистическими отношениями с корнями живых растений. Грибы при взаимодействии с тканью корней растений образуют сложные «органы», позволяющие растениям более интенсивно извлекать из почвы минеральные вещества. Грибы же, получают продукты фотосинтетической деятельности растений.

Ярким примером мутуализма является взаимовыгодное и обязательное сосуществование водоросли и гриба, представленное в лишайниках. Лишайники классифицируют обычно как отдельные виды, хотя они состоят из двух абсолютно неродственных организмов. Но морфологическая и функциональная связь этих организмов настолько тесна, что их можно рассматривать как своего рода особый организм, который абсолютно не похож на свои слагающие компоненты. Гриб обеспечивает лишайники водой и защищает от высыхания, а водоросли или цианобактерии образуют питательные вещества для гриба. Лишайники обладают уникальной способностью селиться в самых неблагоприятных местах и довольствоваться весьма скудными возможностями для питания и дыхания, что делает их «пионерами» в освоении новых пространств и позволяет создавать условия для последующего освоения растениями и животными. Лишайники интересны тем, что демонстрируют эволюцию от паразитизма к мутуализму (*симбиогенез*).

**Симбиоз** (++) – совместное взаимовыгодное сосуществование, нередко обязательное, особей двух или более видов. Симбиоз может возникать на основе различных типов взаимоотношений: трофических (питание одного из партнеров продуктами фотосинтеза, неиспользованными остатками пищи другого), пространственных (поселение на поверхности или внутри тела другого, совместное использование нор, гнезд птиц, домиков, муравейников, раковин и т.п.) и др.

Симбионты обычно характеризуются противоположными признаками: это автотрофы и гетеротрофы, подвижные и ведущие прикрепленный образ жизни, обладающие способами и средствами защиты и лишенные их и т.п. В результате один из партнеров симбионтной системы или оба вместе адаптируются к конкретным условиям среды и в итоге выигрывают в борьбе за существование.

Симбиоз бывает **факультативным** (необязательным), когда каждый из организмов при отсутствии партнера может жить самостоятельно, и **облигатным** (обязательным), когда один из организмов (или оба) оказывается в такой зависимости от другого, что самостоятельное существование невозможно. К факультативному симбиозу относят формы синойки и протокооперацию, а к облигатному симбиозу – мутуализм.

## 6.6. Размерность биоценозов и их классификация

Биоценоз, как и все биологические системы, представляет собой сложное единство дискретности и континуальности. Эти две противоборствующие концепции были рождены в недрах фитоценологии XX века.

**Концепция дискретности** растительного покрова рассматривает сообщества (биоценозы) как реальные, объективно существующие исторически обусловленные единицы, отделённые один от другого более или менее тонкими границами.

Кроме такой пространственной дискретности, биоценоз обладает и внутренней. Каждый биоценоз дискретен, поскольку состоит из подчиненных ему единиц – синузид, консорций, ярусов. Кроме этого, он состоит из различных трофических уровней (дискретных единиц), также обеспечивающих его целостность. С другой стороны, биоценоз и сам является единицей, входящей в состав экосистем.

Эта концепция получила широкое распространение на начальных этапах развития фитоценологии в первой половине XX века и связана с именами ведущих геоботаников того времени – Ф. Клементса (США) и В.Н. Сукачёва (Россия). Сообщество рассматривается как некий аналог организма с относительно жёстко детерминированной структурой и динамикой.

**Концепция континуальности** – рассматривает фитоценозы как условности, искусственно выделенные из растительного континуума. Она начала вытеснять концепцию дискретности с 1950-х годов. Эта концепция основывается на индивидуалистической гипотезе, впервые сформулированной русским ученым Л.Г. Раменским в 1910 г.

Суть гипотезы Л.Г. Раменского состоит в том, что каждый вид специфичен по своим отношениям к внешней среде и имеет экологическую амплитуду, не совпадающую полностью с амплитудами других видов (то есть каждый вид распределенный «индивидуалистически»). Каждое сообщество образуют виды, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды.

При смене какого-нибудь фактора или группы факторов постепенно уменьшаются богатство и исчезают одни виды, появляются и увеличивают богатство другие виды, и таким путём совершается переход от одного типа растительных сообществ к другому.

Ввиду специфичности (индивидуальности) экологических амплитуд видов эти смены происходят не синхронно, и при постепенной смене среды растительность изменяется также постепенно. Потому объективно существующих сообществ с детерминированной структурой и динамикой выделить невозможно, что сводит на нет проведение границ между биоценозами.

Растительный континуум – свойство растительности существовать в виде непрерывного покрова. Он проявляется в постепенном переходе растительных сообществ друг в друга при постепенном изменении условий внешней среды.

Представление о континуальной организации растительного покрова пришло на смену представлениям о его дискретности в середине XX века. Вопрос о том, дискретен ли растительный покров или континуален, являлся центральным и остро дискуссионным в истории геоботаники, поскольку каждая из концепций предполагала особенные подходы к изучению фитоценозов, их классификации и практическому использованию.

Виды растительного континуума:

I. **Пространственный континуум** – постепенное изменение состава и свойств растительного покрова в пространстве:

- горизонтальный континуум – плавный переход одних сообществ в другие при изменении условий среды;
- вертикальный континуум – постепенный переход одних ярусов фитоценоза в другие.

II. **Временной континуум** – постепенное изменение состава и свойств растительного покрова во времени (при сезонных и многолетних колебаниях, сукцессии и эволюции растительности).

III. **Синтаксономический континуум** – отражает наличие переходных (промежуточных) сообществ между их типами (синтаксонами).

Непрерывность растительного покрова является универсальным явлением, хотя степень непрерывности может быть самой разной. Она возрастает в сообществах с наличием нескольких сильных эдификаторов (например леса умеренного пояса) и уменьшается в сообществах с множеством слабых эдификаторов (например луга, рудеральная растительность, степи).

Считается, что растительный покров представляет собой сложное единство дискретности и континуальности. В суббореальных и бореальных лесах степень дискретности возрастает; на лугах, в степях, тропических лесах она уменьшается и возрастает степень континуальности.

По размеру биоценозы могут быть самыми разными – от мелких (кочка на болоте, муравейник, подушки лишайников на стволах деревьев, небольшой пруд) до очень больших (биоценоз леса, луга, озера, болота, ковыльной степи). Исходя из величины пространства, к которому приурочен биоценоз, можно выделить:

- микробиоценозы (ствол погибшего дерева, болотная кочка);
- мезобиоценозы (лес, пруд, луг);
- макробиоценозы (океан, крупные наземные геосистемы – крупные горные массивы, низменности и т.п.).

Можно классифицировать биоценозы по средам жизни: водные (морские, пресные, наземно-воздушные, почвенные). При этом можно их детализировать – биоценозы шельфа, рек, скал, болот и т.д.

Любую среду жизни можно подразделить на сколь угодно большое количество локальных мест любой размерности, которые будут заселены разнообразными организмами и которые можно классифицировать по какому-либо критерию (например, биоценозы широтных географических поясов, биоценозы структурных зон океана, биоценозы по формам рельефа, в том числе и подводного).

**Причины разнообразия биоценозов.** Даже там, где жизнь казалась бы невозможной, можно найти живые организмы. Их можно найти в снегах, горячих источниках, в самых засушливых местах. Даже самый холодный материк Антарктида чрезвычайно плотно заселен. Если где-то визуально мы не обнаруживаем присутствия живых организмов, то это вовсе не значит, что ее там нет – жизнь может присутствовать в виде мириадом микроорганизмов. Видовое богатство увеличивается по направлению от полюсов к тропикам. Такая же картина прослеживается по вертикали (вертикальная поясность). На островах фауна и флора более эндемична и менее разнообразна, что еще заметил в свое время Чарльз Дарвин.

Разнообразие живых организмов и соответственно биоценозов, определяется, с одной стороны, историческими причинами, с другой – климатическими и биотическими факторами.

**Исторические причины** кроются в том, что в любом биоценозе отмечается тенденция к увеличению своего видового богатства. В этом плане самые богатые в видовом отношении биоценозы являются и самыми старыми. Это прекрасно можно проследить на дюнах, где все стадии сукцессии можно проследить одновременно. Но в простых биоценозах (тундровые биоценозы, биоценозы пустынь, агроценозы) видовое богатство также не велико. Это наименее устойчивые биоценозы. В устойчивых биоценозах, достигших зрелости в результате длительного эволюционного процесса, видовое богатство проявлено отчетливо.

**Климатические факторы.** Климатические факторы играют чрезвычайно важную роль в формировании рельефа планеты, в образовании почв, в распределении жизни, согласно поясной зональности, а также определяют множество экологических ниш и их размерность. Специфика последних, согласно гипотезе П. Клоффера, ведет к многочисленным адаптациям и способствует более сильной специализации организмов. Поэтому они принимают большое, если не главное, значение в формировании многообразия биоценозов.

*Биотические факторы* проявляются главным образом через влияние конкуренции и хищничества, а также величины продукции. Мы уже знаем, что хищничество и конкуренция – это два мощных механизма регуляции численности популяций, которая определяет благополучие и устойчивость популяций, слагающих биоценоз. Продукция в биоценозе способствует популяциям увеличивать свою численность. С другой стороны, обилие пищи позволяет видам распадаться на мелкие, часто изолированные популяции, что ведет к видообразованию.

Места, занимаемые биоценозами, легче всего воспринимаются как пейзаж. Поэтому нетрудно понять, почему термины, употребляемые при определении типа биоценоза, даются по геоморфологическим категориям или по типу растительного покрова (речной, болотный, лесной, степной, луговой, пойменный и т.п.). Разнообразие типов и классов биоценозов в биосфере огромно.

## 6.7. Структура биоценозов

Биоценоз обладает упорядоченностью своего строения – структурой. Различают видовую, пространственную, экологическую, трофическую структуры.

*Пространственная структура* проявляется в закономерном размещении видов относительно друг друга в пространстве. Популяции различных видов биоценоза, подчиняясь соответствующим природным закономерностям, располагаются в пределах пространственных границ биотопа как по площади, так и по высоте.

Пространственная структура наземного биоценоза определяется закономерностью распределения надземных и подземных органов растительности по ярусам (расчленением растительных сообществ по высоте). *Ярус* – совместно произрастающие группы видов растений, различающиеся по высоте и положению в биоценозе ассимилирующих органов (листья, стебли, подземные органы – клубни, корневища, луковицы и т.п.). Как правило, разные ярусы образованы разными жизненными формами (деревьями, кустарниками, кустарничками, травами, мхами).

Ярусное строение растительности (фитоценоза) позволяет максимально использовать лучистую энергию Солнца и зависит от теневыносливости растений. Благодаря ярусности функционирующие органы растений, особенно органы питания, располагаются на разной высоте (глубине) и поэтому эти растения легко уживаются, занимая разные экологические ниши. Ярусность более отчетливо выражена в лесах умеренного пояса. Так, например, в широколиственном лесу выделяются 5–6 ярусов: деревья первой, второй величины, подлесок, кустарник, высокие травы, низкие (приземные) травы (рис. 6.4).

Расчленение сообществ по высоте позволяет им полнее использовать ресурсы и условия среды (свет, тепло, пищу, постройку гнезд и др.). И что важно – по видовой структуре биоценоза можно судить о благоприятности условий обитания. Чем выше видовое разнообразие биоценоза и чем сложнее его структура, тем оптимальнее условия. Причем, как уже подчеркивалось, эта оптимальность достигается не без влияния самых организмов.

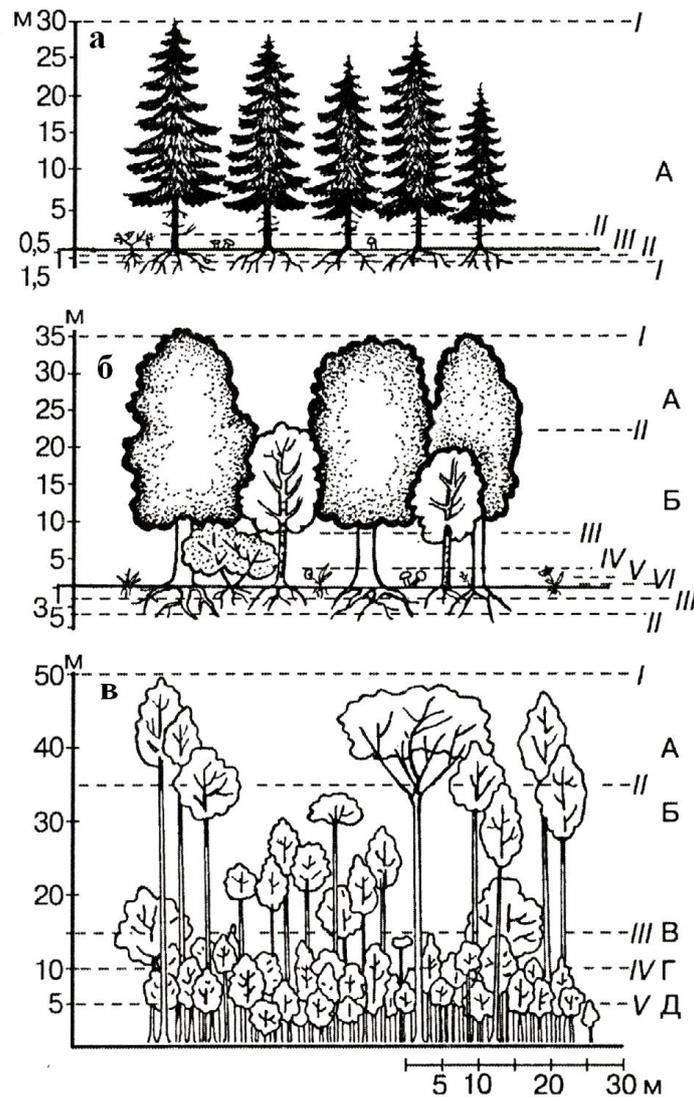


Рис. 6.4. Ярусное строение лесных биоценозов (по: Пономарева и др., 2005): а) ельник; б) дубрава, в) тропический дождевой лес. Римские цифры – ярусы в надземной и подземной частях биоценоза. Буквы – ярусы, образованные древесными видами. Для тропического дождевого леса показаны ярусы, образованные деревьями высотой более 4,6 м

Каждый ярус имеет свои отличительные условия, при этом сами растения их и оптимизируют (свет, влажность, температура). Поэтому, организмы каждого яруса имеют сходные черты приспособленности.

Для верхнего яруса характерны хорошая освещенность, резкие колебания сезонных и суточных температур, влажности. Большую роль играет ветро-

вая динамика, поэтому растения этого яруса обычно ветроопыляемы. Для животных характерна суточная миграция в пределах крон растений. В жаркое время при сильном освещении гусеницы, жуки-листоеды, клопы и божьи коровки перемещаются в глубь кроны, а при снижении этих параметров – перемещаются к ее верхним частям.

Растения, живущие в нижнем ярусе, относятся к кустарничкам и травам. Они теневыносливы и не любят резких суточных колебаний температуры. Как правило, это мезофилы и гигрофилы. Светолюбивые растения представлены в виде эфемероидов с краткими сроками цветения и опыления (например, весной, когда кроны деревьев еще оголены, или осенью после листопада). Растения этого яруса самоопыляемы или опыляются с помощью муравьев и других мелких животных. Семена растений нижнего яруса имеют также приспособления для зацепки с телом животных, что способствует их широкому разносу.

Своеобразны условия средних ярусов, характеризующиеся подлесками и кустарниками. Пышные кроны растений первого яруса затевают средние яруса, но в то же время создают защитный полог от иссушения, лучей солнца, ветра. Здесь не так выражены суточные колебания температур и освещенности. Поэтому население этих ярусов развивается в более мягких условиях микроклимата. Растения этого яруса почти все насекомопыляемы, мезофильны и теневыносливы. Распространение семян происходит в результате их поедания животными. Плоды растений обладают большим запасом питательных веществ (ягоды, орешки). Важный компонент этих ярусов – птицы.

Существуют межъярусные растения – лишайники на стволах и ветках, лианы и др. Ярусность существует и в травянистых сообществах лугов, степей, саванн. Ярусное строение подземных органов определяется разной глубиной проникновения корневых систем.

Подобно распределению растений разные виды животных в биоценозах занимают определенные уровни (рис. 6.5–6.6). В почве живут черви, микроорганизмы, землеройные животные; в листовом опаде и на поверхности почвы – различные многоножки, жуки-железники, клещи и др. В верхнем пологе леса гнездятся птицы, при этом одни питаются и гнездятся ниже верхнего яруса, другие – в кустарниках, а третьи – возле самой земли. Крупные млекопитающие обитают в нижних ярусах. Хотя каждый вид стремится обзавестись собственной нишей, все же некоторая межвидовая конкуренция между ними за ресурсы среды неизбежна.

Ярусность наблюдается также в биоценозах океанов и морей. Разные виды планктона держатся на разной глубине, в зависимости от освещения, а разные виды рыб – в зависимости от того, где они находят себе пропитание.

Ярусность леса часто оказывается следствием межвидовой конкуренции за свет и воду у растений, а в распределении животных – межвидовой конкуренции за пищу. Ярусность в обоих случаях направлена на создание высокой продуктивности.

Живые организмы распределены в пространстве неравномерно. Обычно они составляют группировки, что является приспособительным фактором в их жизни. Такие группировки организмов определяют горизонтальную структуру биоценозов и обуславливают их мозаичный характер распространения.

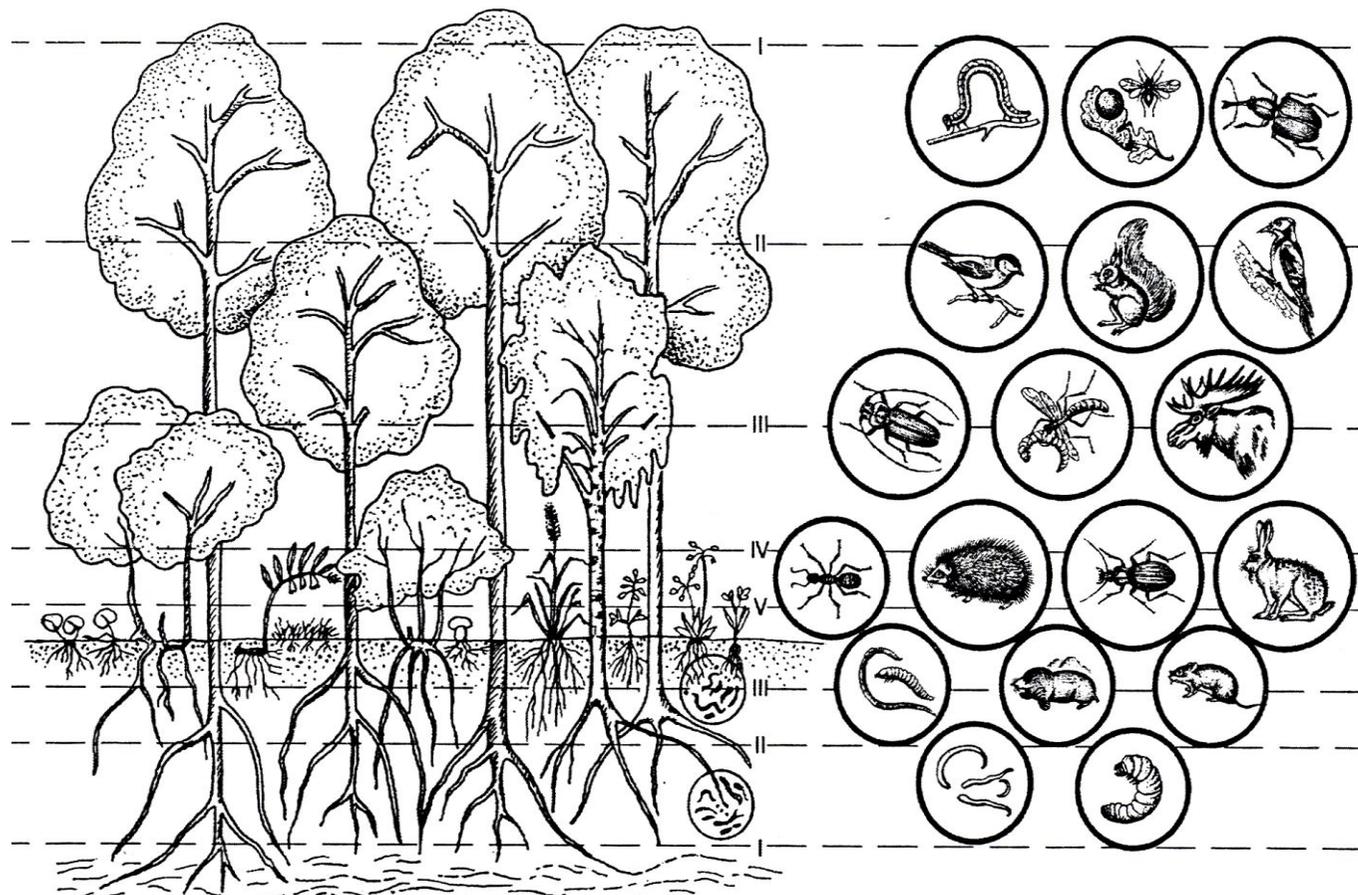


Рис. 6.5. Ярусы лесного биоценоза в надземной и подземной частях (по: Пономарева и др., 2005)

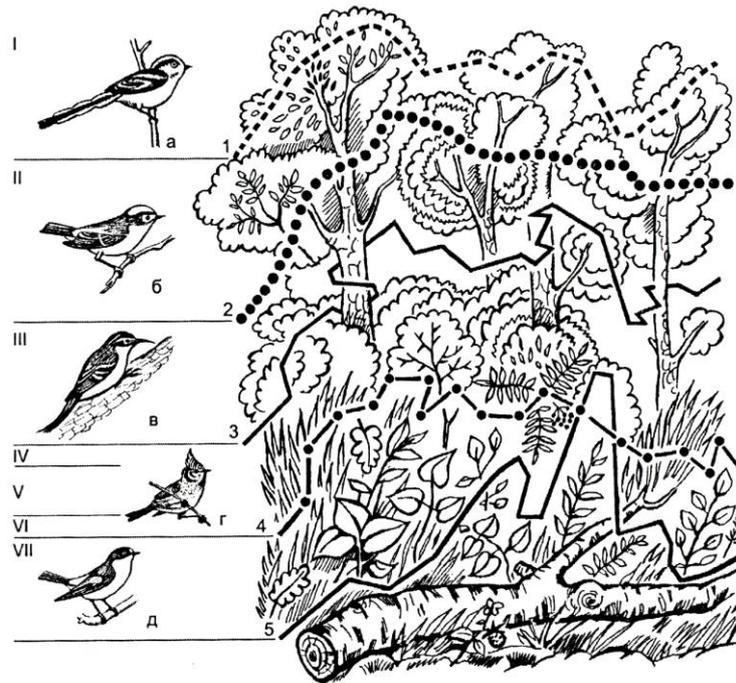


Рис. 6.6. Ярусное распределение птиц в лиственном лесу (по: Верзилин, 1966; из: Пономарёва и др., 2005)

Мозаичность распределения биоценозов позволяет более полно использовать различные типы местообитаний, имеющих небольшую размерность, а также обеспечивает им большую устойчивость.

**Видовая структура** определяется видовым составом биоценоза и соотношением численности всех входящих в него популяций (или биомассы особей конкретных видов, отнесенной к единице площади или объема). Видовая структура отражает видовое богатство и видовое разнообразие.

**Трофическая (пищевая) структура.** В результате взаимодействия явлений энергетики в пищевых цепях биоценоза и такого фактора, как зависимость метаболизма от размеров особи, каждое сообщество приобретает вполне конкретную структуру, называемую трофической. Такая структура будет состоять из последовательных трофических уровней, которые будут отражать или количество особей, или их биомассу. Кроме этого, уровни можно охарактеризовать количеством продукции или энергетической емкостью, фиксируемых на единицу площади (объема) за единицу времени.

Все организмы неодинаковы с точки зрения ассимиляции ими веществ и энергии. Растения используют солнечную энергию, осуществляя процесс фотосинтеза, а животные потребляют органические вещества, созданные растениями, что и создает условия формирования трофических уровней.

Все **живые организмы** по способу питания **классифицируются на две группы**: автотрофные и гетеротрофные организмы.

**Автотрофные организмы**, т.е. самопитающиеся, поглощают энергию Солнца и вещества из окружающей среды, создают органические вещества из неорганических. К ним относятся зеленые растения, водоросли и некоторые бактерии.

**Гетеротрофные организмы** используют в качестве пищи готовые органические вещества. Они питаются другими животными организмами и растениями. К ним относятся травоядные, хищники и человек.

Выделяют еще **миксотрофные организмы**, которые в зависимости от условий внешней среды могут сочетать автотрофный и гетеротрофный режимы питания. Например, водные одноклеточные организмы при хорошей освещенности питаются автотрофно, а в темноте переходят к гетеротрофному способу.

Трофическая структура представлена только двумя элементами: зеленый пояс автотрофных организмов и коричневый пояс (нижний) гетеротрофных организмов. Эта структура определяется переплетающимися **трофическими цепями** (цепями питания – взаимоотношениями между организмами, через которые в экосистемах происходит трансформация энергии и питательных веществ по линии пища – потребитель) (рис. 6.7). Термин «цепи питания» был предложен Ч. Элтоном в 1934 г.



Рис. 6.7. Простые пищевые цепи (по: Небел, 1993)

Поскольку один и тот же организм может быть съеден не только одним и тем же потребителем, а и различными другими, находящимися на разных трофических уровнях, то в сообществе возникают очень сложные трофические связи, называемые **трофическими сетями**.

Выделены два типа пищевых цепей. Одна из них – *детритная цепь* или цепь разложения. В лесах большая часть продукции растений не потребляется непосредственно растительноядными животными, а отмирает, подвергаясь разложению сапротрофными организмами. Таким образом, детритные трофические цепи начинаются с детрита, затем идут к микроорганизмам, которые им питаются, а затем к детритофагам и их потребителям – хищникам (рис. 6.8). Детритные цепи обычно короткие: лиственный опад – дождевые черви – бактерии; травы – корова – мальчик.

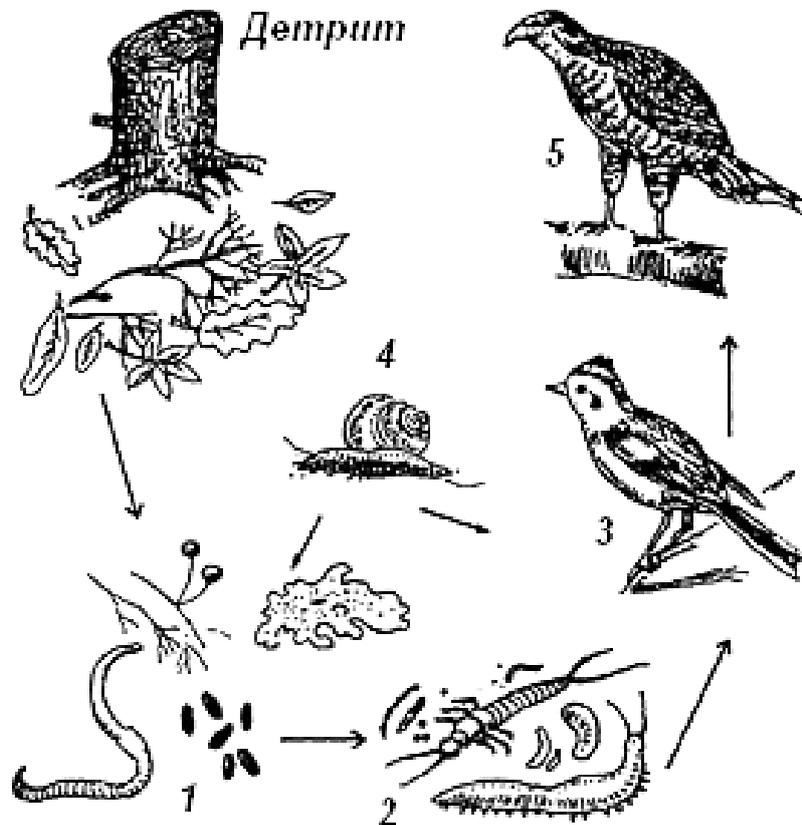


Рис. 6.8. Простая детритная пищевая цепь (по: Небел, 1993)

Другая трофическая цепь называется *пастбищной цепью* (цепью выедания), в которой основу составляют автотрофные организмы, затем идут потребляющие их растительноядные животные, а затем плотоядные различных порядков (рис. 6.9). Пример: клевер – овца – волк; планктонные водоросли – дафния – плотва – щука – скопа.

Для пастбищных восходящих цепей характерно уменьшение плотности популяции и скорости роста при увеличении размеров особи.

Выделяют и *цепи паразитов*. Для них характерно повышение плотности и скорости роста популяции при уменьшении размеров особи.

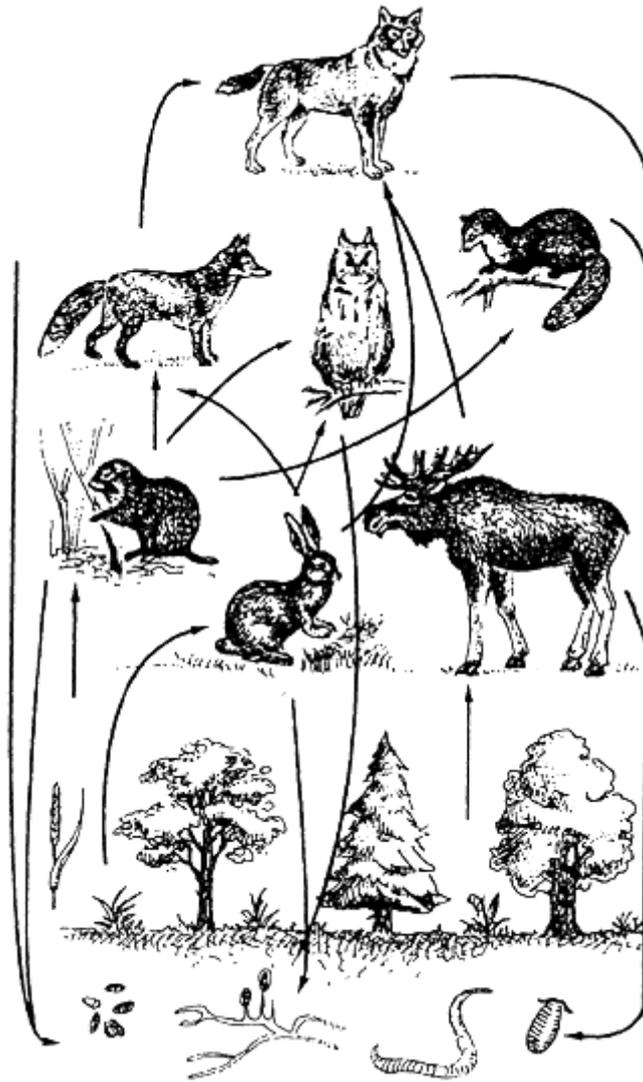


Рис. 6.9. Варианты пастбищных пищевых цепей и сформированная ими сеть в лесном биоценозе (по: Небел, 1993)

Обычно бывает четыре или пять трофических уровней в цепи, поскольку при переносе потенциальной энергии от звена к звену большая часть ее (80–90%) переходит в тепловую и теряется. Самые длинные цепи характерны для морских биоценозов.

Трофическая структура биоценоза отражает соотношение между продуцентами, консументами (первого, второго и т.д. порядков) и редуцентами. Это соотношение выражается или количеством особей живых организмов, или их биомассой, или заключенной в них энергией, рассчитанными на единицу площади (объема) в единицу времени.

Трофическую структуру обычно изображают в виде экологических пирамид (рис. 6.10), где конкретные срезы соответствуют определенным трофическим уровням. Эту графическую модель (пирамида чисел) разработал в 1927 г. американский зоолог Чарльз Элтон.

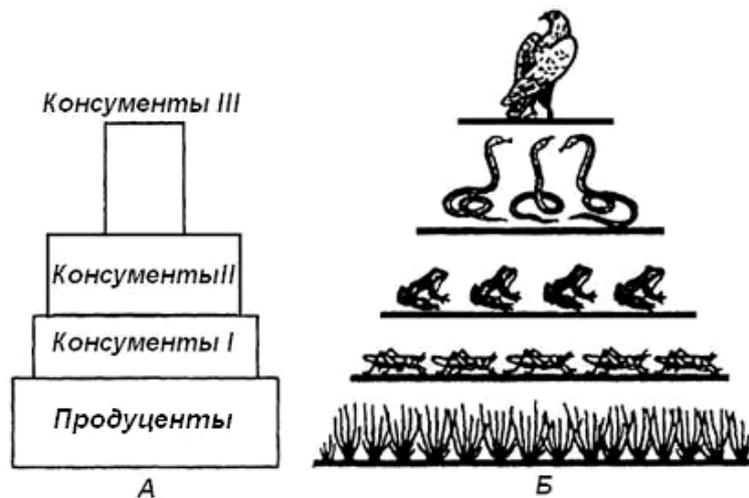


Рис. 6.10. Прямые пирамиды биомасс (А) и чисел (Б)  
(по: Баландину, из: Петров, 2004)

Основанием пирамиды служит первый трофический уровень – уровень продуцентов, а следующие этажи пирамиды образованы последующими уровнями – консументами различных порядков. Высота всех блоков одинакова, а ширина пропорциональна числу, биомассе или энергии на соответствующем уровне.

**Продуценты** – это автотрофные растения, синезеленые водоросли и некоторые бактерии, осуществляющие процесс фотосинтеза и преобразующие энергию света в химическую энергию синтезируемых молекул (углеводы, белки). Эта энергия накапливается в биомассе, которая передается гетеротрофам.

**Консументы** – гетеротрофные животные, которые используют органический материал (биомассу) продуцентов для получения и накопления энергии. Это животные (растительноядные и плотоядные), а также некоторые низшие растения и растения-хищники. Консументы могут питаться живыми организмами (фитофаги и зоофаги) или мертвыми (сапрофаги). Фитофаги – это растительноядные животные или консументы I порядка. К ним также относятся вирусы, грибы и паразитические сосудистые растения. Зоофаги – это хищники или консументы II и выше порядков. К ним относятся и паразиты первичных консументов.

**Редуценты** (деструкторы) – восстановители. Возвращая биогенные элементы из отмерших организмов снова в почву или в водную среду, они завершают биохимический круговорот вещества. Это в основном сапротрофы: бактерии, большинство разных микроорганизмов, грибы. Микроорганизмы и бактерии подразделяют на *аэробных* (живущие при наличии кислорода) и *анаэробных* (живущие без кислорода). К редуцентам можно отнести насекомых-сапротрофов

и дождевых червей, играющих большую роль в процессах разложения мертвой органики и почвообразовательных процессах. Функционально редуценты это те же самые консументы, поэтому их часто называют микроконсументами.

Различают три типа построения экологических пирамид.

**Пирамида чисел** отражает численность отдельных организмов на каждом уровне. Например, чтобы прокормить одного пернатого хищника, необходимо несколько пресмыкающихся; прокормить этих змей, нужно какое-то количество лягушек. Последним понадобится для прокорма большое число кузнечиков, а последним еще большее число растений (рис. 6.10Б).

Иногда пирамиды чисел могут быть обращенными, или перевернутыми. Это касается пищевых цепей леса, когда продуцентами служат деревья, а первичными консументами – насекомые. В этом случае уровень первичных консументов численно богаче уровня продуцентов (на одном дереве кормится большое количество насекомых). В океанах число организмов-продуцентов гораздо выше, чем на последующих уровнях (прямая пирамида), но по биомассе они значительно уступают вышележащим уровням (обратная пирамида).

**Пирамида биомасс** – соотношение масс организмов разных трофических уровней биоценоза. Обычно в наземных биоценозах общая масса продуцентов больше, чем каждого последующего звена. В свою очередь, общая масса консументов первого порядка больше, нежели консументов второго порядка и т.д. (рис. 6.10А). Если организмы не слишком различаются по размерам, то на графике обычно получается ступенчатая пирамида с суживающейся верхушкой.

В водных экосистемах можно получить обращенную, или перевернутую пирамиду биомасс. В этом случае биомасса продуцентов оказывается намного меньшей, чем консументов, а в ряде случаев и редуцентов. Например, в океане при довольно высокой продуктивности фитопланктона общая его масса в данный момент может быть меньше, нежели у потребителей-консументов (микрзоопланктон, киты, крупные рыбы, моллюски). Но если проследить изменение биомасс во времени, то пирамида продуктивности окажется прямой.

Пирамиды чисел и биомасс отражают статику системы, т.е. характеризуют количество или биомассу организмов в определенный промежуток времени. Но они не дают полной информации о трофической структуре биоценоза и его развитии, хотя позволяют решать ряд практических задач, связанных с сохранением устойчивости биоценоза. Пирамида чисел позволяет, например, рассчитывать допустимую величину улова рыбы или отстрела животных в охотничий период без последствий для нормального их воспроизведения.

**Пирамида энергий.** Самым фундаментальным способом отражения связей между организмами разных трофических уровней и функциональной организации биоценозов является пирамида энергий, в которой размер прямоугольников пропорционален энергетическому эквиваленту в единицу времени, т.е. количеству энергии (на единицу площади или объема), прошедшей через определенный трофический уровень за принятый период. К основанию пирамиды энергии можно обоснованно добавить снизу еще один прямоугольник, отражающий поступление энергии Солнца. Пирамида энергий отражает динамику прохождения массы пищи через пищевую (трофическую) цепь, что принципи-

ально отличает ее от пирамид численности и биомасс, отражающих статику системы (количество организмов или биомассу в данный момент).

На форму этой пирамиды не влияют изменения размеров и интенсивности метаболизма особей. Если учтены все источники энергии, то, согласно второму закону термодинамики, пирамида всегда будет иметь типичный вид прямой пирамиды (см. гл. 7).

Пирамиды энергий позволяют не только сравнивать различные биоценозы, но и выявлять относительную значимость популяций в пределах одного сообщества. Они являются наиболее полезными из трех типов экологических пирамид, однако получить данные для их построения труднее всего.

Одним из наиболее удачных и наглядных примеров классических экологических пирамид служат пирамиды Одума. Они иллюстрируют условный «биоценоз», трофические уровни которого представлены (сверху – вниз) мальчиком, питающимся только телятиной, и телят, которые едят исключительно люцерну.

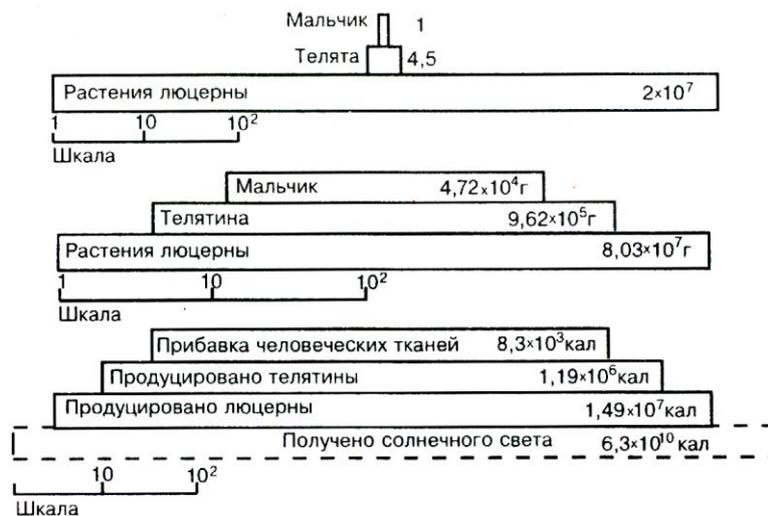


Рис. 6.11. Пирамиды Одума: вверху – пирамида чисел, в середине – биомассы, внизу – энергии (по: Одум, 1975; из: Шилов, 2001)

Представленные в пирамидах данные рассчитаны на 4 га за 1 год. Представим себе идеальный биоценоз, в котором люцерна является единственной пищей телят (первичные консументы), которыми, в свою очередь, питается 12-летний ребенок (вторичный консумент). Оказывается, чтобы поддержать свою жизнь, этому ребенку необходимо съесть 4,5 телят, для пропитания которых нужны  $2 \cdot 10^7$  растений люцерны.

Говоря об энергетической структуре биоценозов, следует коснуться и продукции, создаваемой на ее трофических уровнях.

- **Первичная продукция** – скорость накопления органического вещества растениями на автотрофном уровне за единицу времени в процессе фото-

синтеза и хемосинтеза. В процессе производства органического вещества следует выделять четыре последовательных уровня.

- **Валовая первичная продукция** – это общая скорость фотосинтеза, включая те органические вещества, которые за время измерений были израсходованы на дыхание.

- **Чистая первичная продукция** – скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом того, которое было использовано растениями на дыхание за время измерений.

- **Чистая продукция** – скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами (т.е. чистая первичная продукция минус потребленная гетеротрофами) за учетный период (обычно за год).

- **Вторичная продукция** – скорость накопления биомассы животными в результате усвоения и переработки растительной массы и массы консументов нижних порядков за единицу времени. Вторичная продукция рассчитывается для каждого гетеротрофного уровня. Для вторичной продукции не рассчитывают валовой и чистой продукции, а общий поток энергии следует называть не продукцией, а ассимиляцией.

Усвоенная энергия, за вычетом энергии, которая выбрасывается из организма с мочой, фекалиями и другими выделениями, составляет метаболизированную энергию. Из нее выделяется часть в виде тепла при переваривании пищи и либо рассеивается, либо расходуется на терморегуляцию (рис. 6.12).

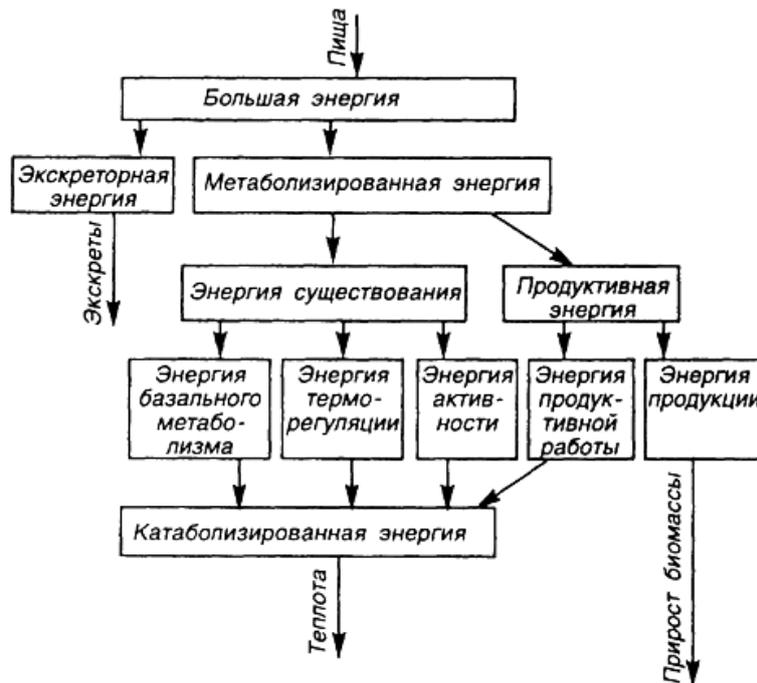


Рис. 6.12. Общий ход затрат энергии у птиц во время своей жизнедеятельности (по: Воронов, 1985; из: Потапов, 2004)

Оставшаяся энергия в виде энергии существования немедленно расходуется на различные формы жизнедеятельности (это, по сути, тоже «расход на дыхание») в виде массы нарастающих тканей, энергетических резервов, половых продуктов. Энергия существования складывается из затрат на фундаментальные жизненные процессы – основной обмен, или базальный метаболизм, и энергии, расходуемой на различные формы деятельности. У некоторых живых организмов есть еще расходы на терморегуляцию. Но в любом случае все эти энергозатраты заканчиваются рассеиванием энергии в виде тепла, что отвечает вышеуказанным закономерностям.

Энергия, накопленная в тканях тела гетеротрофного организма, составляет вторичную продукцию экосистемы, которая может быть использована консументами высшего порядка. Если рассматривать превращения энергии на всех гетеротрофных этапах круговорота, т.е. в организмах, последовательно использующих в пищу биомассу предыдущих уровней, то распределение энергии для использования на различные цели обеспечения жизненных процессов и потери на тепло окажется аналогичным вышеописанному. В результате же количество энергии, доступной для потребления, прогрессивно падает на ходу повышения трофических уровней, что принципиально объясняет причину относительно небольшой длины пищевых цепей.

Установлено, что максимальная величина энергии, передающейся на следующий трофический уровень, может в некоторых случаях составлять 30% от предыдущего, и это в лучшем случае. Во многих пищевых цепях биоценозов величина передаваемой энергии от уровня к уровню может составлять всего лишь 1%.

В 1942 г. американский эколог Р. Линдеман сформулировал закон энергии пирамиды (*закон 10 процентов*), согласно которому с одного трофического уровня через пищевые цепи на другой трофический уровень переходит в среднем около 10% поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды энергии. Остальная часть энергии теряется в виде теплового излучения, израсходованной на передвижение, размножение, дыхание и другие жизненные функции.

Вот почему цепи питания обычно не могут иметь более 3–5 (редко 6) звеньев, а экологические пирамиды не могут состоять из большого количества этажей. Для построения длинных цепей и грандиозных пирамид просто не хватает энергии.

Учитывая, что энергия, затраченная на дыхание, не передается на следующий трофический уровень, а уходит из биоценоза, становится ясным, почему каждый последующий уровень всегда будет меньше предыдущего. Число и масса организмов, которые может поддерживать какой-либо уровень в тех или иных условиях, зависит не от количества фиксированной энергии, имеющейся в данное время на предыдущем уровне, а от скорости продуцирования пищи на этом уровне.

Принцип организации пищевых цепей и действия двух законов термодинамики можно уяснить, рассмотрев схему переноса энергии на рис. 6.13.

На этом рисунке четырехугольники изображают трофические уровни, «трубы» – потоки энергии, соединяющие трофические уровни.

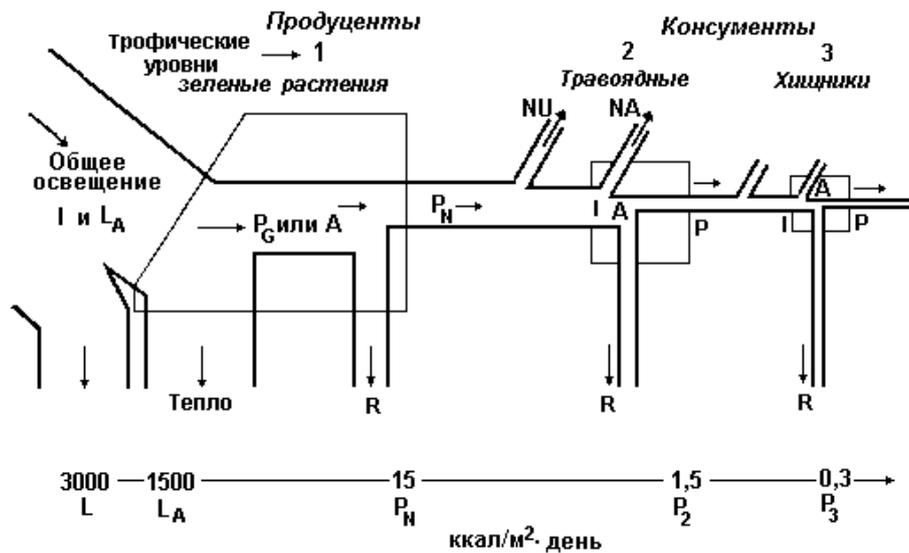


Рис. 6.13. Упрощенная схема потока энергии, показывающая три трофических уровня (1, 2 и 3) в линейной пищевой цепи (по: Одум, 1986):

I – общее поступление энергии; L<sub>A</sub> – свет, поглощаемый растительным покровом; P<sub>G</sub> – валовая первичная продуктивность; A – общая ассимиляция; P<sub>N</sub> – чистая первичная продукция; P<sub>2-3</sub> – вторичная продукция консументов; N<sub>U</sub> – неиспользуемая (накапливаемая или экспортируемая) энергия; N<sub>A</sub> – неассимилированная консументами (выделенная с экскрементами) энергия; R – дыхание (цифры внизу – потери энергии, начиная с солнечного излучения в количестве 3000 ккал·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>)

Как требует первый закон термодинамики, приток энергии уравновешивается ее оттоком, и каждый перенос энергии сопровождается ее рассеянием в форме недоступной для использования тепловой энергии (энтропии), образующейся при дыхании, как того требует второй закон термодинамики.

Представленная схема потоков энергии на трех трофических уровнях сильно упрощена. Но она позволяет ввести принятые в литературе обозначения разных потоков и ясно показывает, что на каждом последующем уровне поток энергии сильно уменьшается независимо от того, рассматривается ли общий поток (I – общий поток энергии и A – общая ассимиляция) или компоненты продукции P (продуктивность биомассы и дыхание). Показано, что на первом трофическом уровне поглощается около 50% падающего света, а превращается в энергию пищи всего 1% поглощенной энергии, а также «двойной метаболизм» продуцентов (т.е. валовая и чистая продукция). Вторичная продуктивность (P<sub>2-3</sub>) на каждом последующем трофическом уровне консументов составляет около

10% предыдущей, хотя на уровне хищников эффективность может быть выше (до 20%). Если питательная ценность источника энергии велика (например, продукт фотосинтеза, извлекаемый или выделяемый прямо из растительных тканей), то эффективность переноса энергии может быть гораздо выше. Поскольку растения и животные производят много трудно перевариваемого вещества (целлюлоза, лигнин, хитин), а также химических ингибиторов, препятствующих поеданию различными консументами, то средняя эффективность переноса энергии между трофическими уровнями в целом составляет менее 20%.

Каждый трофический уровень биоценоза состоит из множества конкретных видов, которые находятся на них не просто так, а связаны вполне определенными отношениями, что и обеспечивает более полное использование энергетических ресурсов каждого уровня (рис. 6.14).

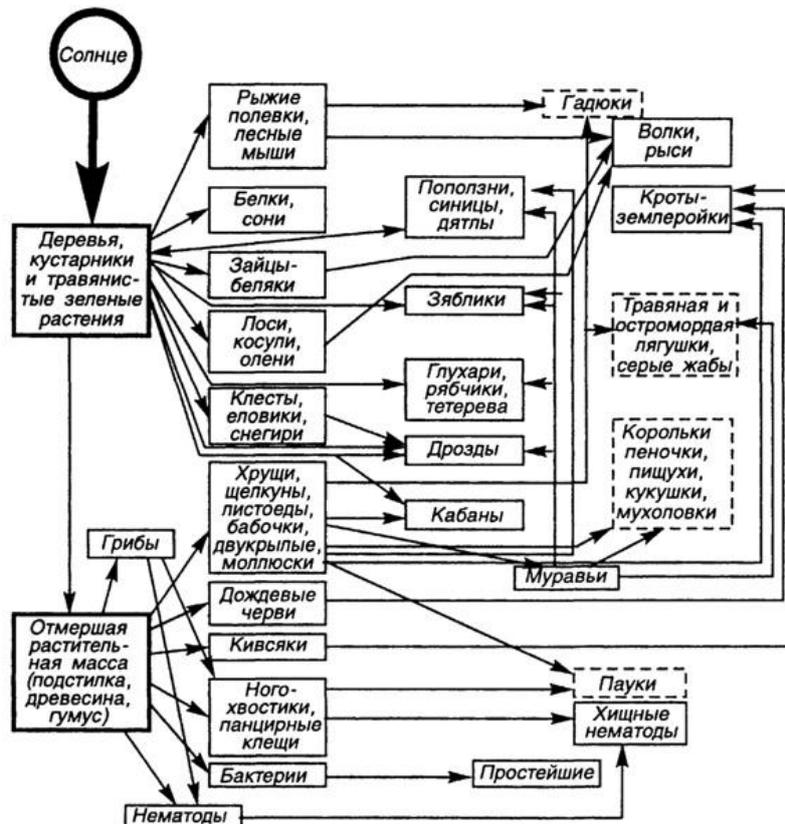


Рис. 6.14. Основные потоки энергии в сообществах смешанных и широколиственных лесов (по: Воронов, 1985; из: Потапов, 2004)

Именно эти энергетические связи обеспечивают целостность биоценоза и его развитие. Поэтому видовое разнообразие биоценозов представляется той важной структурой, с которой связаны полнота и скорость биогенного круговорота веществ и потоки энергии в экосистеме. С этих позиций целостность био-

ценоза и его функционирование строго контролируется числом трофических уровней, а равно и звеньев в цепях питания, поскольку это число является функцией видовой разнообразия биоценоза.

Р.Е. Риклефс (1979) рассчитал число трофических уровней и определил среднюю длину пищевых цепей в самых разных биоценозах. В своих расчетах он опирался на величину чистой первичной продукции, среднюю экологическую эффективность и средний поток энергии, идущий через звено хищников. Согласно его расчетам наиболее длинные цепи питания характерны для водных биоценозов, а наиболее короткие – тропическим лесам.

Объяснил Р. Риклефс это различие тем, что в водных экосистемах органическое вещество и заключенная в нем энергия движутся гораздо быстрее, поскольку весьма эффективно переносятся от одного уровня к другому, что и создает условия формирования длинных пищевых цепей и весьма разветвленных пищевых сетей. В наземных же экосистемах часть энергии (энтропия) быстро рассеивается и общий поток энергии убывает, поэтому эффективность переноса энергии от уровня к уровню оказывается менее эффективным.

### Контрольные вопросы

1. Что мы называем биоценозом, а что сообществом? В чем различие между этими терминами?
2. Что собой представляют синузии и консорции?
3. Что такое первичные и вторичные биоценозы?
4. Что такое экотон?
5. Назовите качественные и количественные характеристики биоценоза.
6. Что собой представляет биоразнообразие?
7. Дайте характеристику взаимоотношений видов в биоценозах.
8. Какие типы взаимоотношений вы знаете?
9. В чем состоит единство биоценоза и его целостность?
10. В чем суть концепции континуальности биоценозов?

## Глава 7. ЭКОСИСТЕМА И БИОГЕОЦЕНОЗ

---

### 7.1. Концепция экосистемы и биогеоценоза

**Э**косистема – основная функциональная единица в экологии. В основе концепции экосистемы лежит идея о том, что природа функционирует как целостная система независимо от того, о какой среде идет речь (пресноводной, морской, наземной), и способна к самоорганизации.

Основоположник общей теории систем биолог-теоретик Людвиг фон Бергаланфи понимал под системой комплекс элементов, находящихся во взаимодействии и формирующих некую целостность, в отличие от целого, которое составляют части.

Термин «**экосистема**» принадлежит немецкому лимнологу Р. Вольтереку, а позже ему дал экологическое обоснование и ввел в науку английский фитоценолог А. Тенсли в 1935 г. Под термином «экосистема» Тенсли понимал *единство биотопа и связанного с ним биоценоза. При этом живые существа связаны между собой и с биотопом взаимодействиями экологического и энергетического характера, формирующими при этом целостную систему, способную к саморегуляции.*

Именно способность к саморегуляции и геобиологический круговорот веществ придают экосистемам некую степень замкнутости. Но в термодинамическом и информационном аспекте живые системы всегда открыты, так как их важной информационной составляющей является среда на выходе и среда на входе. Напомним, что среда формирует такой важный элемент экосистем, как биоценоз, который, в свою очередь, также влияет на среду, пытаясь подчинить ее себе.

Исходя из этих положений, любая биологическая система, *включающая все совместно функционирующие организмы (биотическая составляющая)* на конкретном биотопе и *взаимодействующая с физической средой (абиотическая составляющая)* таким образом, что поток энергии создает конкретные структуры и круговорот веществ между живым и неживым элементами, представляет собой *экосистему* (Одум, 1986). В этом отношении каждая система является уникальным и неповторимым объектом. Таким образом, для естественной экосистемы характерны три признака:

1) экосистема обязательно представляет собой единство живых и неживых компонентов;

2) в рамках экосистемы осуществляется полный цикл, начиная с создания органического вещества и заканчивая его разложением на неорганические составляющие;

3) экосистема сохраняет устойчивость во времени, что обеспечивается структурой биотических и абиотических компонентов.

Близким по содержанию термину «экосистема» является термин «**биогеоценоз**» (рис. 7.1, 7.2). Биогеоценоз (от био..., гео... и греч. *κοινός* – общий) – это взаимообусловленный комплекс живых (биоценоз) и косных компонентов (биотоп), связанных между собой обменом веществ и энергии. Это одна из наиболее сложных природных систем.



Рис. 7.1. Экосистема в понимании А. Тенсли

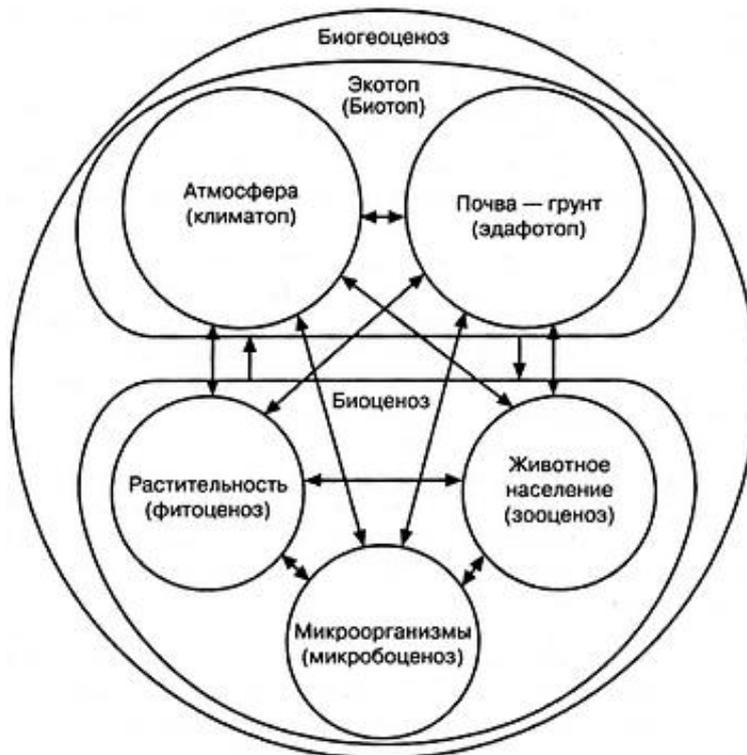


Рис. 7.2. Биогеоценоз по В.Н. Сукачеву (из: Пономарева и др., 1999)

К живым компонентам биогеоценоза относятся автотрофные (фотосинтезирующие зелёные растения и хемосинтезирующие микроорганизмы) и гетеротрофные организмы (животные, грибы, многие бактерии, вирусы), к косным – приземный слой атмосферы с её газовыми и тепловыми ресурсами, солнечная энергия, почва с её водоминеральными ресурсами и отчасти кора выветривания.

Термин «биогеоценоз» был введен в науку В.Н. Сукачевым в 1942 году на основе учения о фитоценозе. Это было логическим развитием идей русских учёных В.В. Докучаева, Г.Ф. Морозова, Г.Н. Высоцкого и др. о связях живых и косных тел природы, а также идей В.И. Вернадского о планетарной роли живых организмов. Биогеоценоз в понимании В.Н. Сукачева близок по своему содержанию к экосистеме А. Тенсли, но отличается континуальностью своего объема. Если биогеоценоз представляет собой элементарную ячейку биогеосферы, характеризующуюся границами исторически сложившихся растительных сообществ, то экосистема – понятие безразмерное и может охватывать пространство любой протяжённости – от маленькой лужицы до биосферы в целом.

Биогеоценоз согласно В.Н. Сукачеву обычно применим к наземным системам (в биогеоценозах обязательно наличие основного звена – фитоценоза): однородные участки леса, луга, степи, болота и т.п.

В отличие от биогеоценоза экосистемы могут и не иметь растительного звена, например экосистемы, формирующиеся на базе разлагающейся органики, гниющих в лесу деревьев, трупов животных и т.п. В них достаточно присутствие зооценоза и микробоценоза или только микробоценоза, способных осуществлять круговорот веществ.

*Таким образом, каждый биогеоценоз может быть назван экосистемой, но не каждая экосистема относится к рангу биогеоценоза.*

Чтобы снять возникающие терминологические неясности, русский учёный В.Н. Дылис определил биогеоценоз как экосистему, но только в рамках фитоценоза.

Биогеоценозы и экосистемы могут различаться и по продолжительности своего существования. Любой биогеоценоз потенциально бессмертен, поскольку все время пополняется энергией за счет деятельности растительных фото- или хемосинтезирующих организмов. В то же время экосистемы без растительного звена заканчивают свое существование одновременно с высвобождением всей содержащейся в них энергии в процессе разложения субстрата.

Несмотря на то, что В.Н. Сукачев прямо указывал на диалектическое единство биоценоза и биотопа, все же внутреннее содержание терминов «экосистема» и «биогеоценоз» не идентично. Понятие экосистема шире и полностью охватывает понятие биогеоценоз, что определяет «биогеоценоз» как частный случай экосистем.

Вместе с тем, будем иметь в виду, что термины «экосистема» и «биогеоценоз» нередко рассматриваются как синонимы.

Обычно анализ экосистем сводится к рассмотрению обмена веществ и энергии в среде, оценке биомассы и биоразнообразия, подсчету обилия и частоты особей различных групп, оценке доминирования и экологической привязанности видов к своему биоценозу.

Различают два подхода, которые применяются для изучения таких сложных природных систем, как экосистемы, поскольку в ней очень трудно оценить эмерджентные свойства.

**Холистический подход.** Холизм (от гр. «*ᾠολος*» – весь, целый) – системный подход к изучению биологических объектов надорганизменных уровней. Этот подход предполагает измерение поступлений и выхода энергии и вещества, оценку совокупных и эмерджентных свойств целого (см. п. 7.2), а затем, в случае необходимости, провести анализ его составных частей.

Основоположником этого направления в экологическом анализе считается Е. Бирдж, но свое развитие он получил в трудах выдающегося американского эколога Дж. Хатчинсона. При таком подходе, например, изучается не то, что происходит в озере, а то, какие энергетические потоки идут в озеро, а какие выходят. По сути, озеро представляет собой «черный ящик». Но по информации на входе и на выходе можно судить о процессах, протекающих в «ящике».

Сторонником холистического направления был и В.И. Вернадский, понимавший под «биокосным телом» экосистему.

Термин «холизм» используется в экологии для обозначения принципа целостности. С положениями холизма тесно связано понятие синергии, часто используемое в настоящее время. В экологии синергия проявляется, например, при действии двух экологических факторов (температура и влажность), в результате чего возникает новый фактор, качество которого не сводится ни к температуре, ни к влажности.

**Редукционистский подход.** Редукционизм (от лат. «*reducere*» – возвращать) – подход к изучению сложного объекта путем его анализа с разложением до простых составляющих, без учета эмерджентности свойств объекта. Подход основывается на изучении сначала свойств основных частей, а затем эти свойства экстраполируются на систему в целом. Основоположником подхода является лимнолог С. Форбс (1887), применивший его при изучении озерных сообществ микроорганизмов и назвавший озеро как «микрокосм» (аналог экосистемы). Форбс писал: «Мы рассуждаем о частях системы и пытаемся построить на них целое» (цит. по: Одум, 1986). Но при таком иерархическом подходе могут быть утрачены новые свойства систем, возникающие при сильных взаимодействиях.

Экосистемы действительно имеют все главные свойства систем – целостность, прямые и обратные связи между структурными элементами, способность к саморегуляции, единство во взаимодействии со средой. Однако по сравнению с организмами они гораздо менее целостны и иерархичны, что отражено в современных их классификациях. Экосистемы не имеют достаточно четких границ и лишены специально оформленных механизмов саморегуляции и адаптации, менее упорядоченно изменяются во времени.

Таким образом, степень системной организованности экологических систем с позиций холистского подхода обычно завышается, а с позиций редукционистского подхода – недооценивается.

Важно понять, что холизм и редукционизм – лишь две ступени в нескончаемой иерархической лестнице познания. Эти два взаимодополняющих подхода на описательном этапе развития экологии дополняли друг друга. При этом, редукционизм может быть полезен в предсказательном плане, а холизм – в объяснительном. Изучая конкретную экосистему, следует всегда стремиться к реальной оценке ее системной организованности. Это позволит вести экологические исследования без

методологической предубежденности при рациональном сочетании методов холизма и редукционизма, уделяя внимание при этом и таким подсистемам, как организм, популяция и сообщество, и такой надсистеме, как биосфера.

На современном этапе развития экологических знаний все чаще используются экспериментальные методы и методы моделирования. Эксперимент заключается в том, чтобы нарушить структуру экосистемы и тем самым, наблюдая за ее поведением, проверить свои гипотезы относительно ее структуры и функционирования, предсказать ее поведение на будущее.

Помимо вмешательства в экосистему можно создавать модели экосистем и манипулировать с ними, исходя из положения, что экосистема не может существовать, если в ней не происходит круговорот веществ и в нее не поступает энергия.

На рисунке 7.3 буквами  $P_1$  и  $P_2$  обозначены два свойства, которые при взаимодействии ( $I$ ) дают некое третье свойство  $P_3$  (или влияют на него), когда система получает энергию от источника  $E$ . Обозначены также пять направлений потоков вещества и энергии ( $F$ ), из которых  $F_1$  – вход, а  $F_6$  – выход из системы как целого.

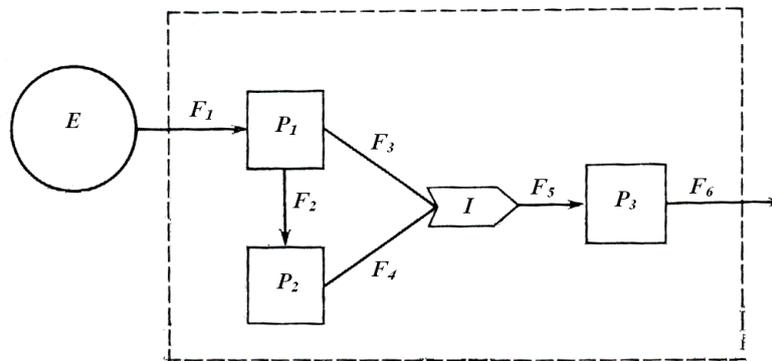


Рис. 7.3. Блоковая схема взаимодействия четырех основных компонентов, которые должны учитываться при моделировании экологических систем:  $E$  – движущая сила (в экосистемах – энергия Солнца),  $P$  – свойства,  $F$  – потоки (в экосистемах – вещество, продукция),  $I$  – взаимодействие потоков (по: Одум, 1986)

Таким образом, в работающей модели экологической ситуации имеется как минимум четыре компонента, а именно: 1 – источник энергии; 2 – свойства (переменные состояний); 3 – направления потоков, связывающих свойства между собой и с действующими силами через потоки энергии и вещества; 4 – взаимодействия или функции взаимодействия там, где взаимодействуют между собой силы и свойства, изменяя, усиливая или контролируя перемещения веществ и энергии или создавая эмерджентные свойства.

Можно представить, что данная модель описывает функционирование лугопастбищной экосистемы, в которой  $P_1$  – зеленые растения, превращающие солнечную энергию  $E$  в пищу. Тогда  $P_2$  – растительноядное животное, поедаю-

щие эти растения, а  $P_3$  – всеядное животное, которое поедает как растения, так и растительноядных животных.

Взаимодействие  $I$  может представлять несколько возможных вариантов. Это может быть случайный «переключатель», если наблюдения над вполне реальной природной ситуацией показали, что всеядное животное  $P_3$  питается  $P_1$  и  $P_2$  без разбора в зависимости от их доступности.

Второй вариант –  $I$  имеет постоянное значение, например,  $P_1$  поставляет для  $P_3$ , скажем, 80%, а  $P_2$  – 20% независимо от их запасов. Либо  $I$  может быть сезонным переключателем в том случае, если  $P_3$  в один сезон питается растениями, а в другой животными. И, наконец,  $I$  может быть пороговым переключателем, если  $P_3$  предпочитает животную пищу и переключается на растения только в том случае, когда уровень  $P_2$  ниже допустимого порогового значения.

На рисунке 7.4 дана очень упрощенная схема системы с сильной обратной связью (петлей управления), в которой выход компонента, находящегося «ниже», или часть этого выхода направляется обратно и влияет на «верхние» компоненты, т.е. управляет ими. В случае экосистемы обратную связь может оказывать «нижний» хищный организм  $C$ , уменьшающий численность «верхних» растительноядных животных или растений ( $B$  и  $A$ ) в пищевой цепи (вспомним математическую модель Лотки-Вольтерры).

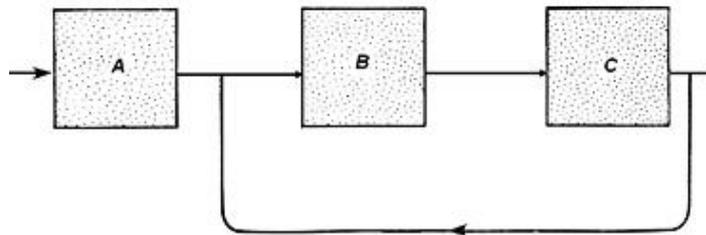


Рис. 7.4. Блоковая модель с петлей обратной связи (управляющей петлей), которая превращает систему в частично замкнутую (по: Одум, 1986)

Любая абстрактная модель должна включать, как минимум, три важнейших компонента: 1 – анализируемое пространство (границы системы), 2 – подсистемы (компоненты или элементы, например, биоценоз и биотоп в случае экосистемы), 3 – временной интервал наблюдения. Если правильно подобраны все компоненты, можно выдвигать гипотезу для проверки модели.

## 7.2. Свойства экосистем

Экосистема, согласно общей теории систем Л. Фон Берталанфи, должна обладать двумя фундаментальными свойствами – эмерджентностью и инвариантностью.

Из **инвариантности** экосистем следует чрезвычайно важный вывод: ни один элемент экосистемы, в абсолютном смысле термина, не может существовать вне экосистемы.

Несмотря на то, что *набор биотических компонентов в экосистеме случаен* (те, кому позволят существовать в данной ситуации факторы среды), экосистема представляет некое *единство функционально взаимосвязанных компонентов*.

По мере объединения компонентов как среды, так и биоты в экосистему у нее формируются новые свойства, отсутствующие у слагающих ее компонентов. Такие качественно новые, *эмерджентные* (системные) свойства экосистемы нельзя предсказать только лишь исходя из свойств отдельных компонентов. Так, например, водород и кислород, соединяясь вместе, образуют воду – жидкость, не похожую по своим свойствам на составляющие ее газы.

Можно привести пример и в области экологии действия принципа эмерджентности (Одум, 1986). Некоторые водоросли и кишечнополостные животные, совместно эволюционируя, образуют систему кораллового рифа. При этом возникает механизм эффективного круговорота элементов питания, позволяющий такой комбинированной системе поддерживать высокую продуктивность даже в водах с очень низким содержанием этих элементов.

Ярким примером является лишайник, представляющий целостную комбинацию микроскопических гриба и водоросли, свойства которого никак нельзя описать только лишь свойствами слагающих компонентов.

Каждый структурный уровень экосистемы характеризуется, кроме общих системных свойств, и своими свойствами, присущими только ему, а также обладает и суммой свойств тех подсистем, которые входят в него. Так, например, сообщество организмов распадается на конкретные популяции и, следовательно, такие популяционные характеристики, как численность, смертность, рождаемость, видовые взаимоотношения будут являться и свойствами данного уровня. Хорошим примером в этом отношении могут быть консорции биоценозов биомов, лесная экосистема с присущей ей вертикальной структурой – ярусностью.

Этот хорошо известный принцип холизма о несводимости свойств целого к сумме свойств его частей, по мнению Ю. Одума (1986), «...должен служить первой рабочей заповедью для эколога». Но, как подчеркивалось выше, этот принцип должен использоваться с очень большой долей осторожности.

С точки зрения рельефа местности, а также и климатической, ботанической и зоологической, почвенной, гидрологической и геохимической экосистема в известной степени *однородна*.

Интенсивность *обмена вещества и энергии* между компонентами экосистемы – круговорот веществ – составляет одно из ее отличительных свойств, делая ее относительно замкнутой, но в термодинамическом отношении экосистема относится к *открытым* системам.

Экосистемам присуща и некоторая относительная *стабильность* на каком-то временном отрезке.

Элементами, поступающими в экосистему, являются солнечная энергия, минеральные вещества почвы и газы атмосферы, вода. Выходящими элементами, покидающими экосистему, являются тепло, кислород, углекислый газ и другие газы, перегной и биогенные вещества, переносимые водой, и т.д.

Функционирование (жизнедеятельность) экосистемы определяется тремя основными компонентами:

- сообщество организмов (состав которого определяется экологическими факторами);
- поток энергии;
- круговорот веществ.

К этим компонентам следует отнести и возникающую энергетическую управляющую петлю обратной связи.

Компоненты и процессы, обеспечивающие функционирование экосистемы, показаны на рис. 7.5. На этой довольно упрощенной схеме показано взаимодействие перечисленных выше обязательных компонентов экосистемы. Поток энергии ( $E1$ ) направлен всегда в одну сторону. Часть поступившей энергии ( $E1$ ) и элементов питания ( $E2$ ) преобразуется биотическим сообществом ( $Bio$ ) и переходит на качественно более высокий уровень, трансформируясь в органическое вещество и создавая его запасы ( $S$ ). Это органическое вещество представляет более концентрированную форму энергии, чем солнечный свет. Но большая часть энергии в результате прохода через экосистему деградирует и покидает ее в виде низкокачественной тепловой энергии ( $E4$ ).

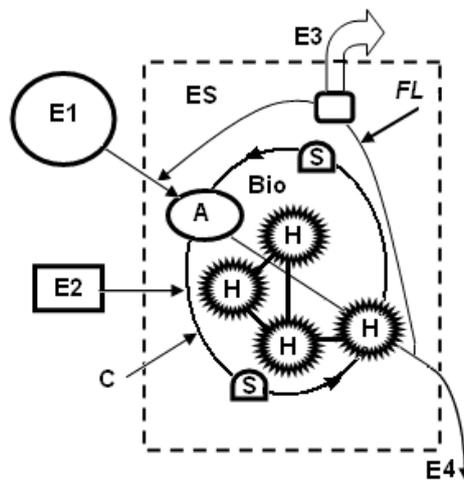


Рис. 7.5. Функциональная схема экосистемы. Ее составляют четыре основных компонента – поток энергии, круговороты веществ, сообщество и управляющие петли обратной связи. Сообщество представлено в виде пищевой сети, состоящей из автотрофов ( $A$ ) и гетеротрофов ( $H$ ), запасы питательных веществ обозначены буквой  $S$ . Другие обозначения:  $E1$  – поток энергии, направленный в одну сторону (Солнце);  $E2$  – импорт вещества (элементов питания и организмов);  $E3$  – экспорт запасенной энергии (органического вещества и организмов);  $E4$  – отток бесполезной энергии (тепла),  $C$  – круговорот веществ;  $Bio$  – биотический компонент экосистемы  $ES$ ;  $FL$  – энергетическая управляющая петля обратной связи; пунктиром показаны границы экосистемы (по: Одум, 1986, с изм.)

Энергия может накапливаться, затем высвобождаться или экспортироваться (ЕЗ), как показано на рис. 7.5, но ее нельзя использовать вторично.

В отличие от энергии элементы питания, в том числе биогенные элементы и вода, могут использоваться многократно.

Следует добавить, что между живым и неживым, включающим также следы жизнедеятельности и продукты распада живого вещества, элементами всегда существует информационный обмен, поэтому биотический и абиотический элементы экосистемы хранят **информацию о состоянии внешней среды**. Это уникальное свойство экосистем используют палеонтологи, что и предпринимал великий Ламарк в своих исследованиях. Информация о былых состояниях биосферы, хранящаяся в осадках, создает основу для палеоэкологических и палеогеографических реконструкций. Большинство экосистем сложилось в ходе длительной эволюции и являются результатом приспособления видов к окружающей среде.

Экосистемы также обладают свойством **саморегуляции** и способностью **противостоять**, по крайней мере, в известных пределах изменениям окружающих условий и резким колебаниям плотности популяций.

Если принять, что в экосистеме организмы не только приспособлены к среде, но и сами приспособливают геохимическую среду к своим биологическим потребностям, развитие такого единства приобретает коэволюционный характер.

**Гипотеза Геи.** Организмы постоянно изменяют физическую и химическую природу инертных веществ, отдавая в среду новые соединения и источники энергии. Так, например, состав морской воды и поверхностных осадков моря в значительной мере определяется активностью морских организмов. Огромные площади океанического дна заняты диатомовыми и фораминиферовыми илами. Океан представляет собой огромное хранилище углекислого газа в виде карбонатов, созданных не без участия скелетных микроорганизмов, моллюсков и других животных. До сих пор не понятен процесс циклического повышения  $\text{CO}_2$  в атмосфере Земли, ведущий, возможно, к парниковому эффекту. Добавим к этому огромные запасы угля и нефти в недрах планеты, обширные территории торфяников.

Растения и животные способны менять целые ландшафты. Они создают почвы, коралловые острова-атоллы, рифы. И, главное, растения контролируют состав нашей атмосферы. Такое распространение биологического контроля на всю планету натолкнуло физика Дж. Лавлока и микробиолога Л. Маргулис на формулировку **гипотезы Геи** (от греч. Гея – Земля), согласно которой организмы, особенно микроорганизмы, вместе с физической средой образуют сложную систему регуляции, поддерживающую на Земле условия, необходимые для жизни. Гипотеза Геи предполагает совершенно иной подход к причинам и факторам возникновения жизни на Земле. Если традиционно допускают, что явная жизнь на Земле появилась после того, когда возникла сначала атмосфера со значительным содержанием в ней кислорода (точка Пастера), то согласно гипотезе Геи образование кислорода в атмосфере в целом обязано жизнедеятельности простых организмов. Именно организмы в бескислородной среде сыграли важную роль в регуляции геохимической среды, которая и стала благоприятной для них.

По-видимому организмы и стали источниками выделения кислорода в атмосферу ранней Земли. Своё предположение авторы гипотезы подтверждают ссылкой на то, что на близких к Земле планетах Марсе и Венере их атмосфера состоит соответственно на 95 и 98% из углекислого газа, кислорода на Марсе содержится 0,13%, а на Венере замечены лишь его следы. Примерно такая же картина наблюдалась бы на безжизненной Земле.

### 7.3. Типы и иерархия экосистем

**Типы и иерархия экосистем** чрезвычайно сложны, поскольку само понятие экосистемы не имеет ранга и размерности. По-видимому, нет и безальтернативного понимания причин и механизмов, скрепляющих единство экосистем, не говоря уже о межвидовых взаимоотношениях. Найти элементарную единицу их классификации трудно. Р. Дажо (1975), изучавший дискретность экосистем, выделял микро-, мезо- и макроэкосистемы, указывая при этом, что термин «экосистема» одинаково применим к биоценозам и соответствующим биотопам самого различного размера и пространственной организованности.

По-видимому, это та же проблема, которая возникает и при классификации биоценозов, поскольку биоценоз, сформировавшийся в конкретных условиях среды, может формировать облик экосистемы. С другой стороны, для классификации экосистем можно использовать среды жизни, ландшафтные, геоморфологические и географические характеристики. Это могут быть экосистемы пруда, озера, моря, океана, леса, тундры, луга, болота, болотной кочки и т.п.

Экосистемы могут подразделяться на длительно существующие и временные (например гниущее дерево, лужица после дождя).

Если экосистемы выделены по типу биотопа, то это уже в какой-то мере ведет к перекрытию пространственных единиц. Избежать этого можно при выделении экосистем по типу адаптивных зон, представляющих достаточно крупные подразделения биосферы (рис. 7.6).

Характер наземных экосистем в основном определяется растительностью. Действительно, растения теснейшим образом зависят от климата, и характер растительного покрова его достаточно хорошо отражает. Кроме того, не следует забывать, что в наземных экосистемах именно растительность образует большую часть биомассы. Отсюда понятно, почему основные сухопутные биомы обозначаются по названиям составляющих их растительных формаций.

Морские экосистемы по сравнению с наземными в меньшей степени зависят от климата. Они характеризуются глубиной дна и вертикальным размещением организмов. Важнейшее значение, в большей мере определяющее их жизнедеятельность, имеет тот факт, что фотосинтез возможен лишь в поверхностных водах океана, где и сосредоточена огромная масса фитопланктона.

Воды пресные, как правило, неглубоки, и этот фактор в них утрачивает свою значимость; зато ведущим фактором в этих экосистемах становится быстрота циркуляции воды. По этому признаку различают текучие и стоячие воды (озера, пруды и лужи).



Рис. 7.6. Классификация экосистем (по: Потапов, 2004)

Каждая экосистема как по видовому составу и численности биологических видов, так и по своей энергетике неповторима. Поэтому классификация экосистем очень пластична. Четких границ между экосистемами, как правило, нет. Между соседними экосистемами, как и между биоценозами, всегда есть переходные зоны – экотоны.

Как мы уже говорили, термин «экосистема» применим к взаимодействию биоценозов и биотопов различного размера. При этом различают:

- микроэкосистемы, подобные стволу погибшего дерева;
- мезоэкосистемы, например лес или пруд;
- макроэкосистемы, такие как океаны;
- мегаэкосистемы, биосфера, объединяющая все существующие экосистемы.

Экосистемы классифицируются и по другим признакам. Например, выделяют естественные и искусственные экосистемы. Широко используется классификация по планетарным климатическим зонам или по конкретным ландшафтно-географическим зонам (биомы). *Напомним, что биомы, как операционные единицы высокой иерархии, применимы только для наземных экосистем.*

Обычно классификация экосистем основывается на таком ярком признаке, как среда жизни, с дальнейшей детализацией по физико-географическим или иным критериям (рис. 7.6). Ключевой формой, позволяющей разграничивать и узнавать биомы, является жизненная форма растений климаксной стадии. Так, например, климаксная растительность степного биома – злаки, тундры – кустарниковые березы.

Различают по средам жизни следующие типы биомов:

- наземные биомы (тундра, бореальные хвойные леса, листопадный лес умеренной зоны, степь, саванна, пустыня, вечнозеленый тропический дождевой лес);
- пресноводные экосистемы (стоячие, текущие, заболоченные);
- морские экосистемы (пелагические, прибрежные, бентические, планктонные).

### Основные типы биомов Земли

*Биомом* называется совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне (природной зоне). Распределение биомов, представляющих крупные иерархические единицы биосферы, подчинено широтной (высотной) географической зональности (рис. 7.7, 7.8). Поэтому климат играет главную роль в закономерном распределении биомов на планете. Если биом это экосистема, то его биотопическим элементом является биохор. Биом **характеризуется определенным типом структуры** сообщества, отражающим комплекс адаптаций к условиям среды. Формирование современных биомов прошло достаточно длительную эволюцию, начиная с неогенового периода, и было подчинено геологической эволюции Земли. Наиболее существенное влияние на формирование наземных биомов оказал антропогенный период. Он длился последние 2 млн лет геологической истории и характеризовался резкими и периодическими климатическими изменениями. Последнее оледенение, завершившееся всего 10–12 тыс. лет назад, сопровождалось регрессией Мирового океана до -130–140 м (от современного уровня), что вызывало резкие ландшафтные перестройки в прибрежных зонах, особенно в зонах окраинных морей западной части Тихого и Северного Ледовитого океанов.



Рис. 7.7. Зависимость растительности от климатической зональности Земли (по: Николайкин и др., 2003)

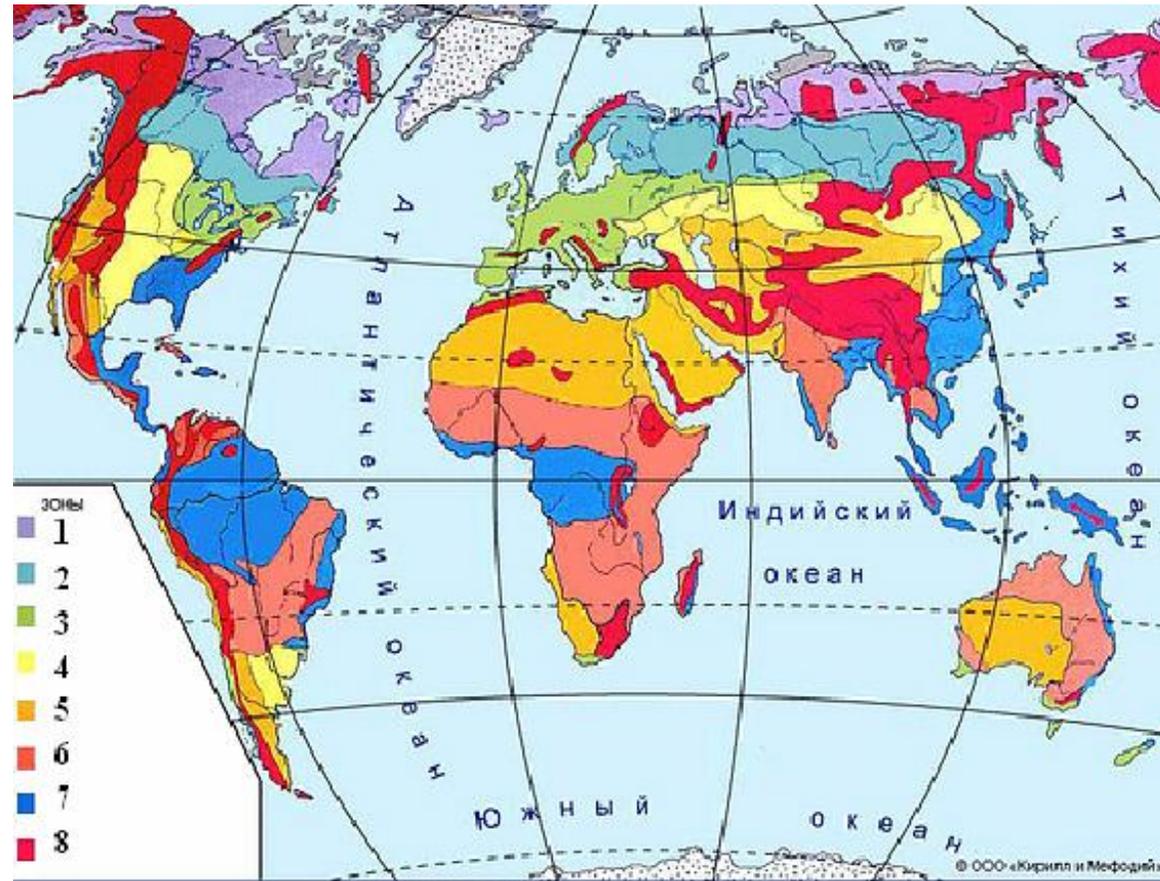


Рис. 7.8. Распространение основных биомов Земли: 1 – тундры и лесотундры, 2 – хвойных лесов, 3 – широколиственных лесов, 4 – лесостепей и степей, 5 – полупустынь и пустынь, 6 – саванн и редколесий, 7 – влажных тропических лесов, 8 – области высокой поясности (из: <http://geo-tour.net/Interesting/interesting.htm>)

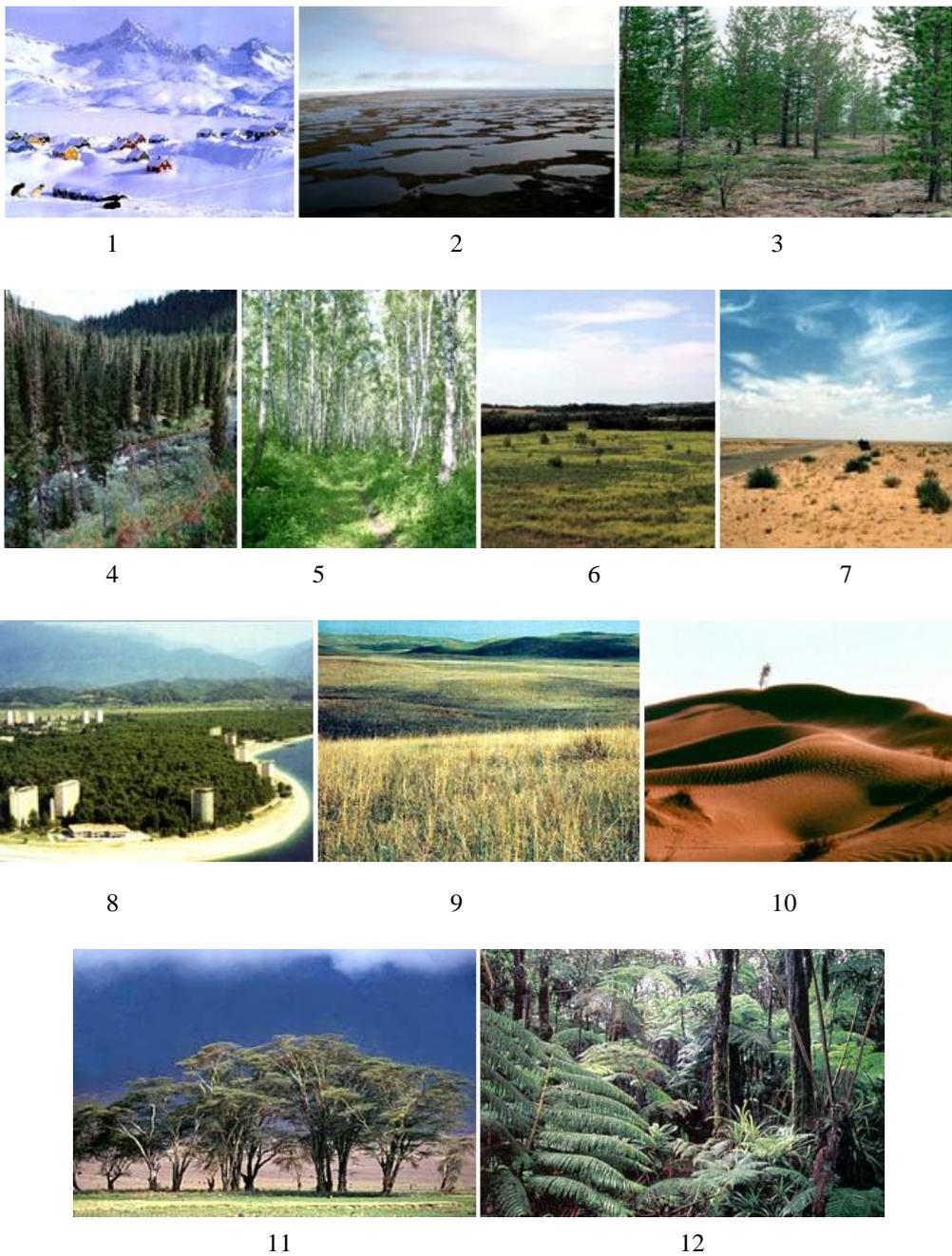


Рис. 7.9. Основные биомы суши: 1 – арктическая пустыня (Гренландия),  
 2 – тундра (Якутия), 3– лесотундра (Хибины), 4 – тайга (Саяны),  
 5 – широколиственный лес (Красноярский край), 6 – степь (Ставрополье),  
 7 – пустыня (Гоби), 8 – вечнозелёный лес (Абхазия), 9 – прерии (Небраска),  
 10 – пустыня (Каракумы), 11 – саванна (Танзания), 12 – влажный тропический  
 лес (Южная Америка) (из: <http://biology.ru/course/design/index.htm>)

Существуют следующие основные **типы биомов** (по Одуму, 1986): арктическая и альпийская тундры, северные хвойные леса (тайга), листопадные леса умеренной зоны, степи умеренной зоны, тропические степи и саванны, чапарель и жестколиственные леса, пустыня, полувечнозеленые сезонные тропические леса, тропические дождевые леса, тропический скраб, горные биомы.

Специфика формаций определяется, главным образом, характером растительности. Различают **формации открытые** (тундра, пустыни, степи и саванны) и **закрытые** (леса).

**Тундра.** Самые высокие широты вокруг полюсов планеты заняты тундрой, для которой характерно полное отсутствие древесной растительности. Последняя не может существовать из-за слишком короткого лета и сурового климата. Напомним, что лес требует средней температуры не ниже +10°C в течение четырех месяцев. В глубине почвы господствует вечная мерзлота. Оттаивает только ее поверхностный слой на несколько летних недель. Будучи, таким образом, непроницаемой для воды, почва создает условия для образования обширных болот (марей).

Тундра арктической подобласти тянется почти непрерывной полосой вокруг Северного полюса. Ее растительность при продвижении к югу становится постепенно богаче.

На Крайнем Севере растут только мхи и лишайники, а южнее встречаются уже карликовые кустарники (ива, береза, вереск). Промежуточная зона занята сфагновыми и осоковыми торфяниками, которые простираются почти до полярного круга.

Крупные млекопитающие (северный олень и овцебык) часто живут здесь стадами. Фауна небогата, число оседлых видов невелико.

Мелкие грызуны (в первую очередь лемминги) не впадают в спячку и передвигаются зимой под снегом. Птицы, в основном водоплавающие, живут здесь, как правило, только летом, прилетая в тундру на гнездовья. Они питаются морской фауной и насекомыми (в основном двукрылыми). Обильны насекомые, особенно кровососущие (гнус), размножающиеся в огромных количествах и являющиеся настоящим бедствием.

Пищевые цепи сравнительно коротки, поэтому изменение одного из трофических уровней сильно отражается на других, вызывая резкие колебания численности. Считается, что тундровые экосистемы уязвимы и хрупки, особенно под антропогенным воздействием.

Антарктическая тундра занимает очень небольшую площадь, хотя и расположена в более низких широтах. Но южное полушарие холоднее северного, и Антарктида почти полностью покрыта льдами. Тундра занимает часть Патагонии и Новой Зеландии, а также субантарктические острова. Наземные млекопитающие вообще отсутствуют, но много морских птиц, прилетающих сюда на гнездовья в период южного лета. Торфяники покрыты не сфагнумом, а другими мхами. В тундре широко распространено зонтичное растение *Azorella* – растет отдельными подушками на голой почве или среди мхов и злаков.

**Тайга.** Этим термином обозначают хвойные леса, простирающиеся в Голарктике в виде огромного пояса к югу от тундры. На Земле около 10% суши занято тайгой. Образование этого биома обусловлено холодным климатом, подчас в основном сходным с климатом тундры. Этот биом сложился в условиях относительно короткого безморозного периода (около четырех месяцев), холодных зим с устойчивым снежным покровом и количеством осадков, превышающим испарение.

Зимы здесь очень суровые, но лето достаточно теплое, чтобы могла развиваться древесная растительность. Очень густой хвойный лес задерживает большую часть света в течение круглого года и поэтому подлесок развит слабо. Разложение хвой и идет медленно и создает своеобразную почву. Из-за холодов, свирепствующих большую часть года, рост деревьев также происходит медленно. Встречаются обширные торфяники.

Древесный ярус составляют преимущественно хвойные породы деревьев, однако в местах пожаров и вырубок растут производные лиственные леса (в основном березовые и осиновые).

Развитие кустарникового и травяного яруса зависит от освещенности под пологом леса. В еловых и пихтовых лесах подлесок развит слабо, но в сосновых и лиственничных он хорошо выражен.

Фауна крупных животных бедна как в видовом, так и в численном отношении, что благоприятствует большим колебаниям численности. Здесь обитают характерные для всей лесной зоны млекопитающие: лось, медведь, рысь, соболь, куница, белка, барсук, бурундук и др. Типичные птицы: глухарь, рябчик, кедровка, клесты, дятлы, совы и пр. Множество насекомых связано с хвойными деревьями: сосновый шелкопряд, жуки-усачи, короеды, чешуекрылые, таежные виды муравьев и др. Обильны кровососущие двукрылые.

В тайге сосредоточены значительные ресурсы древесины, пищевого и лекарственного сырья, ведется интенсивный охотничий промысел.

**Широколиственный лес** умеренного пояса образован в основном лиственными породами. Они покрывают всю среднюю Европу к югу от тайги (теперь они сильно вырублены и уступили место посевам сельскохозяйственных культур), восток США, а также часть Китая и Японии. Под воздействием деятельности человека эти леса постоянно отступают. Существование лиственных лесов связано с умеренным климатом, четко выраженными сезонными периодами, высокой влажностью, равномерно распределяющейся по месяцам года.

Фауна весьма разнообразна. В нее входят олени, мелкие грызуны, а в прошлом крупные хищники. По сравнению с таежными лесами, здесь увеличивается количество и видовое разнообразие птиц и насекомых.

Осенний листопад образует богатую подстилку, в которой обитают многочисленные и разнообразные организмы-деструкторы. В подстилке развивается также богатая энтомофауна ксилофагов, фитофагов и микрофагов с их паразитами. Это жуки, бабочки, двукрылые и перепончатокрылые.

Главные доминирующие породы деревьев – лиственные. Ярусность хорошо выражена. Лиственные леса также являются объектом интенсивной хозяйственной деятельности человека.

В странах со средиземноморским климатом – четко выраженной сезонностью, мягким летом и зимой, осадками, выпадающими преимущественно в зимнее время, – лес принимает иной вид: это так называемое редколесье. В нем господствуют вечнозеленые породы – сосны, вечнозеленые дубы, кедры, земляничник, эвкалипты и т.п. В летнее время эти леса часто страдают от пожаров, распространению которых способствует сухой кустарниковый подлесок и подстилка, легко накапливающаяся ввиду того, что сухость подавляет деятельность деструкторов. После распахки и орошения редколесье может быть успешно превращено в район садоводства.

В различных странах и на различных континентах эти леса заселены разными видами и имеют разные названия. В Средиземноморье – это *маки* или *гаррига*, в Калифорнии и Мексике – *чапарель*, на южном побережье Австралии – *меллескраб*. Растительность в этих местах богатая. На крайнем юге Африки произрастает по меньшей мере 500 эндемичных родов цветковых растений, что дало основание ботаникам выделить этот район в особую фитогеографическую область.

Фауна млекопитающих и птиц по сравнению с соседними лесами умеренного пояса беднее. Зато гораздо разнообразнее представлены рептилии. Энтомофауна очень богата и разнообразна. В некотором отношении она даже наминает фауну тропических областей.

**Степи** – это тип биома, который сложился в условиях продолжительного жаркого лета и более-менее холодной зимы при количестве осадков от 200 до 500 мм в год. Для почв характерно образование значительного по толщине плодородного слоя.

Степи занимают огромные пространства в областях с умеренным климатом в Евразии, а также образуют высотный пояс в горах. Аналогами степей в Северной Америке являются *прерии*, в Южной Америке – *пампасы*.

Для степей характерно преобладание злаков, у которых корни достигают большой длины и способны проникать в глубь почвы. Это собственно степи Азии, простирающиеся широкой полосой, прерии Северной Америки и пампасы Южной Америки. Они покрывают обширные районы в Австралии. Степи располагаются в основном во внутренних частях континентов, отличающихся сильными колебаниями температуры.

Отличительная черта степей – приуроченность осадков к одному сезону и повышенная сухость в остальное время года, что препятствует развитию древесной растительности. Из растений преобладают многолетние морозо- и засухоустойчивые травы (преимущественно злаки).

Степь служит местообитанием крупных стадных копытных – диких лошадей, газелей, бизонов и их аналогов – кенгуру и грызунов, живущих в норах. У каждой из этих групп имеются свои хищники. Здесь много птиц, которые, подобно страусам, утратили способность к полету и приспособились к быстрому бегу; богата фауна двукрылыми. Степи служат излюбленным местообитанием перелетной саранчи.

Если степи представляют собой ландшафты умеренного климата, то *саванны* размещаются в более теплых и влажных тропических районах, но с длительным сухим сезоном. Колебания температуры в саваннах выражены гораздо

слабее. Здесь также доминируют злаки, но среди них растут группы кустарников и даже редко разбросанные деревья, хорошо приспособленные к сухому сезону. Саванна покрывает большие пространства в Южной Америке, Австралии и особенно в Африке. Незаметно она переходит в тропический лес по мере того, как сухой сезон теряет четкость своих границ.

Степи широко используются человеком для развития земледелия и пастбищного скотоводства, в результате чего сейчас они почти полностью освоены и преобразованы в сельскохозяйственные угодья.

**Пустыни.** Если в тундре лимитирующим фактором является холод, то в пустыне им оказывается сухость. Причины сухости, вызываемой отсутствием осадков, могут быть различны: она создается, например, высоким барометрическим давлением, господствующим в течение длительного периода, или задержкой дождевых облаков горными цепями.

Количество осадков здесь не превышает 200 мм в год (при высокой испаряемости). Пустыни занимают примерно треть территории суши на всех материках. Доля покрытой растительностью площади не превышает 10–20%. В наиболее засушливых областях высшие растения и вовсе отсутствуют на значительных площадях.

Растительность пустынь редкая. В ней преобладают многолетние растения, способные удерживать воду, или растения, подолгу находящиеся в состоянии покоя на стадии семян, но быстро вырастающие после случайного дождя.

Первичная продуктивность очень низка и всецело зависит от осадков. В зависимости от того, насколько климат холоден или жарок, между пустынями, с одной стороны, степями и саваннами – с другой, имеются все типы переходов.

Растения пустыни приспособлены к длительному существованию при минимальных запасах влаги (например кактусы, опунции и молочаи, запасующие влагу в теле растения, или саксаул, имеющий очень длинный корень, достигающий водоносных слоев).

Исключение составляют **арктические пустыни**, зависящие не от сухости климата, а от низких температур. Там обитают преимущественно мхи и лишайники.

Вся фауна пустыни приспособлена к нехватке воды. Иногда эти приспособления оказываются весьма удивительными. Многие млекопитающие, например грызуны, живут под землей и выходят на поверхность только ночью.

В целом же, для пустынной фауны характерно довольно большое число видов млекопитающих, в основном грызунов (тушканчики, суслики, песчанки и др.). Встречаются копытные (кулан, джейран) и хищники (волк, койот, корсак, барханный кот и др.). В пустынях Евразии обитают верблюды, а в Южной Америке – вилкунья и гуанако (в одомашненном состоянии соответственно альпака и лама).

Из птиц интересны дрофа-красотка, рябчики, жаворонки. Много пресмыкающихся, насекомых и паукообразных. Площадь пустынь постоянно увеличивается как по естественным причинам, так и под влиянием деятельности человека.

Весьма многочисленны рептилии. Насекомые представлены только прекрасно приспособленными формами, среди которых особое место занимают жуки семейства чернотелок; многочисленны также прямокрылые и двукрылые.

Встречаются и нуждающиеся в воде термиты. Они выживают здесь благодаря тому, что способны прокладывать коридоры и добывать воду с больших глубин.

Надо отметить, что активность деструкторов (например бактерий) очень невелика, поскольку им нужна в больших количествах вода. То же явление наблюдается и в тундре, но там их деятельность сильно снижает холод.

**Влажные тропические леса.** Тропический лес – это изумительная формация, покрывающая обширные экваториальные пространства в Южной Америке, Центральной Африке, Юго-Восточной Азии, Новой Гвинее и Океании. Они занимают площадь примерно 30 млн кв. км, развиваются в условиях избытка влаги и тепла.

Климат не меняется на протяжении всего года, поэтому сезонные колебания температуры слабее суточных. Осадки обильны во все сезоны года, которые могут лишь слегка различаться по равномерности их выпадения.

Под покровом огромных деревьев создается затененный, влажный и удивительно постоянный микроклимат. Равновесие тропического леса очень не прочно. В случае порубок он восстанавливается медленно и с большим трудом.

Растительность чрезвычайно богата. Распространены древесные виды растений, которые преобладают над травянистыми. Деревья цветут, плодоносят и сменяют листья на протяжении всего года. Ярусы древостоя практически не выражены, кустарники чаще всего отсутствуют, травяной покров беден.

Фауна также чрезвычайно богата. Это связано с древностью формации, достигшей высокой степени дифференциации. Млекопитающие, птицы, рептилии и амфибии представлены большим числом видов с сильными когтями, цепкими конечностями и хвостом; некоторые виды снабжены летательными перепонками.

Здесь произрастает около 80% всех видов растений. Особенно разнообразны деревья, кустарники, лианы и эпифиты. Травянистая растительность из-за нехватки света развита слабо. Почти все деревья вечнозеленые.

Число видов велико, но они сильно рассеяны. В отличие от лесов умеренного климата и тайги здесь редко можно встретить рядом два дерева, которые принадлежали бы к одному и тому же виду.

Из млекопитающих характерны обезьяны, в том числе человекообразные: шимпанзе, гориллы, орангутаны, гиббоны и крупные хищники: леопард, тигр, ягуар.

В распределении фауны наблюдается четкая ярусность. Причем реликтовые виды живут на земле (например тапиры и окапи). Большинство животных обитает на деревьях, а некоторые постоянно держатся возле их самых верхушек. Видовое разнообразие насекомых очень велико. Некоторые из них, особенно жуки и бабочки, достигают крупных размеров. Муравьи и термиты образуют крупные колонии. На каждом ярусе обитают многочисленные кровососущие двукрылые.

Из птиц здесь многочисленны попугаи, колибри, туканы и т.д. Много земноводных и пресмыкающихся. Часто пресмыкающиеся достигают огромных размеров (удава, питоны).

Тропические влажные леса наиболее продуктивны на нашей планете. Занимая около 6% земной суши, они дают более 28% общей продукции органического вещества. Из-за интенсивного промывания и обилия беспозвоночных и

грибов, разрушающих подстилку, почвы тропических лесов бедные. Гумуса в них значительно меньше, чем в лесах умеренной зоны.

Влажный тропический лес играет исключительную роль в нормальном функционировании и развитии всей биосферы, поддерживая ее водный и газовый режим, сохраняя разнообразие жизненных форм. В результате деятельности человека площадь тропических лесов постоянно сокращается, что свидетельствует о необходимости значительных усилий по их охране.

**Экотоны биомов.** Следует отметить, что наряду с основными типами биомов существует множество переходных вариантов: *лесотундра, лесостепь, хвойно-лиственный лес, полупустыня* и др. Особый интерес представляет *саванна* – переходная зона между тропическими лесами и пустынями.

Саванна развивается в условиях четкой смены сухого и дождливого сезонов при незначительном количестве осадков (примерно как в степи). Занимает около 40% площади Африки, встречается в Южной Америке, Южной Азии, Австралии.

Характеризуется саванна, как и степь, обилием травяного покрова. Деревья редки, далеко отстоят друг от друга, в понижениях встречаются кустарники.

Обилие растительной пищи способствует существованию богатого животного населения. Это обычно крупные травоядные животные – антилопы, жирафы, буйволы, слоны, зебры. Многочисленны также хищники – львы, гепарды и др. Много грызунов, бегающих птиц (страусов), пресмыкающихся и насекомых.

Важно отметить, что на нашей планете наблюдается смена биомов не только в широтном направлении, что обусловлено широтной географической зональностью, но и в вертикальном направлении, в результате падения температуры и влажности в атмосфере, ведущего к закономерным изменениям природных комплексов и составляющих их компонентов (рис. 7.10).

**Водные экосистемы.** Водные экологические системы имеют ряд принципиальных отличий от наземных, наиболее значимые из них следующие (Николайкин и др., 2003).

Во-первых, продуценты наземных экосистем – растения – неразрывно связаны корневой системой с биогенным фондом, формирующимся в результате жизнедеятельности растений. Продуценты водных экосистем – водоросли – разобщены с основным биогенным фондом, формирующимся около дна, будь то океан, озеро, водохранилище или пруд. В освещенном слое, составляющем при самой высокой прозрачности не более нескольких десятков метров, недостаточно биогенных солей и прежде всего фосфатов, что служит лимитирующим фактором развития живых организмов.

Во-вторых, в наземных экосистемах растения – важнейший компонент питания многих животных, в результате чего распространение последних связано с растительными сообществами. В морской среде животные (консументы) и поля фитопланктона (продуценты) разобщены. В большинстве водных биоценозов нет прямого контакта животных с живой растительностью, сосредоточенной в тонком приповерхностном слое. Масса животных живет ниже массы растений, используя продукты деструкции растительных организмов.

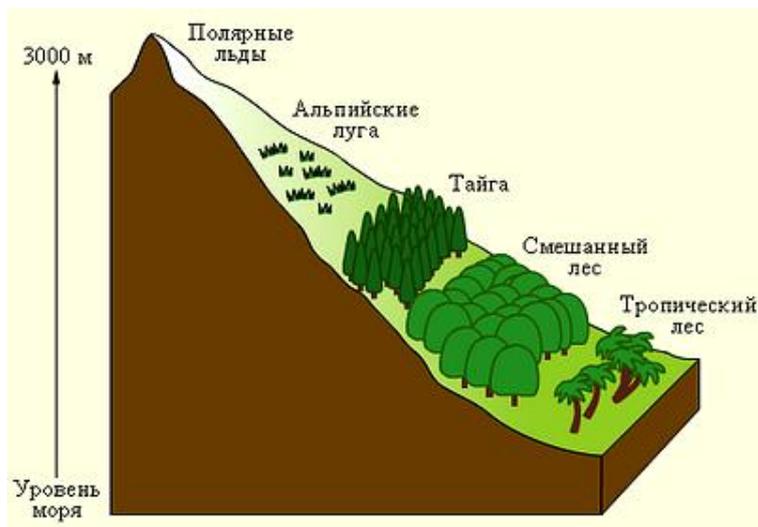


Рис. 7.10 Вертикальная смена растительности  
(из: <http://biology.ru/course/design/index.htm>)

Таким образом, в жизни водных биоценозов важнейшую роль играет группа редуцентов, которые, минерализуя эти останки, делают их доступными для автотрофных растений. С глубиной количество пищи уменьшается. По способу перемещения водные организмы делят прежде всего на планктон, бентос и нектон. По характеру вертикального распределения в грунте среди животных бентоса выделяют эпифауну – организмы, прикрепленные к грунту или передвигающиеся по нему, и инфауну – организмы, живущие в толще грунта. Животные бентоса (дна) живут на глубинах до нескольких тысяч метров. Многие виды, живущие на глубинах до 250 м, представляют собой большую хозяйственную ценность для человека; это мидии, устрицы, лангусты, омары.

В водных экосистемах продуценты в основной своей массе мелкие (фитопланктон). У них происходит частая смена поколений. Продуктивность такой экосистемы велика, но в каждый момент времени биомасса мала (прямая и обратная пирамиды продуктивности и биомассы соответственно).

Вопросы, касающиеся водных экосистем, рассмотрены нами в гл. 4, а также в подразделе 7.5.2.

**Искусственные экосистемы – агроценоз.** Интенсивная хозяйственная деятельность человека ведет к замене естественных экосистем искусственными, в первую очередь, сельскохозяйственными, или агроценозами.

В агроценозах растительный покров создается человеком и представлен обычно одним видом или сортом культивируемого растения и сопутствующими сорняками. Как и в любой экосистеме, в агроценозе существуют пищевые цепи.

Комплексы организмов, за исключением культивируемых растений, в агроценозе формируются под влиянием естественного отбора. При этом человек, создавая условия для возделываемого вида, жестко подавляет другие виды – деятельность также становится дополнительным экологическим фактором.

Агроценоз не способен длительно существовать без вмешательства человека, так как не обладает саморегуляцией. В то же время он характеризуется высокой продуктивностью, что позволяет собирать большой урожай (значительно превосходящий таковой у естественных сообществ) одного или нескольких видов (сортов) растений. Вместе с урожаем из почвы изымается большое число минеральных элементов, поэтому агроценозы нуждаются в восстановлении плодородия через внесение удобрений.

В настоящий момент сельскохозяйственные угодья занимают на планете огромные площади, и агроценозы становятся все более важными регуляторами газового режима. Для охраны окружающей среды важна правильная организация сельскохозяйственных ландшафтов, которая обеспечивала бы максимальное усвоение растениями углекислого газа и вела бы к росту урожайности культурных растений. Следует отметить, что агроценозы создаются не только в области растениеводства, но и в животноводстве и звероводстве.

Помимо агроценозов, искусственные экосистемы создаются для жизни и работы человека в космическом пространстве, а также в противоатомных убежищах. Для длительного поддержания существования человека в этих условиях необходима замкнутая система жизнеобеспечения, подобная биоценозу.

Примерный состав системы жизнеобеспечения, способной функционировать длительное время, таков: человек, автотрофные организмы, гетеротрофные организмы (для животной пищи человека), звено минерализации и утилизации отходов. В настоящий момент идет экспериментальный поиск организмов, пригодных для создания таких замкнутых искусственных экосистем. Пока в качестве автотрофов предполагают использовать тропические корнеплоды (батат и др.), а в качестве гетеротрофов – некоторых всеядных рыб и птиц.

С технической точки зрения искусственная экосистема должна состоять из следующих компонентов:

1) звено регенерации воды и газовой среды (для поддержания состава кислорода в воздухе, удаления углекислого газа, а также токсичных веществ, обогащения и регенерации воды, выделяемой организмами, и санитарно-гигиенической воды);

2) звено обеспечения пищей и синтеза пищевых продуктов;

3) звено удаления и утилизации отходов жизнедеятельности (сбор отходов, их переработка, очищение от запахов);

4) устройства конденсирования влаги из газовой среды;

5) санитарно-гигиенические устройства.

К настоящему времени создать эффективную искусственную экосистему, способную обеспечить жизнь человека в течение длительного времени, пока не удалось. Поэтому космические полеты к другим планетам и звездным системам на сегодняшний день неосуществимы.

#### **7.4. Структура экосистем**

Поскольку экосистему формируют два диалектически единых элемента – биоценоз и биотоп, образующие при взаимодействии эмерджентные свойства, то

и ее структура, в какой-то мере, будет определяться структурой биоценоза. Например, вертикальная структура лесной экосистемы определяется ярусностью биоценоза, пространственная структура биота тундры – мозаичностью тундрового биоценоза, вертикальная структура водной экосистемы – стратификацией водной массы и соответствующими организмами и т.д.

Структурные особенности биоценозов были нами рассмотрены в гл. 6. Коснемся наиболее важных структур экосистемы.

**Экологическая структура** определяется по соотношению тех или иных экологических групп видов в биоценозах, сформированных под действием конкретных факторов среды. Это могут быть группы термофилов и криофилов, планктонных организмов и бентосных, галлофилов и эврифилов и т.д.

Экологическая структура, имеет большое значение для палеоэкологических исследований. Определяя соотношение экологических групп в ископаемых сообществах, мы можем восстановить условия среды, в которых они формировались и тем самым определить генезис осадков, содержащих эти ископаемые организмы.

**Биологическая структура** определяет биологический облик экосистемы. С биологической точки зрения в составе экосистемы для ее анализа удобно выделять следующие компоненты:

– *неорганические вещества* (C, N, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и др.), включающиеся в круговороты;

– *органические соединения* (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и т.д.), связывающие биотическую и абиотическую части экосистемы;

– *воздушную, водную и субстратную среду*, включающую климатический режим и другие абиотические факторы, которые определяют облик экосистемы;

– *продуцентов, автотрофных организмов*, в основном зеленые растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ;

– *консументов*:

1) макроконсументов – *фаготрофов*, в основном животных, питающихся другими организмами или частицами органического вещества;

2) микроконсументов – *сапротрофов (деструкторов)*, получающих энергию за счет разложения мертвых тканей и выделяющих гормоноподобные вещества, стимулируя при этом функционирование других биотических компонентов экосистемы. Деструкторы, в основном бактерии и грибы, высвобождают неорганические элементы питания, пригодные для продуцентов.

Единство продуцентов, макроконсументов и деструкторов (редуцентов) обеспечивают функционирование и условия стабильности экосистем.

**Трофическая структура.** В результате взаимодействия энергетических явлений в пищевых цепях (потерь энергии при каждом переносе) и такого фактора, как зависимость метаболизма от размеров особи, каждый биоценоз приобретает определенную трофическую структуру, которая часто и служит характеристикой облика экосистемы (озера, леса, пастбища и т.д.). Трофическую структуру можно измерить и выразить либо урожаем на корню на единицу площади, либо количеством энергии, фиксируемой на единицу площади за единицу времени на последовательных трофических уровнях.

Трофическую структуру и трофическую функцию можно изобразить графически в виде экологических пирамид, о чем уже говорилось в гл. 6.

Экосистема характеризуется такими взаимоотношениями между организмами, которые формируют пищевые связи. Такие связи определяют круговороты вещества и потоки энергии в экосистеме, что ведет к ее инвариантности (целостности) (рис. 7. 11).

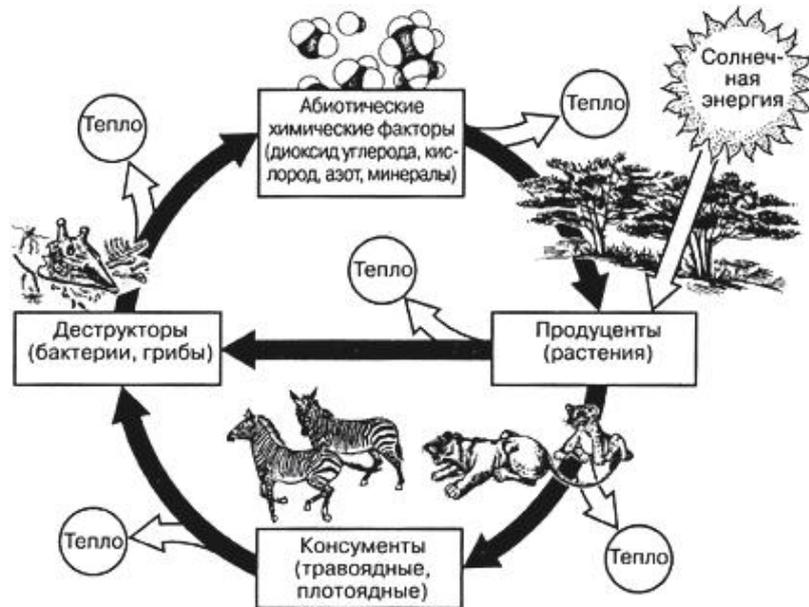


Рис. 7. 11. Основные структурные компоненты экосистемы, соединенные круговоротом веществ и потоком энергии (по: Миллер, 1993; из: Пономарева и др., 2005)

При этом все организмы, живые и мертвые, являются пищей для других организмов: заяц ест траву, лиса и волк охотятся на зайцев, хищные птицы (ястребы, орлы и т.п.) способны утащить и съесть как лисенка, так и волчонка. Погибшие растения, зайцы, лисы, волки, птицы становятся пищей для детритофагов (редуцентов или иначе деструкторов).

Заметим, что под круговоротом вещества подразумевается многократная «прокачка» вещества в экосистеме, тогда как поток энергии направлен всегда только в одну сторону – от автотрофов к гетеротрофам и повторно не используется. Кроме этого, в переходе от уровня к уровню часть энергии в виде тепловой энергии (энтропия) больше не используется и теряется.

С точки зрения трофической структуры (от греч. *trophē* – питание) экосистему можно разделить на два яруса:

– *верхний автотрофный* (самостоятельно питающийся) уровень, или «зеленый пояс». Он включает в себя растения, содержащие хлорофилл, поэтому на этом уровне преобладают фиксация энергии света, использование простых неорганических соединений и накопление сложных органических соединений,

т.е. создается энергетическая база для существования гетеротрофного компонента. С этого уровня начинается круговорот веществ;

– *нижний гетеротрофный* (питаемый другими) уровень, или «коричневый пояс» почв и осадков, разлагающихся веществ, корней. На уровне преобладают процессы использования, трансформации и разложения сложных химических соединений.

Автотрофные организмы не могут существовать без гетеротрофов, поскольку последние создают минеральную питательную базу для продуцентов, а также перерабатывают выделения растений (газообразные и жидкие), проводя, таким образом, детоксикацию продуктов жизнедеятельности автотрофов. С другой стороны, и гетеротрофные организмы не могут существовать без автотрофов. При таком единстве двух трофических уровней и обеспечивается полноценное функционирование экосистемы.

Результаты экологических исследований Ч. Элтона – автора концепции пищевых цепей – указывали на взаимозависимость абсолютно всего в мире, начиная с солнца, дающего тепло растениям, которых поедают травоядные животные, которых, в свою очередь, поедают плотоядные.

Элтон также применил и метафору с пирамидой: простейшие организмы с наиболее короткими пищевыми цепочками являются самыми многочисленными и в качестве основы структуры наиболее важными. Если исчезнет кто-либо из верхушки пирамиды, например ястреб или человек, то система вряд ли окажется нарушенной. Если же исчезнет что-то, составляющее основу пирамиды, скажем, бактерии или растительная жизнь, то пирамида развалится. В определенном смысле, идея о пищевой цепочке покончила с бытовавшим понятием того, что низшие природные структуры существуют для высших структур.

Напомним, что трофическая структура отображается тремя типами пирамид.

1. Пирамида чисел (численностей) отражает численность отдельных организмов на каждом уровне.

2. Пирамида биомасс – соотношение масс организмов разных трофических уровней.

3. Пирамида энергии отражает величину потока энергии, скорость прохождения массы пищи через пищевую цепь.

Трофическая структура – фундаментальное свойство каждой экосистемы, ибо после острого нарушения ее трофическая структура возвращается к равновесию независимо от видового состава и быстрее, чем само сообщество организмов.

Следовательно, трофическая структура обладает способностью восстанавливаться. И только если экосистема постоянно находится под стрессовым воздействием, трофическая структура может измениться по мере приспособления биотических компонентов экосистемы к хроническим нарушениям.

## 7.5. Биологическая продуктивность экосистем

**Общие положения.** Скорость, с которой происходит усваивание энергии или вещества и дальнейшее их накопление принято называть продуктивностью

экосистем. Иными словами – это количество живого вещества, производимого в единицу времени. Исследования по переносу энергии и продуктивности экосистем ведутся на трех уровнях: популяционном, трофическом и экосистемном. Сравнение разных экосистем и популяций оказывается при этом возможным благодаря единой единице измерения – калории.

Наличную биомассу или урожай на корню нельзя путать с продуктивностью, поскольку первая представляет собой статическую характеристику, а вторая – динамическую.

Чтобы образовывать свои ткани и размножаться, любой организм должен получить определенное количество энергии (питательных веществ), которая расходуется на следующие нужды (рис. 7.12):

- *поддержание жизни* – основной обмен веществ, размножение, здоровье, обновление тканей. Ткани организма постоянно обновляются на протяжении жизни; например волосы, ткани печени, кожный покров и т.п.;

- *перемещение* в пространстве, строительство жилищ, борьба за пищу, вращение листьев за солнечными лучами и т.п. – это так называемые затраты на активность. Вместе с первыми (затраты на поддержание жизни) они составляют затраты на самосохранение;

- *обеспечение роста* путем синтеза новой протоплазмы;

- *формирование элементов*, необходимых для размножения (яйцеклетки, сперматозоиды, яйца, эмбрионы, семена), и образование углеводных (растения) и жировых (животные) запасов.

Большая часть получаемой энергии, проходя от уровня к уровню экосистемы, деградирует и покидает ее в виде низкокачественной тепловой энергии (рис. 7. 12).

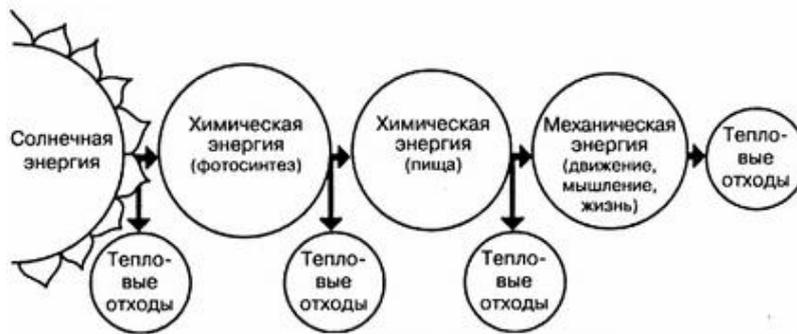


Рис. 7. 12. Движение энергии в экосистеме (по: Миллер, 1999; из: Пономарева и др., 2005)

Говорить о продуктивности экосистем в целом очень сложно, поэтому принято, как уже отмечалось, говорить о *первичной* и *вторичной* продуктивности. Напомним, что выделяются четыре уровня в процессе производства органического вещества, обеспечивающие проход (поток) энергии через всю экосистему.

На рисунке 7.13 приведены данные для простой пищевой цепи, состоящей всего из трех трофических уровней.

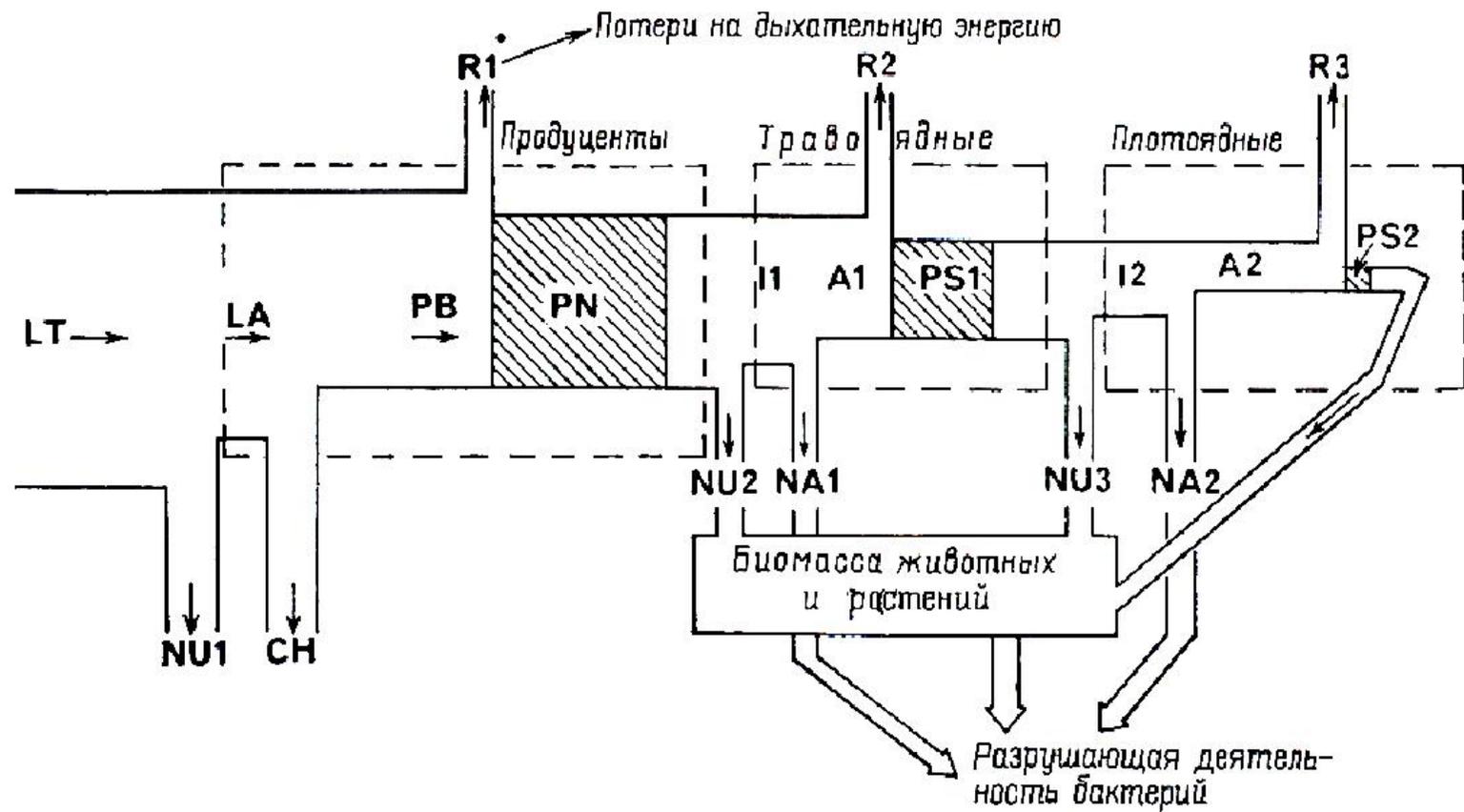


Рис. 7.13. Поток энергии в простой пищевой цепи, состоящей только из трех трофических уровней – продуценты, травоядные и плотоядные (объяснения в тексте) (по: Дажо, 1975)

**Валовая первичная продуктивность (PB)** – или просто валовая продукция, поскольку, как мы отмечали выше, для всех уровней консументов этот термин не применяется. Это общая скорость фотосинтеза, включая те органические вещества, которые за время измерений были израсходованы на дыхание. Эту величину называют также «валовым фотосинтезом» или «общей ассимиляцией». Последний термин используется и для трофических уровней консументов.

Иными словами валовая продуктивность – это количество живого вещества, производимого в единицу времени определенным трофическим уровнем или одним из его компонентов. Первичные продуценты пользуются солнечной радиацией, но только ее небольшая часть ( $LT$ ) непосредственно падает на растения и поглощается ими, остальная часть ( $NU_1$ ) не используется. Поглощенные лучи ( $LA$ ) частично рассеиваются, превращаясь в теплоту ( $CH$ ), а частично идут на синтез органических веществ ( $PB$  – первичная валовая продукция).

**Чистая первичная продуктивность (PN)** – скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом того органического вещества, которое было использовано (сожжено) на дыхание растений за измеряемый период. Эту величину называют также «наблюдаемым фотосинтезом» или «чистой ассимиляцией»:

$$PN = PB - R_1.$$

Поток энергии (вещества), пересекающий данный трофический уровень, равен всей энергии (веществу), ассимилированной данным уровнем:

$$PN + R_1.$$

Для уровня продуцентов поток энергии, пересекающий их уровень, составляет:

$$PB = PN + R_1.$$

**Чистая продуктивность сообщества** – скорость накопления органического вещества, не потребленного гетеротрофами (т.е. чистая первичная продукция минус потребленная гетеротрофами) за учетный период (обычно это вегетационный период или целый год).

**Вторичная продуктивность ( $PS_1$ )** – скорость накопления энергии (вещества) на уровнях консументов. Так как консументы используют уже готовые органические (питательные) вещества, используя часть их на дыхание, а другую часть – на рост своих тканей (превращение веществ), вторичную продуктивность не делят на «валовую» и «чистую». Общий поток энергии на гетеротрофном уровне, аналогичный валовой продуктивности в случае автотрофов, и принято называть не «продукцией», а «ассимиляцией».

Часть первичной продукции  $RN$  служит пищей для травоядных животных, которые поглощают вместе с ней количество энергии  $I_1$ . Остальная часть чистой первичной продукции  $NU_2$  не используется и прежде чем стать добычей бактерий и других деструкторов входит в биомассу живых растений.

Количество энергии  $I_1$  складывается из ее реально ассимилированной величины  $A_1$  и той части  $NA_1$ , которая выбрасывается в виде выделений и экскре-

ментов. Ассимилированная доля энергии  $A_1$  соответствует, с одной стороны, вторичной продуктивности  $PS_1$ , с другой – затратам на дыхание  $R_2$ , так что:

$$PS_1 = A_1 - R_2.$$

Отсюда, поток энергии, пересекающий трофический уровень травоядных, равен:

$$A_1 = PS_1 + R_2.$$

Аналогичные рассуждения можно применить и к плотоядным организмам – вторичным консументам. Поток энергии, пересекающий их уровень:

$$A_2 = PS_2 + R_3.$$

Отношение ассимиляции на данном трофическом уровне  $n$  к ассимиляции на предшествующем уровне  $(n - 1)$  называется *экологической эффективностью* экосистемы ( $A_1/PB \times 100$ ,  $A_2/A_1 \times 100$  и т.д.) (рис. 7. 14).

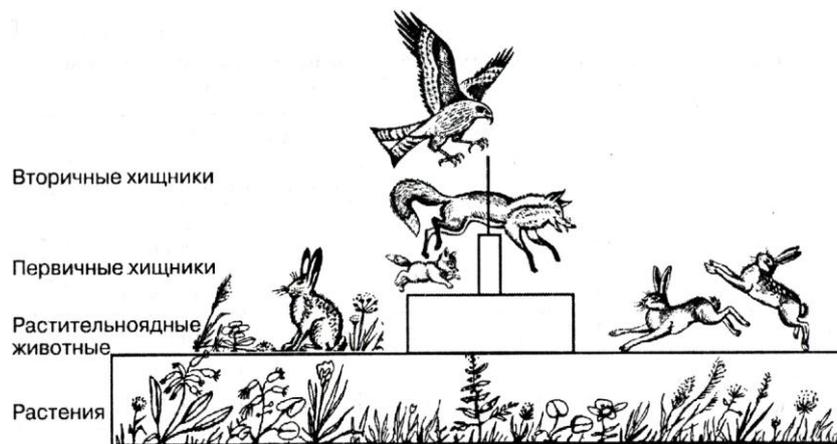


Рис. 7.14. Экологические эффективности трофических уровней, составляющих пирамиду продуктивности (по: Риклефс, 1979)

Отношение  $PN/LT$  называют *эффективностью фотосинтеза*.

Оценки продуктивности особенно важны для сельского хозяйства. На примере возделывания сои можно посмотреть, каким образом распределяется первичная валовая продукция урожая сои. Около 25% расходуется на дыхание, 5% потребляются симбиотическими микроорганизмами, 5% потребляют насекомые-вредители (с учетом использования пестицидов), 32% выносятся из данной экосистемы человеком (собственно урожай бобов сои), оставшиеся 33% в стеблях, листьях и корнях разлагаются в почве и подстилке. По отношению к экосистеме урожай, собранный человеком, является утечкой энергии, обедняющей экосистему.

Биомасса и продуктивность экосистем определяют не только количество урожая, которое мы можем снять с данной экосистемы. От этих показателей зависит средообразующая и средостабилизирующая роль экосистем. Например, от этих параметров экосистем напрямую зависит углекислотный баланс в атмосфере.

Так, при образовании 1 т растительной продукции поглощается 1,5–1,8 т углекислого газа с выделением 1,2–1,4 т кислорода. От этих параметров зависит также пылеосаждающая способность леса. Суммарная поверхность листьев в лесу в 10–15 раз превышает занимаемую им площадь, что позволяет осенью осажда́ть на землю до 50–60 т пыли с гектара. Концентрационная функция живого вещества позволяет очищать атмосферу от вредных химических агентов. Кроме того, с объемом биомассы связана водорегулирующая функция леса и т.п.

### **Продуктивность различных экосистем биосферы**

Еще совсем недавно надежды человечества в плане решения продовольственной проблемы в связи с ростом народонаселения связывались с океаном, занимающим около 70% поверхности Земли. Считалось, что море раза в два плодороднее, чем суша. Там больше питательных веществ, растениям не нужны твердые ткани, чтобы тянуться к солнцу, и разветвленные корни, чтобы тянуться к влаге, более стабилен температурный режим и т.д. В океане очень велика скорость обновления живого вещества, так что растительность может давать до пятидесяти поколений в течение года. Поэтому, например, киты вырастают и становятся зрелыми не за 30–40 лет, как слоны, а всего за два года.

Казалось бы, все логично. Однако более детальное исследование морских просторов, проводившееся 1964–1974 годах в рамках Международной биологической программы, показало, что море существенно уступает суше по средней продуктивности. Несмотря на свои масштабы, за год море дает всего 55 млрд т чистой первичной продукции, в то время как суша – 115 млрд т в год.

Действительно, некоторые зоны океана, особенно тропические прибрежные (шельфовые), особенно в местах впадения крупных рек (эстуарии), а также коралловые рифы и заросли водорослей отличаются наиболее высокой продуктивностью. Чистая первичная продуктивность эстуарий составляет 200–3500 (в среднем 1500) г/см<sup>2</sup> в год, продуктивность коралловых рифов и зарослей водорослей 500–4000 (в среднем 2500) г/см<sup>2</sup> в год.

Такой же продуктивностью на суше обладают только влажные тропические и субтропические вечнозеленые леса (1000–3500, в среднем 2200 г/см<sup>2</sup> в год). Это сравнимо с продуктивностью хорошо субсидируемых агроценозов, которая может достигать 3500 г/см<sup>2</sup> в год (продуктивность несубсидируемых и малосубсидируемых агроценозов может опускаться до 100 г/см<sup>2</sup> в год, в среднем эта величина составляет 650 г/см<sup>2</sup> в год). Однако суммарная площадь эстуарий, рифов и зарослей водорослей очень мала и общая чистая продуктивность их составляет около 3,7 млрд т в год, в то время, как тропические и субтропические леса дают порядка 37,4 млрд т в год чистой продукции. Все остальные прибрежные воды характеризуются более низкими показателями первичной чистой продуктивности (200–600, в среднем 360 г/см<sup>2</sup> в год).

В районах апвеллинга (плодородные районы океана с естественным притоком питательных веществ вследствие восходящего движения водных масс от дна к поверхности, вызванного, например, океаническими течениями) этот показатель возрастает (400–1000 в среднем 500 г/см<sup>2</sup> в год).

Что же касается просторов открытого океана, то эти экосистемы характеризуются крайне низкой продуктивностью порядка 2–400 в среднем 125 г/см<sup>2</sup> в год. Это почти в 2 раза ниже средней валовой первичной продуктивности по всей биосфере, которая составляет 333 г/см<sup>2</sup> в год. Более низкий показатель 10–250 в среднем 90 г/см<sup>2</sup> в год характерен только для пустынь и полупустынь. Даже в тундре продуктивность несколько выше (10–400 в среднем 140 г/см<sup>2</sup> в год). Для сравнения продуктивность лесов умеренной зоны составляет 600–2500 в среднем 1200 г/см<sup>2</sup> в год, тайги – 400–2000 в среднем 800 г/см<sup>2</sup> в год.

Столь низкая продуктивность океана объясняется тем, что основная масса воды океана очень бедна жизнью. Все продуценты обитают в верхнем слое воды. В прибрежных более плодородных зонах этот слой не превышает 30 м, в более бедных водах открытого океана зона продуцентов может простираться вниз на 100 м. Это связано с тем, что пик фотосинтеза приходится на самые верхние слои воды и его интенсивность быстро убывает с увеличением глубины. Основным продуцентом в море является фитопланктон, то есть мелкие водоросли, плавающие в толще воды, придающие ей зеленоватый цвет. Здесь же в богатых фитопланктоном поверхностных областях обитает и основная масса животных, для которых фитопланктон является основным поставщиком первичной продукции. Все эти организмы образуют так называемую поверхностную или планктонную пленку жизни.

Помимо поверхностной в океане принято выделять также донную, или бентосную пленку жизни, существующую в основном за счет оседания на дно отмершего вещества из поверхностной пленки. Ввиду невозможности фотосинтеза на больших глубинах эта пленка населена бентосом, то есть донными формами жизни, являющимися в основном гетеротрофами. Возможны также и другие типы глубоководных придонных экосистем, существующие за счет продукции хемосинтеза, связывающего энергию земных недр. Здесь помимо гетеротрофов имеются и автотрофы. Но эти экосистемы пока еще очень мало изучены.

Аналогичные пленки или сгущения жизни можно выделить и на суше. Это в первую очередь приземная пленка жизни, заключенная между поверхностью почвы и верхней границей растительного покрова. Это, собственно, та жизнь, с которой мы сталкиваемся ежедневно. Более скрыта от нас вторая, почвенная пленка жизни, населенная корнями растений, а также кротами, дождевыми червями, личинками насекомых и т.п., но основное население этой пленки составляют микроорганизмы. Несмотря на небольшую толщину, которая определяется в основном толщиной почвенного слоя, эта пленка характеризуется большим разнообразием жизни, чем приземная пленка. Достаточно сказать, что на 1 м<sup>2</sup> почвы можно насчитать миллионы насекомых, сотни дождевых червей, сотни миллионов микроорганизмов.

Впервые эти пленки, как наиболее важные очаги концентрации жизни, выделил В.И. Вернадский. Подобная пленочная организация жизни вовсе не случайна. Для биосферы вообще концентрация жизни подчиняется так называемому «краевому эффекту»: *наибольшая концентрация жизни приурочена обычно к границам сред жизни*. Это может быть поверхность океана или почвы, дно

моря, а также и другие границы самого разного рода, например опушка леса, пойма реки, берег моря и т.п.

Общее название, как мы уже знаем с вами, подобного рода границ – экотоны. Чем резче изменяется внешняя среда, тем более отчетливы границы сообществ по обе стороны экотона. Сообщества экотона содержат помимо организмов контактирующих сообществ еще и организмы, характерные только для экотона, которые за пределами экотона не встречаются.

Дело в том, что многим видам организмов на разных стадиях жизненного цикла требуются сильно различающиеся условия, что наиболее удачно реализуется именно в экотонах. Например, многие личинки насекомых развиваются в воде, в то время как взрослые особи живут на суше; некоторым птицам нужны деревья для гнездовий и луга для питания и т.п. Поэтому зачастую число видов и плотность популяций в экотоне выше, чем в контактирующих сообществах. Особенно ярко краевой эффект проявляется на границах трех и более сред, например дельта реки (река – море – суша – воздух).

Человек всегда стремился селиться по берегам рек и морей. Если рядом был лес, то он стремился сохранить вокруг себя сообщество опушек, сокращая лес до небольших участков, перемежающихся с лугами и сельскохозяйственными угодьями. Это давало ему возможность пользоваться благами всех этих сообществ. Правда, всему есть предел. Например, чрезмерное увеличение периметра леса за счет увеличения количества опушек может привести к снижению продуктивности леса.

Среди наиболее типичных природных локальных сгущений жизни в океане, вызванных краевым эффектом, можно выделить следующие:

### ***1. Прибрежные зоны океана***

Основная масса живого вещества в море сосредоточена около берега, где благоприятны условия питания. Именно в области континентального шельфа сосредоточено все крупное рыболовство мира. В прибрежной зоне можно выделить области литорали, то есть узкую зону прилива с периодически меняющейся средой. Особенно продуктивными областями прибрежной зоны являются эстуарии – системы, образуемые в местах впадения рек, протяженность которых тем значительней, чем больше вынос питательных веществ с суши.

### ***2. Апвеллинговые зоны***

Процесс апвеллинга состоит в поднятии на поверхность холодной глубинной воды, богатой накопленными хорошо перемешанными питательными веществами. Обычно это происходит там, где ветры постоянно отгоняют поверхностную воду от крутого берегового склона. При этом в океане формируются особого рода циклонические течения, омывающие берега континентов. Эти зоны наиболее интенсивно используются для промысла рыбы. Интересно, что прибрежные районы суши из-за преобладания ветров, дующих в сторону моря и уносящих влагу с суши, представляют собой зачастую пустыни.

### ***3. Коралловые рифы***

Система кораллового рифа формируется на основе некоторых водорослей и кишечнополостных животных, эволюционировавших совместно друг с другом. В результате возникает эффективный механизм круговорота элементов

питания, позволяющий всей системе поддерживать очень высокую продуктивность в водах со сравнительно низким содержанием этих элементов. Обычно они формируются в районах с благоприятным температурным режимом. Они характеризуются огромным видовым разнообразием и богатством разного рода симбиозов, благодаря чему в них очень высок коэффициент эмерджентности, что и способствует одному из самых высоких показателей продуктивности.

#### **4. Саргассовые сгущения**

Создаются большими массами плавающих водорослей, чаще всего саргассовых (в Саргассовом море) или филлофорных (в Черном море).

#### **5. Рифтовые глубоководные сгущения**

Эти сгущения открыты только в 1970-х годах. Они существуют в полной темноте в местах выхода горячей воды из разломов дна (рифтов), богатой минеральными солями и серой. Основным поставщиком первичной продукции для этих экосистем являются хемосинтезирующие серобактерии, высвобождающие энергию из соединений серы. Крупные многоклеточные организмы либо питаются этими бактериями, либо эти бактерии обитают у них в кишечнике, образуя уникальный симбиоз, характерный, по-видимому, для древнейшей жизни, развивавшейся за счет собственной энергии Земли. Об этой жизни мы знаем пока еще очень мало. Однако накопилось уже достаточно разного рода сенсационных сообщений, которые требуют тщательной проверки, о возможном наличии в этих экосистемах высокоорганизованных форм жизни.

На суше также можно выделить ряд локальных сгущений жизни, связанных с краевым эффектом:

##### **1. Экосистемы тропических и субтропических берегов морей**

Их высокая продуктивность связана с оптимальным достаточно стабильным температурным режимом и высокой влажностью. Особенно богаты эти экосистемы в случае, если от континентальной области их отделяют горы, не выпускающие тучи за пределы этих зон.

##### **2. Экосистемы пойм рек, периодически заливаемые во время разливов**

Эти поймы хорошо удобряются илом, а вместе с ним органическими и биогенными веществами. Особенно продуктивны дельты рек, в которых из-за приносимого со всего водосборного бассейна вещества, в том числе и питательного, образуются целые острова.

##### **3. Экосистемы небольших прудов и озер**

Особенно продуктивен пруд, расположенный, например, на краю лесной поляны. Наличие водоема способствует стабилизации баланса грунтовых вод в окрестности водоема, смягчает микроклимат, благотворно влияя на окружающую растительность. В то же время лес снабжает пруд питательными веществами (опавшие листья, сучья и т.п.). Поляна же обеспечивает наиболее благоприятные условия для существования животных, главным образом птиц и насекомых, личинки которых развиваются в пруду. Приходящие на водопой крупные животные удобряют поляну своими экскрементами.

Особо следует отметить экосистемы влажных тропических и субтропических лесов, расположенных в континентальной зоне. Хотя краевой эффект здесь проследить труднее, тем не менее они обладают продуктивностью, прак-

тически не уступающей продуктивности кораллового рифа. Секрет здесь тот же, что и в системах коралловых рифов, а именно: высокий коэффициент эмерджентности ввиду большого количества симбиотических связей.

Другими словами, тропический лес представляет собой отлаженный организм, способный существовать даже в условиях бедности свежих поступлений питательных веществ, жизнь которого мало зависит от “превратностей” внешней среды.

Как в любом живом организме, в нем организованы внутренние круговороты веществ, уникальные цепи преобразования и передачи энергии. Если однажды разрушить все эти взаимосвязи, то такая система не сможет заново воссоздать себя, даже если мы предоставим для этого все необходимые компоненты. Невозможно создать живую клетку собрав воедино все то, из чего она должна состоять, также как невозможно осуществить и опыт доктора Франкенштейна (создать живого человека из фрагментов различных трупов).

## 7.6. Энергетическая характеристика экосистем

Энергия (греч. *energeia* – действие) – это способность производить работу. Другими словами, это общая количественная мера различных форм движения материи.

Организмы, живущие на земной поверхности или вблизи нее, подвергаются воздействию потока энергии, состоящего из солнечного излучения и длинноволнового теплового излучения от близлежащих тел. Оба фактора определяют климатические условия среды, но лишь малая часть солнечного излучения используется при фотосинтезе веществ автотрофами, обеспечивающими потенциальной энергией живые компоненты экосистем. На биосферу из космоса падает солнечный свет с энергией равной  $2 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$  (солнечная постоянная), но проходя через атмосферу он ослабляется. В ясный летний день до поверхности Земли доходит не более 67% его энергии, т.е.  $1,34 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ . Проходя через облачный покров или воду, энергия света еще более ослабляется. Поступление к автотрофному слою за день варьирует от 100 до 800  $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2}$ .

На Землю поступает 10% ультрафиолетового излучения (задерживается озоновым слоем), по 45% видимой части спектра и инфракрасного (теплового) излучения, также задерживаемых атмосферой.

Поступление энергии в экосистемы обеспечивает рост продуктивности и компенсирует потерю тепла при дыхании (метаболизме), необходимые для поддержания биологических структур экосистем.

Свойства энергии описываются тремя законами термодинамики, имеющими универсальное значение. Системы, не подчиняющиеся этим законам, обречены на гибель.

**Первый** – закон сохранения энергии – энергия не исчезает и не создается заново, а лишь переходит из одной формы в другую. Примеры: солнечная энергия (кинетическая энергия света) – тепловая энергия – кинетическая энергия ветра (контраст температур) – электрическая энергия + затраты на механическую работу; энергия солнца – потенциальная энергия питательных веществ.

**Второй** – закон энтропии ( $S$ , поворот, превращение) – имеет несколько формулировок:

- невозможен переход тепла от менее нагретого тела к более нагретому;
- процессы, связанные с превращением энергии, могут происходить самопроизвольно только при условии, что энергия переходит из концентрированной формы в рассеянную (деградирует).

Например, тепло горячего тела самопроизвольно стремится рассеяться в более холодной среде. Можно сформулировать и так: поскольку некоторая часть энергии всегда рассеивается в виде недоступной для использования тепловой энергии, то эффективность самопроизвольного превращения кинетической энергии (например света) в потенциальную энергию (например потенциальная химическая энергия питательных веществ или протоплазмы) всегда меньше 100%. Вот эта связанная, недоступная для использования, энергия и называется **энтропией**. Этот термин используется и как мера упорядоченности, которая происходит при деградации энергии.

**Третий** (теорема Нернста) – энтропия физической системы при стремлении температуры к абсолютному нулю не зависит от параметров системы и остается неизменной. М. Планк дополнил теорему Нернста: энтропия всех тел при абсолютном нуле равна нулю (тело обладает идеальной упорядоченностью структур).

При изучении энергетики экосистем мы будем иметь дело только с первыми двумя законами. Вспомним **правило 10%** (большая часть энергии переходит в тепло и рассеивается) в пищевых цепях и трофических пирамидах (второй закон).

Важнейшая термодинамическая характеристика организмов, биоценозов, экосистем – способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности (низкая энтропия).

Низкая энтропия достигается постоянным и эффективным рассеянием легко используемой энергии (например энергия света или пищи) и превращением ее в энергию, используемую с трудом (например в тепловую).

Упорядоченность экосистем, т.е. их сложная структура, поддерживается за счет процессов метаболизма всего сообщества организмов и постоянно откачивает из сообщества неупорядоченность (энтропию). Таким образом, экосистемы и организмы представляют собой открытые неравновесные (неоднородность распределения особей, плотности и др.) термодинамические системы, постоянно обменивающиеся с окружающей средой энергией и веществом, уменьшая этим энтропию внутри себя, но увеличивая энтропию вовне в согласии с законами термодинамики.

Основным источником энергии, поступающим в экосистему извне, является лучистая энергия, которая усваивается организмами-продуцентами в процессе фотосинтеза и хемосинтеза, накапливаясь в форме органических веществ.

Помимо этого энергия поступает в экосистему и из почвы в виде питательных веществ и также преобразуется продуцентами. На следующем этапе преобразования энергии ранее созданные питательные вещества используются

консументами. И последний этап – это высвобождение энергии в результате функционирования деструкторов.

Высвобожденная энергия содержится в неорганических веществах в почве, а также в виде тепловой и других типов энергии в окружающей среде. Таким образом, осуществляется обмен энергии в экосистеме.

Так как экосистемы относятся к открытому типу систем, то неизбежны утечки энергии, а также поступление энергии из других источников.

Для энергетической характеристики среды и описания особенностей поведения энергии в экосистемах используют понятие “поток энергии”, поскольку, как отмечает Ю. Одум (1986), в отличие от циклического движения вещества в экосистемах (круговороты) превращения энергии из одной формы в другую идут только в одном направлении.

Солнце посылает к планете Земля поток энергии, превышающий 20 млн Эдж/год (Эксаджоуль равен  $10^{18}$  Дж). Из-за шарообразности Земли к границе всей атмосферы подходит только 1/4 часть этого потока. Из неё почти 70% отражается, поглощается атмосферой, излучается в виде длинноволнового инфракрасного излучения. Остальное – это падающая на поверхность Земли солнечная радиация – 1,54 млн Эдж/год. 1,3% этой энергии поглощается и включается в метаболизм растений, поддерживая существование биосферы.

11,5% поглощённой энергии растениями аккумулируется в химических связях органических соединений, созданных фотосинтезом. Это энергия первичной продукции биосферы (2300 Эдж/год). Она вырабатывается множеством растительных форм в различных частях суши и океана, передаётся затем по пищевым цепям, реализуется во всех проявлениях жизни и постепенно полностью рассеивается в виде теплоты. Однако закон сохранения энергии применим и к экосистемам, ибо никогда не наблюдались случаи создания энергии из ничего. Энергия может лишь превращаться из одной формы в другую, но она никогда и нигде не исчезает.

**Энергетическая классификация экосистем.** Классифицируя экосистемы с точки зрения применения их энергии в интересах развития общества и прежде всего его производительных сил, можно выделить **четыре фундаментальных типа**:

1. Природные системы, полностью зависящие от энергии солнечного излучения, можно назвать системами, движимыми Солнцем. Такие природные системы занимают огромную площадь на земной поверхности. Ведь только одни океаны покрывают 70% этой поверхности.

2. Природные системы, движимые Солнцем, а также получающие энергию от других природных источников, к которым относятся прибрежные участки морей, океанов, большие озёра, тропические леса и др.

Кроме солнечной энергии, такие системы функционируют и растут за счёт энергии, например, морских прибоев, приливов, глубоководных течений, рек, дождей и т.д.

3. Природные системы, движимые Солнцем и получающие энергию от ископаемого топлива (нефть, уголь, древесина и др.). Исторически такие смешанные естественные и искусственные экосистемы впервые получили распро-

странение в сельском хозяйстве, где стала внедряться энергия машин, работающих на ископаемом топливе.

4. Современные индустриально-городские системы, использующие, главным образом, энергию ископаемых горючих, преимущественно нефти, угля, газа, а также радиоактивных веществ для получения атомной энергии. Энергетическая зависимость индустриальных центров от Солнца минимальна, т.к. энергоносители они получают от добывающей промышленности, а продукты питания – от сельского хозяйства.

Интенсивный рост промышленности в развитых странах сопровождается возрастающим потреблением энергии и одновременно всё увеличивающимися отходами производства. Загрязнение атмосферного воздуха, отравление водных источников, накопление радиоактивных отходов – неизбежные спутники жизни в крупных индустриальных центрах.

В этой связи заслуживает особого внимания инициатива учёных и общественных деятелей, объединившихся в рамках *Римского клуба*, участники которого собрались в 1968 г. для обсуждения актуальных глобальных проблем человечества. В докладе «Пределы роста», представленном в 1972 г., американские учёные Деннис и Донелла Медоузы показали, что если потребление ресурсов и промышленный рост вместе с увеличением численности населения продолжится прежними темпами, то будет достигнут «предел роста», за которым неизбежно последует катастрофа. Деятельность Римского клуба привлекла внимание широкой общественности к актуальным проблемам, в частности, к такой проблеме, как сохранение окружающей среды.

### 7.7. Концепция энергетических субсидий

Всякий источник энергии (кроме солнечной), уменьшающий затраты на самоподдержание экосистемы и увеличивающий ту долю энергии, которая может перейти в продукцию, называют **вспомогательным потоком** энергии, или **энергетической субсидией**. Дополнительная энергия может поступать в экосистемы, повышая продуктивность, в других, отличных от энергии света, формах: в форме дождя, ветра, прилива, вулкана (пепел как плодородный материал), а на возделываемых полях – в форме энергии ископаемого топлива и работы, совершаемой человеком или животными.

Здесь же уместно говорить об утечке энергии – сбор урожая, загрязнение среды, неблагоприятные климатические условия, стрессовые воздействия, способствующие отведению энергии от процесса создания продукции и, тем самым, уменьшая ее. Виды, приспособленные к самообслуживанию, не принимают этой дополнительной энергии, а одомашненные человеком виды остро нуждаются в дополнительной энергии («живые машины» – куры-несушки, коровы, лошади).

Столь высокое отношение чистого урожая к валовому продукту достигается только за счет дополнительных вложений энергии, затрачиваемой на обработку земли, орошение, удобрение, селекцию, борьбу с вредителями и т.п.

Энергетические субсидии не обязательно организуются человеком. Самый простой пример природной энергетической субсидии является ветер. Ранее

уже говорилось, что на приведение в движение круговорота воды тратится около одной трети солнечной энергии, поступающей на Землю. Неравномерный прогрев поверхности планеты приводит к перемещению воздушных масс, что обеспечивает перенос влаги с океана на континенты. Это один из путей дополнительной откачки энергии из солнечного света помимо фотосинтеза. Аналогичные энергетические субсидии может организовать и человек путем искусственного орошения.

Природные энергетические субсидии от энергии приливов получают прибрежные зоны океана. Приливы обеспечивают перенос минеральных веществ, пищи и отходов. В результате некоторые прибрежные зоны характеризуются такой же валовой продуктивностью, как и обрабатываемые человеком поля.

Возможность получать высокие урожаи, совершенно невысказанные еще 100 лет назад, человек обеспечил только за счет энергетических субсидий в искусственно созданные им экосистемы (агроценозы). При этом он селекционировал новые высокоурожайные сорта сельскохозяйственных культур, выращивание которых оправдано только при наличии таких субсидий.

Это, кстати, является причиной некоторых неудач при попытках возделывать такие сорта в бедных странах. В США, например, на каждую калорию полученной пищи вкладывается примерно 10 калорий энергии топлива. Для удвоения урожая дополнительные поступления энергии необходимо увеличить где-то в 10 раз. Могут ли такое себе позволить бедные страны, где до сих пор в сельском хозяйстве преобладает немеханизированный труд?

Нужно отметить, что чрезмерные энергетические субсидии могут понизить продуктивность экосистемы. Например, распашка земель в северных широтах является необходимым компонентом сельского хозяйства, в тропических зонах это приводит к быстрому выщелачиванию почвы и потере в ней органического вещества. Проточная вода может способствовать росту продуктивности экосистемы ручья по сравнению с экосистемой в стоячих водах, но слишком быстрое течение может оказаться разрушительным.

Оценивая ситуацию в мире, надо сказать, что ввиду отсутствия достаточных взвешенных энергетических субсидий в развивающихся странах урожаи растут медленнее, чем численность населения. В результате с каждым годом растет число стран, которые вынуждены ввозить продукты питания. Таким образом, без энергетических субсидий в производство пищи человеческая цивилизация существовать уже не в состоянии. И с каждым годом эта ситуация будет усугубляться. При этом где-то впереди опять маячит призрак тепловой катастрофы, избежать которой нам, по-видимому, вряд ли удастся.

Все искусственные экосистемы характеризуются тем, что определенное количество продукции изымается из экосистемы человеком. Если не возмещать эти потери в форме энергетических субсидий, то рано или поздно экосистема деградирует. Например, на полях структура почвы может быть разрушена настолько, что потребуются сотни лет, чтобы на этих землях без участия человека заново возродилась нормальная жизнь. В отличие от агроценозов в естественных экосистемах существует равновесие между производством биомассы и ее раз-

ложением. Продукты разложения вновь поступают в круговорот, обеспечивая длительное существование данной экосистемы.

**Качество энергии.** Не все калории (или другие единицы количества) одинаковы, т.е. одинаковые количества разных форм энергии могут сильно различаться по своему рабочему потенциалу. Качество энергии измеряется ее количеством, расходуемым при превращении, или, иными словами, количеством определенного типа энергии, затрачиваемой на получение другого типа в цепи превращений энергии.

Например, такие высококонцентрированные формы энергии, как энергия нефти, обладают более высоким рабочим потенциалом и соответственно более высоким качеством, чем такие разбавленные формы, как солнечный свет.

Какую энергию можно считать концентрированной?

С экологической точки зрения энергия по способу своего получения будет тем больше концентрированной, чем дальше стоит источник её получения. Например, пища, от начала превращения рассеянной солнечной энергии, т.е. от автотрофных организмов. Поэтому животная пища является более качественной, чем растительная.

В физических терминах концентрированную энергию можно определить как обладающую низкой степенью энтропии, т.е. характеризующуюся меньшей степенью беспорядка. Ведь в результате концентрации энергии происходит выведение беспорядка из системы во внешнюю среду.

В отличие от концентрации рассеяние энергии сопровождается возрастанием беспорядка в системе. Поэтому, если система остаётся закрытой, то она окажется полностью дезорганизованной, т.е. придёт в состояние максимального беспорядка, соответствующего установлению теплового равновесия.

Отсюда следует, что при энергетическом подходе задача экологии по сути сводится к изучению связи между рассеянным солнечным излучением и экосистемами, а также процессами последовательного превращения менее концентрированных форм энергии в более концентрированные.

## 7.8. Самоорганизация и устойчивость экосистем

В предыдущих главах мы говорили о том, что для экосистем характерны такие ее фундаментальные свойства, как самоорганизованность и устойчивость. Экосистемы способны к саморегуляции.

Способность экосистемы находиться в гармонии со средой называется **гомеостазом**. Состояние гомеостаза свойственно экосистемам так же, как и входящим в их состав популяциям и каждому живому организму.

В естественной экосистеме всегда поддерживается равновесие структурных элементов. Именно стремление экосистемы к саморегуляции, обеспечивающей ей наиболее полное функционирование, исключает необратимое уничтожение каких-либо компонентов трофических цепей, нарушая при этом энергетический поток.

Важнейшими показателями динамики экосистем являются *устойчивость* и *стабильность*.

**Устойчивость** экосистемы, как уже говорилось выше, – это ее способность возвращаться в исходное состояние после снятия внешнего воздействия, выведшего ее из равновесия.

**Стабильность** экосистемы заключается в ее способности сохранять свою структуру и функциональные свойства при воздействии на нее внешних факторов.

Иногда понятия устойчивость и стабильность рассматриваются как синонимы, но тогда следует различать два вида устойчивости: резистентная устойчивость (стабильность) и упругая устойчивость (собственно устойчивость).

**Упругая устойчивость** – способность быстро возвращаться в состояние равновесия после оказанного воздействия.

**Резистентная устойчивость** – способность сопротивляться воздействию извне.

Если внешнее воздействие превышает определенные критические значения, то такая система обычно разрушается. Системы с малой резистентной устойчивостью для нормального существования должны обладать высокой упругой устойчивостью. Они более чувствительны к внешним возмущениям, частично деформируя свою структуру, но после снятия или ослабления внешних воздействий быстро возвращаются в исходное равновесное состояние.

Любая система гомеостатична, причем система тем стабильнее во времени и пространстве, чем она сложнее, чем выше ее видовое разнообразие, поскольку очень сильна возможность замен утраченных компонентов.

Для любой экосистемы резистентная устойчивость может считаться утерянной, если установлены достоверные отличия хоть одной её характеристики от её естественного уровня вне воздействия.

В отношении упругой устойчивости заметим, что возвращение экосистемы в свое нормальное состояние зависит от обратимости экзогенных изменений биосистемы, поэтому критерий потери упругой устойчивости заключается в моменте её необратимого изменения.

Природа обоих видов устойчивости состоит в наличии в экосистеме разного рода обратных связей. В основном это отрицательные обратные связи, которые направлены на стабилизацию параметров экосистемы, возвращая их значения к какой-то изначально заданной величине. Однако немаловажную роль играют и положительные обратные связи, усиливающие благоприятные для системы изменения, например в плане роста и выживаемости организмов. Однако деятельность положительных обратных связей обязательно должна быть ограничена соответствующими отрицательными обратными связями, иначе ничем не контролируемая экспансия жизни может привести экосистему к гибели.

При рассмотрении стабильности и устойчивости как синонимов, обычно считается, что эти качества тем значительнее, чем разнообразнее экосистемы. Данное положение является настолько универсальным, что формулируется как закон: разнообразие – синоним устойчивости (автор Эшби). С этой точки зрения

тундровые и пустынные экосистемы рассматриваются как малоустойчивые (нестабильные), а тропические леса, максимально богатые по видовому составу, – как самые устойчивые (стабильные).

Для экосистем с низкой устойчивостью характерны вспышки численности отдельных видов. Последнее связывается с тем, что в маловидовых экосистемах слабо проявляются силы, уравнивающие численность различных видов (конкуренция, хищничество, паразитизм). Так, для тундровых экосистем типичны периодические резкие увеличения численности мелких грызунов-леммингов. В качестве результата низкой устойчивости этих экосистем рассматривается легкое разрушение их под влиянием внешних воздействий (перевыпаса, технических нагрузок и т.п.). Так, колеи, образующиеся после прохода тяжелой техники (тракторов, вездеходов), сохраняются десятилетиями.

Устойчивость, стабильность и другие параметры экосистем зависят часто не столько от структуры самих сообществ (например их разнообразия), сколько от биолого-экологических свойств видов-эдификаторов и доминантов, слагающих эти сообщества.

Так, высокая стабильность и значительная устойчивость присущи сосновым лесам на бедных песчаных почвах, несмотря на малое видовое разнообразие этих экосистем. Это связано, во-первых, с тем, что сосна довольно пластична, и поэтому на изменение условий, например уплотнение почв, она реагирует снижением продуктивности и редко – распадом экосистемы. Однако и в последнем случае, в силу бедности субстрата питательными веществами и влагой, ее молодое поколение не встречает серьезной конкуренции со стороны других видов, и экосистема довольно быстро вновь восстанавливается в том же виде эдафического (почвенного) климакса.

Иные параметры устойчивости и стабильности характерны для сосняков на богатых почвах, где они могут сменяться еловыми лесами, обладающими более сильными эдификаторными свойствами. Здесь, несмотря на значительное разнообразие (по видовому составу, ярусности, трофической структуре и т.п.), экосистемы сосновых лесов характеризуются низкой стабильностью и низкой устойчивостью. Сосна в данном случае выступает как промежуточная стадия сукцессионного ряда. Ей удается занимать и удерживать какое-то время такие местообитания только в силу каких-то необычных обстоятельств. Например, после пожаров, когда уничтожаются более сильные конкуренты (ель, лиственные древесные породы).

С энергетической точки зрения можно выделить одну закономерность, о которой уже говорилось ранее: обладатели высококачественной энергии, оставаясь в меньшинстве, управляют большими потоками энергии более низкого качества. Например, хищники управляют численностью травоядных животных. В то же время активность хищников и их численность управляется численностью их жертв по цепи обратной связи. По этой цепи на более высококачественный энергетический уровень (к хищникам) подается небольшая часть низкокачественной энергии – хищники уничтожают не всех жертв, а лишь небольшой

их процент. Причем влияние этой части энергии на управление всей системой существенно усиливается деятельностью хищников.

Самоорганизация экосистем достигается тем способом, который согласован с законами сохранения энергии и связями, наложенными на экосистему. В реальном процессе этому отвечает минимальное рассеяние энергии, то есть минимальный прирост энтропии.

Другими словами, если в ходе процесса возможно образование упорядоченных устойчивых статических или динамических структур в локальных областях экосистемы, то они обязательно возникнут, уменьшая тем самым суммарный прирост энтропии. Поэтому принцип минимума диссипации энергии можно считать одной из формулировок принципа самоорганизации (Тихонов, 2002).

Под *диссипацией* понимается переход части энергии упорядоченных процессов (кинетической энергии движущегося тела, энергии электрического тока и т.п.) в энергию неупорядоченных процессов, в конечном счёте – в теплоту. Системы, в которых энергия упорядоченного движения с течением времени убывает за счёт диссипации, переходя в другие виды энергии, например в теплоту или излучение, называются диссипативными.

Долгое время было непонятно, каким образом в живых организмах обходится запрет на рост энтропии. Сейчас мы знаем, что в основе самоорганизации лежит *принцип Онзагера*: одновременно протекающие процессы могут влиять друг на друга так, что хотя в каждом из процессов в отдельности энтропия не может уменьшаться, но, взятые вместе, они могут компенсировать уменьшение энтропии в одном из процессов за счёт ещё большего увеличения в других. В итоге по всем процессам энтропия растёт. Можно заметить, что принцип Онзагера строится на понятии эмерджентности: совокупность взаимосвязанных процессов может обладать свойствами, совершенно немислимыми в каждом из процессов в отдельности, их нельзя вывести из суммы свойства отдельных процессов (Тихонов, 2002).

Следствия из принципа Онзагера:

1) самоорганизующаяся система должна быть открытой по отношению к окружающей среде;

2) она может существовать, уменьшая внутреннюю энтропию, только за счёт увеличения энтропии (разрушения) внешней среды.

Любое изменение внутри самоорганизующейся системы (например протекание физиологических процессов в организме) согласно второму закону термодинамики приводит к росту энтропии (неопределённости, хаоса, ошибки). Это грозит живому организму потерей упорядоченности. Поэтому организм может существовать лишь выводя эту энтропию (хаос) в окружающую среду. Вывести энтропию значит упорядочить внутреннюю организацию (Тихонов, 2002).

Поэтому любая самоорганизующаяся система может существовать только в потоке энергии, при этом энтропия потока энергии на входе в систему меньше, чем энтропия выходного потока (система потребляет более концентрированную энергию, а выдает более рассеянную). Именно в энергетический поток система сбрасывает свою внутреннюю энтропию (неупорядоченность), из этого

потока она берет необходимый порядок, что позволяет ей существовать длительное время без саморазрушения.

### 7.9. Развитие экосистем. Сукцессии и концепция климакса

Законы функционирования экосистем ведут к тому, что в условиях изменений в среде обитания, экосистемы должны на них реагировать. Во времени, благодаря таким реакциям, наблюдается смена одних экосистем другими.

Любая экосистема, приспособляясь к изменениям внешней среды, находится в состоянии динамики. Эта динамика может касаться как отдельных звеньев экосистем (организмов, популяций, трофических групп), так и системы в целом. При этом динамика может быть связана, с одной стороны, с адаптациями к факторам, которые являются внешними по отношению к экосистеме, а с другой – к факторам, которые создает и изменяет сама экосистема.

Самый простой тип динамики – суточный, связанный с изменениями в фотосинтезе и транспирации (испарении воды) растений. В еще большей мере эти изменения связаны с поведением животного населения. Одни из них более активны днем, другие – в сумерки, третьи – ночью. Аналогичные примеры можно привести по отношению к сезонным явлениям, с которыми еще больше связана активность жизнедеятельности организмов.

Не остаются неизменными экосистемы и в многолетнем ряду. Если в качестве примера взять лес или луг, то можно заметить, что в разные годы этим экосистемам свойственны свои особенности. В одни годы мы можем наблюдать увеличение численности одних видов (на лугах, например, бывают «клеверные годы»), годы с резким увеличением злаков и других видов или групп видов).

Из этого следует, что каждый вид индивидуален по своим требованиям к среде, и ее изменения для одних видов благоприятны, а на другие, наоборот, оказывают угнетающее влияние. Сказывается также и периодичность в интенсивности размножения.

Эти изменения в одних случаях могут в какой-то мере повторяться, в других же имеют однонаправленный, поступательный характер и обуславливают развитие экосистемы в определенном направлении.

Периодически повторяющуюся динамику называют *циклическими изменениями* или флуктуациями, а направленную динамику именуют поступательной или *развитием экосистем*. Для последнего вида динамики характерным является либо внедрение в экосистемы новых видов, либо смена одних видов другими.

Последовательная смена во времени одних экосистем (биоценозов в первую очередь) другими на определенном участке земной поверхности называется *сукцессией* (лат. сукцессия – преемственность, наследование) (рис. 7.15).

Теорию сукцессий изначально разрабатывали геоботаники, но затем стали широко использовать и другие экологи. Одним из первых, кто разработал теорию сукцессий и ввел этот термин, был американский ботаник Ф. Клементс (1916). Дальнейшее развитие эта теория получила в трудах В.Н. Сукачёва и А.К. Разумовского.

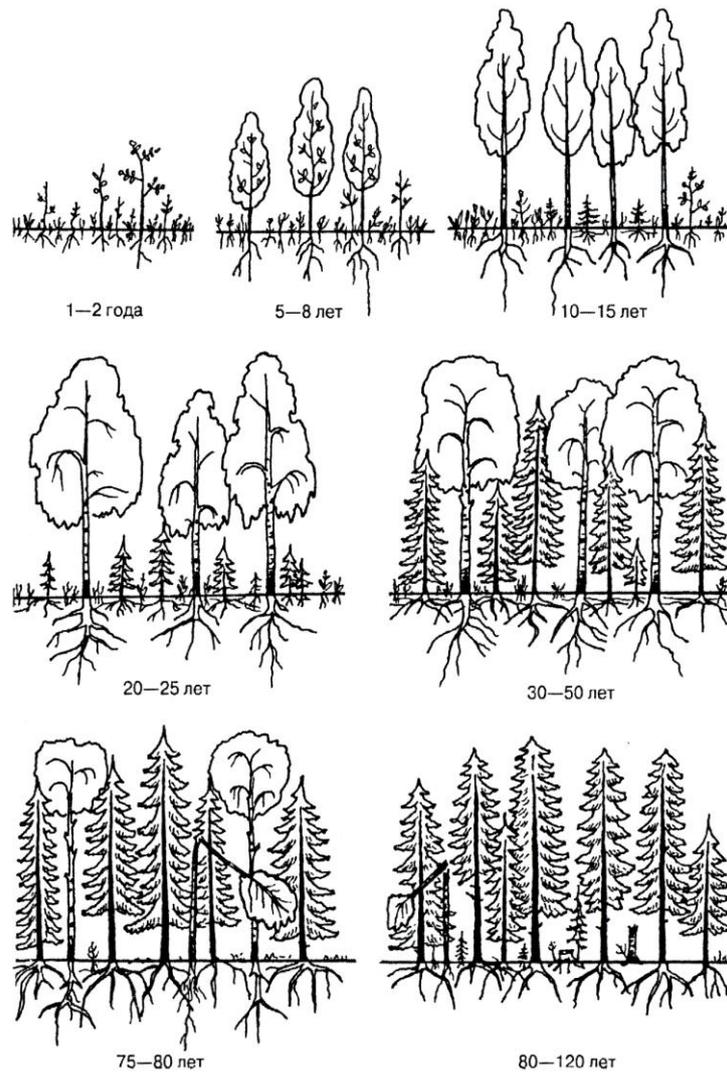


Рис. 7.15. Развитие лесного биоценоза на брошенной пашне  
(по: Пономарева и др., 2005)

Термин был введён Ф. Клементсом для обозначения сменяющих друг друга во времени сообществ, образующих сукцессионный ряд (серию), где каждая предыдущая стадия (серийное сообщество) формирует условия для развития последующего. Если при этом не происходит вызывающих новую сукцессию событий, то ряд завершается относительно устойчивым сообществом, имеющим сбалансированный при данных факторах среды обмен.

Сукцессии подразделяют на первичные и вторичные.

**Первичные сукцессии** развиваются на лишенном жизни месте, где условия существования не являются благоприятными. Под первичной обычно понимается

сукцессия, развитие которой начинается на изначально безжизненном субстрате. Ход первичной сукцессии рассмотрим на примере наземных экосистем.

Если взять участки земной поверхности, например заброшенные песчаные карьеры в различных географических районах, то для всех этих объектов будут характерны как общие, так и специфические изменения в экосистемах.

В качестве общих закономерностей будет иметь место заселение живыми организмами, увеличение их видового разнообразия, постепенное обогащение почв органическим веществом, возрастание их плодородия, усиление связей между различными видами или трофическими группами организмов, уменьшение числа свободных экологических ниш, постепенное формирование все более сложных экосистем.

Более мелкие виды организмов, особенно растительных, при этом, как правило, сменяются более крупными, интенсифицируются процессы круговорота веществ и т.п. В каждом случае при этом можно выделить последовательные стадии сукцессий, под которыми понимается смена одних экосистем другими. Сукцессионные ряды заканчиваются относительно мало изменяющимися экосистемами, называемыми *климаксными*.

Специфические закономерности сукцессий заключаются, прежде всего, в том, что каждой из них, как и каждой стадии, присущ тот набор видов, которые, во-первых, характерны для данного региона, а во-вторых, наиболее приспособлены к той или иной стадии развития сукцессионного ряда. Различными будут и завершающие (климаксные) сообщества (экосистемы).

Ф. Клементс, наиболее полно разработавший учение о сукцессиях, считает, что в любом обширном географическом районе, который по масштабам можно примерно приравнять к природной зоне (лесная, степная, пустынная и т.п.), каждый ряд завершается одной и той же климаксной экосистемой (*моноклимаксом*). Такой климакс был назван *климатическим*. Это, однако, не значит, что для любого участка географической зоны (моноклимакса) характерен один и тот же набор видов.

Видовой состав климаксных экосистем может существенно различаться. Общим является лишь то, что эти экосистемы объединяет сходство видов-эдификаторов, то есть тех, которые в наибольшей мере создают среду обитания. Например, для степных экосистем эдификаторами являются плотнокустовые злаки (ковыль и типчак). Для тропических лесов в качестве эдификаторов выступает большое количество древесных видов, создающих сильное затенение для других видов своим пологом.

Для лесной зоны северных и срединных регионов Евразии основными эдификаторами выступают ель или пихта. Из набора всех древесных видов они в наибольшей степени изменяют условия местопроизрастания: сильно затеняют подпоговое пространство, создают кислую среду почв и обуславливают процессы их оподзоливания (растворение и вымывание из приповерхностного слоя практически всех минералов, кроме кварца).

С этими эдификаторами уживаются только те древесные виды, которые не отстают от них в росте и способны первыми захватить пространство. При сочетании таких условий возможно формирование климаксных смешанных елово-

лиственных (пихтово-лиственных), чаще всего с березой и осиной, лесов. Последнее наиболее характерно для зоны смешанных лесов. Для таежной (более северной) зоны более типичны климаксные леса с явным преобладанием только эдификаторов (ель, пихта).

Однако прежде чем сформируется климаксное сообщество (экосистема), ему предшествует, как отмечалось выше, ряд промежуточных стадий или серий.

Так, в лесной зоне на исходно безжизненном субстрате сначала появляются организмы-пионеры, например корковые водоросли, накипные лишайники и некоторые малотребовательные к плодородию субстрата семенные растения. За ними следует стадия растительности, представленная в основном травами, а затем кустарниками и деревьями-пионерами (чаще всего березой, осиной, ивой). Последние характеризуются быстрым ростом, но, отличаясь высоким светолюбием, быстро изреживаются (к 40–50-летнему возрасту).

В результате этого под их пологом создаются условия для поселения теневыносливой ели, которая постепенно догоняет в росте стареющие лиственные виды деревьев и выходит в первый ярус. На данной стадии и образуется климаксное смешанное елово-лиственное сообщество или чисто еловый лес со свойственным им набором других видов растений и животных.

Наряду с теорией моноклимакса существует точка зрения, в соответствии с которой в одном и том же географическом районе может формироваться несколько завершающих (климаксных) экосистем (*поликлимакс*). Например, в лесной зоне наряду с еловыми и елово-лиственными лесами в качестве климаксных рассматривают также луговые экосистемы, сосновые леса. Однако сторонники моноклимакса считают, что луга в лесной зоне могут длительно существовать только в результате их использования (скашивания, выпаса). При прекращении таких воздействий на смену им неизбежно придут лесные сообщества. Что касается сосновых лесов, то длительное существование их связывается с тем, что они занимают обычно крайне бедные (например песчаные, щебнистые, сильно заболоченные) местообитания, где ель (более сильный эдификатор) не может внедряться и существовать вследствие более значительной требовательности к почвенному плодородию. Но с течением времени по мере накопления в почве органических веществ и необходимых для жизни минеральных элементов и эти «сосновые местообитания», с точки зрения сторонников моноклимакса, будут заняты еловыми лесами, как обладающими более сильной эдификаторной способностью.

**Общие закономерности сукцессионного процесса.** Для любой сукцессии, особенно первичной, характерны следующие общие закономерности протекания процесса.

1. На начальных стадиях видовое разнообразие незначительно, продуктивность и биомасса малы. По мере развития сукцессии эти показатели возрастают.

2. С развитием сукцессионного ряда увеличиваются взаимосвязи между организмами. Особенно возрастает количество и роль симбиотических отношений. Полнее осваивается среда обитания, усложняются цепи и сети питания.

3. Уменьшается количество свободных экологических ниш, и в климаксном сообществе они либо отсутствуют, либо находятся в минимуме. В связи

с этим по мере развития сукцессии уменьшается вероятность вспышек численности отдельных видов.

4. Интенсифицируются процессы круговорота веществ, потока энергии и дыхания экосистем.

5. Скорость сукцессионного процесса в большей мере зависит от продолжительности жизни организмов, играющих основную роль в сложении и функционировании экосистем. В этом отношении наиболее продолжительны сукцессии в лесных экосистемах. Короче они в экосистемах, где автотрофное звено представлено травянистыми растениями, и еще быстрее протекают в водных экосистемах.

6. Неизменяемость завершающих (климаксных) стадий сукцессий относительна. Динамические процессы при этом не приостанавливаются, а лишь замедляются. Продолжаются динамические процессы, обусловливаемые изменениями среды обитания, сменой поколений организмов и другими явлениями. Относительно большой удельный вес занимают динамические процессы циклического (флуктуационного) плана.

7. В зрелой стадии климаксного сообщества (не старческой!) биомасса обычно достигает максимальных или близких к максимальным значений. Неоднозначна продуктивность отдельных сообществ на стадии климакса. Обычно считается, что по мере развития сукцессионного процесса продуктивность увеличивается и достигает максимума на промежуточных стадиях, а затем в климаксном сообществе резко уменьшается. Последнее связывают, во-первых, с тем, что в это время максимум первичной продукции потребляется консументами, а во-вторых, экосистема развивает чрезвычайно большую массу ассимиляционного аппарата, что ведет к дефициту освещенности, следствием чего является снижение интенсивности фотосинтеза при одновременном возрастании потерь продуктов ассимиляции на дыхание самих автотрофов.

**Причины сукцессий.** Сукцессионные смены обычно связывают с тем, что существующая экосистема (сообщество) создает неблагоприятные условия для наполняющих ее организмов (почвоутомление, неполный круговорот веществ, самоотравление продуктами выделений или разложения и т.п.). Такие явления реальны, но не объясняют всех случаев смен экосистем. Например, в северных лесах внедрение ели под полог лиственных древесных сообществ связано прежде всего с тем, что она использует биологические свойства этих сообществ по слабому притенению почвы. Сами же почвенные условия остаются не только благоприятными для лиственных древостоев, но и постепенно улучшаются для них (идет накопление питательных веществ, уменьшается кислотность почв и т.п.). Следовательно, здесь нет оснований говорить о самоотравлении или других подобных причинах смен.

Не подтверждается безоговорочно и точка зрения о том, что появление ели под пологом лиственных древостоев связано с тем, что в молодом возрасте она требует затенения. Известно, например, что ель и в молодом возрасте прекрасно растет при полном освещении (значительно лучше, чем под пологом других древесных видов). Об этом, в частности, свидетельствуют многочисленные

примеры создания культурных фитоценозов ели (посадкой молодых растений или посевом семян) на открытых площадях.

Наряду с природными факторами, причинами динамики экосистем все чаще выступает человек. К настоящему времени им разрушено большинство коренных (климаксных) экосистем. Например, степи почти полностью распаханы (сохранились только на заповедных участках). Преобладающие площади лесов представлены переходными (временными) экосистемами из лиственных древесных пород (береза, осина, реже ива, ольха и др.). Эти леса обычно называют производными или вторичными. Они, как отмечалось выше, являются промежуточными стадиями сукцессий.

К сменам экосистем ведут также такие виды деятельности человека, как осушение болот, чрезмерные нагрузки на леса. Например, в результате отдыха населения (рекреации), химических загрязнений среды, усиленного выпаса скота, пожаров и т.п.

Антропогенные воздействия часто ведут к упрощению экосистем. Такие явления обычно называют *дигрессиями*. Различают, например, пастбищные, рекреационные и другие дигрессии. Смены такого типа обычно завершаются не климаксными экосистемами, для которых характерно усложнение структуры, а стадиями *катоценоза*, которые нередко заканчиваются полным распадом экосистем.

Климаксные экосистемы обычно чувствительны к различным вмешательствам в их жизнь. К подобным воздействиям, кроме хвойных лесов, чувствительны и другие коренные сообщества, например дубовые леса. Это одна из причин катастрофической гибели дубрав в современный период и замены их, как и хвойных лесов, менее ценными, но более устойчивыми временными экосистемами из березы, осины, кустарников или трав. Последнее особенно типично при разрушении степных и лесостепных дубрав.

Кроме песчаных пространств, первичные сукцессии могут начинаться на горных породах, извлеченных из недр, продуктах извержения вулканов (застывшая лава, отложения пепла) и т.п.

**Вторичные сукцессии** происходят на участке, занятом в предшествующее время хорошо развитым сообществом, под влиянием внутренних факторов, в частности жизнедеятельности организмов, или освободившемся после разрушения сообщества под воздействием внешних причин (стихийных бедствий – пожаров, наводнений и т.п.) или в результате деятельности человека.

Примером вторичной сукцессии под влиянием внутренних факторов может служить процесс зарастания озера. Благодаря жизнедеятельности населяющих его организмов озеро медленно наполняется мертвым органическим веществом. Кроме того, в озеро могут поступать осадочные материалы. Постепенно в озере уменьшается глубина, и в конце концов оно превращается в болото (верховое или низовое – в зависимости от расположения), а затем и в сушу. Скорость процесса зарастания зависит от начальной глубины озера (если озеро глубокое, то зарастание может длиться миллионы лет).

Для развития сообществ необходим длительный период времени. Так, для зарастания песчаной дюны – около 1000 лет, для возобновления леса на мес-

те вырубленного – от 100 до 200 лет, для восстановления нарушенного растительного покрова степи – более 50 лет. Вторичные сукцессии развиваются быстрее, нежели первичные.

Климаксная стадия экосистем относительно стабильна и обладает способностью к саморегуляции в течение более длительного времени по сравнению с начальной стадией.

С эволюционной точки зрения достижение стабильности важнее, чем просто повышение продуктивности в изменчивых условиях существования. В свою очередь, климаксные экосистемы могут подвергаться процессам биологического саморазрушения (то, что применительно к отдельному организму называется старением). Изменение условий, развитие новых живых существ и формирование новых взаимосвязей между ними, помимо действия абиотических и антропогенных факторов, могут приводить к отмиранию климаксов. На смену им приходят молодые и, возможно, совсем иные по составу сообщества.

Сукцессии экосистем, как и эволюция живого на всех уровнях, направлены на обеспечение дальнейшего существования, или, как уже отмечалось, на достижение гомеостаза.

Очевидно, что стабильность подвижного равновесия при меняющихся условиях среды легче всего достигается в том случае, если экосистема состоит из максимально возможного числа компонентов. Тогда экологические возможности разных видов могут дополнять друг друга так, что различные воздействия – как внешние (особенно изменения абиотических факторов, к которым невозможно приспособиться), так и внутренние (например, чрезмерные скорости размножения некоторых организмов) – будут сглаживаться.

В экстремальных условиях обитания (при нехватке тепла, влаги и пищи) это не вполне осуществимо, поскольку жить здесь могут лишь немногие специализированные организмы. Эти немногочисленные доминантные виды могли бы из-за отсутствия межвидовой конкуренции создать большие популяции, но им угрожают экологические факторы, не зависящие от плотности (в таких условиях находятся, к примеру, плотные стаи рыб в холодных морях).

Напротив, при достаточности тепла, пищи, влаги и наличии других благоприятных условий (тропический дождевой лес, мелководье теплых морей) в экосистеме наблюдается значительное видовое разнообразие.

Организмы этих видов, тесно связанные между собой, могут, правда, создавать лишь небольшие популяции. Однако тонкая дифференциация их жизненных форм обычно содействует стабилизирующей регуляции всей системы, и в результате любые «помехи» всегда сглаживаются.

Устойчивость стационарных состояний экосистем (т.е. сохранение постоянства внутренних характеристик на фоне нестабильной или изменяющейся внешней среды), а также способность их к переходу из одного состояния в другое (путем сукцессии) обеспечиваются многообразными механизмами саморегуляции, в основе которых лежит принцип обратной связи, отрицательной или положительной.

В большинстве случаев гомеостатическое состояние оказывается автоколебательным – таким, в котором значения показателей колеблются во времени

с постоянной амплитудой около положения равновесия. Такие явления свойственны наиболее устойчивым системам.

Устойчивость экосистем является также результатом длительной адаптации живых компонентов друг к другу и к компонентам косной среды. Скорость изменений в природных, ненарушенных экосистемах по сравнению с жизнью человека очень мала, поэтому только под влиянием деятельности человека возможно увеличение скорости естественных эволюционных процессов. Развитие человеческой цивилизации идет значительно быстрее, чем происходят изменения в экосистемах, и живые существа вынуждены приспосабливаться к новым (антропогенным) экологическим факторам. В настоящий момент человек угрожает стабильности существования экосистем и биосферы в целом. Но только он способен исправить сложившееся положение.

### **Контрольные вопросы**

1. В чем состоит суть концепции экосистемы и геобиоценоза?
2. В чем состоит различие между экосистемой и биогеоценозом?
3. Какими фундаментальными свойствами обладает экосистема?
4. Что собой представляют холистский и редуccionистский подходы при изучении экосистем?
5. Дайте характеристику структурам экосистем и их типам.
6. В чем заключается экспериментальный подход в изучении экосистем?
7. Как характеризуются структурные пищевые уровни экосистем?
8. Что такое энергетика экосистем?
9. Что такое биологическая продуктивность экосистем?
10. Дайте характеристику основным биомам Земли.

## Глава 8. БИОСФЕРА КАК МЕГАЭКОСИСТЕМА

---

### 8.1. Концепция биосферы

**В** бескрайних далях Вселенной голубая планета Земля остается пока единственной планетой, известной науке, на которой имеются условия, благоприятные для существования и эволюции жизни.

**Биосфера** (от био... и сфера) – оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой в существенных чертах обусловлены прошлой или современной деятельностью живых организмов. Биосфера является одной из геологических оболочек Земли или геосфер. Это уникальное природное образование, которого, возможно, нет на других планетах Вселенной.

На Земле также различают *литосферу* – твердую наружную оболочку Земли, состоящую из осадочных пород и расположенных под ними гранитов и базальтов, *гидросферу*, включающую в себя все океаны, моря, озёра и реки, и *атмосферу* – газовую оболочку Земли.

Совокупная биомасса Земли составляет примерно  $2,4 \cdot 10^{12}$  т (около 0,01% массы всей биосферы). 97% из этого количества занимают растения, 3% – животные. В настоящее время на Земле известно несколько миллионов видов живых организмов.

Нижний предел жизни на Земле (до глубины 3 км) ограничен высокой температурой земных недр, верхний предел (20 км) – жестким излучением ультрафиолетовых лучей. Всё, что находится на высоте ниже 20 км, защищено от губительного излучения двадцатикилометровым озоновым слоем. Пространство, в котором возможно существование жизни, называется *экоферой*. Область распространения жизни включает нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы), всю водную оболочку (гидросферу) и верхнюю часть твердой оболочки (литосферы).

Нижняя граница слоя атмосферы, где образуется большое количество озона, находится на высоте 10–15 км, а верхняя – на высоте около 50 км. Этот слой называется *озоносферой*. Максимум концентрации молекул озона соответствует высоте около 25 км, однако даже здесь имеется не более 5–10 молекул озона на миллион молекул воздуха.

Озон, образующийся выше 8–12 км, часто называют стратосферным озоном, чтобы отличить его от тропосферного озона, который образуется в результате других процессов в приземном слое атмосферы. Тем не менее, на границах биосферы можно найти, в основном, лишь микроорганизмы (обычно в виде

спор); наибольшая же концентрация биомассы наблюдается у поверхности суши и океана, в местах соприкосновения оболочек.

**Термин «биосфера»** появился в науке в 1875 г., однако первые представления о биосфере складывались уже в начале XIX в. Ж.Б. Ламарк был первым, кто обратил внимание на живую оболочку Земли и особенности ее строения и функционирования. Эти первые представления были, в частности, отражены в его работе «Гидрология» (1802). Не пользуясь понятием «биосфера», он писал, что «все вещества, находящиеся на поверхности земного шара и образующие его кору, сформировались благодаря деятельности живых организмов».

Он также отметил, что эта оболочка формировалась одновременно с развитием планеты и прошла весьма длительный и сложный путь своего становления. Следы былых состояний биосферы являются ископаемые организмы, находящиеся в осадочном покрове земной коры, которые впоследствии были названы В.И. Вернадским биокосным веществом.

Будучи широко эрудированным естествоиспытателем, Ламарк создал одну из первых схему филогенеза, объяснив, что этапы филогенеза как раз и отражают состояние биосферы в былые геологические эпохи. А. Гумбольдт также выделял сферу жизни как неотъемлемую часть географической оболочки.

Именно идея Ламарка, забытая на 70 лет, была использована Эдуардом Зюссом в работе по происхождению Альп (1875 г.). Зюсс при рассмотрении основных оболочек Земли (лито-, атмо- и гидросферы) полагал, что в области взаимодействия верхних сфер и литосферы можно выделить самостоятельную оболочку – биосферу.

Особая роль в разработке научных основ современной экологии как науки принадлежит **учению В.И. Вернадского о биосфере**.

После нескольких лет гражданской войны, полной экономической разрухи, уже с 20-х годов намечается бурный взлет творческой мысли в России, ведущую роль в котором играла интеллигенция, сохранившая свой духовный потенциал и перенесшая его в новое общество. Несмотря на преследования и физическое уничтожение интеллигенции, Россия в 30-е годы вышла на передовые рубежи мировой науки.

Обстановка высокой требовательности к студентам и молодым специалистам, широкие возможности контактов с крупнейшими европейскими учеными, свободное владение несколькими иностранными языками – все это обусловило появление в России в предреволюционные годы «могучей кучки» ученых.

Среди биологов (экологов) можно назвать таких выдающихся деятелей, как Иван Петрович Павлов (физиолог), Климент Аркадьевич Тимирязев, Алексей Николаевич Северцов, Владимир Леонтьевич Комаров, Владимир Николаевич Сукачев, Георгий Федорович Морозов (первый русский эколог-лесовед), Лев Семенович Берг и др. В их числе был и великий энциклопедист XX в. Владимир Иванович Вернадский.

В студенческие годы В.И. Вернадский был студентом В.В. Докучаева, которого справедливо называют основоположником современной физической географии.

Понимание идей Вернадского пришло в 60-е годы XX в. Оно крепло по мере осознания человечеством угрозы экологического кризиса. Решение глобальных экологических проблем не возможно без понимания законов, управляющих живыми организмами в биосфере.

Небольшая книга В.И. Вернадского «Биосфера» вышла в свет в 1926 г., а затем была переиздана в 1967 г. «Своеобразным, единственным в своем роде, отличным и неповторимым в других небесных телах представляется нам лик Земли – ее изображение в космосе, вырисовывающееся извне, со стороны, из дали бесконечных небесных пространств», – пишет Вернадский. Вся книга пронизана идеей взаимодействия не только земных, но и космических тел и явлений. И главную роль среди них играют живые организмы, **«живое вещество»** планеты.

Вернадский раскрывает ведущую роль живых организмов в трансформации солнечной энергии и преобразовании веществ, слагающих наружные оболочки Земли: «По существу, биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действительную земную энергию, – пишет Вернадский, –...лучи Солнца обуславливают главные черты механизма биосферы... Солнцем в корне переработан и изменен лик Земли, пронизана и охвачена вся биосфера».

Живое вещество, по словам Вернадского, выполняет космическую функцию, связывая Землю с космосом: «Вещество биосферы благодаря им (солнечным лучам) проникнуто энергией; оно становится активным, собирает и распределяет в биосфере полученную в форме излучения энергию, превращает ее в конце концов в энергию в земной среде свободную, способную производить работу... Лик Земли ими (солнечными лучами) меняется, ими в значительной мере лепится. Он не есть только отражение нашей планеты, проявление ее вещества и энергии – он одновременно является и созданием внешних сил космоса».

***В основе учения Вернадского лежат представления:***

1) о планетарной геохимической роли живого вещества (совокупность всех живых организмов, существовавших или существующих в определённый отрезок времени, рассматриваемых как мощный геологический, фактор. В отличие от живых существ, живое вещество, в понимании Вернадского, как биогеохимический фактор, количественно выражается в элементарном химическом составе, массе и энергии;

2) об организованности биосферы, являющейся продуктом сложного превращения вещественно-энергетического и информационного потоков живым веществом за время геологической истории Земли.

Организмы, составляющие биосферу, обладают поразительной способностью к размножению и распространению по планете.

По Вернадскому, вещество биосферы состоит из семи разнообразных, но геологически взаимосвязанных частей: **живое вещество; биогенное вещество; косное вещество; биокосное вещество; радиоактивное вещество; рассеянные атомы; вещество космического происхождения.**

В пределах биосферы везде встречается либо живое вещество, либо следы его биогеохимической деятельности. Газы атмосферы (кислород, азот, угле-

род), природные воды, равно как и каустобиолиты (нефти, угли), известняки, глины и их метаморфические производные (сланцы, мраморы, граниты и др.), в своей основе созданы живым веществом планеты.

Слои земной коры, лишённые в настоящее время живого вещества, но переработанные им в геологическом прошлом, Вернадский относил к области «былых биосфер».

Биосфера охватывает часть атмосферы, гидросферу и верхнюю часть литосферы, которые взаимосвязаны сложными биогеохимическими циклами миграции веществ и энергии (*по В.И. Вернадскому – биогенная миграция атомов*). Начальный момент этих циклов заключён в трансформации солнечной энергии растениями и синтезе биогенных веществ на Земле. В основе концепции биосферы Вернадского лежат следующие *биогеохимические принципы*:

**Первый принцип.** Биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению.

**Второй принцип.** Эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов биосферы.

**Третий принцип.** В течение всего геологического времени, заселение планеты должно было быть максимально возможным для всего живого вещества, которое тогда существовало.

Биосфера мозаична по структуре и составу, отражая геохимическую и геофизическую неоднородность лика Земли (океаны, озёра, горы, ущелья, равнины и т.д.) и неравномерность в распределении живого вещества по планете как в прошлые эпохи, так и в наше время. Максимальное содержание живого вещества гидросферы приурочено к мелководьям, минимальное – к глубинным акваториям (абиссаль); на суше эта неравномерность проявляется в мозаике биогеоценологического покрова (леса, болота, степи, пустыни и др.) с минимумом плотности живого вещества в высокогорьях, пустынях и полярных областях. Элементарная структура активной части современной биосферы – экосистема.

**Биосфера – арена жизни живых существ, а также жизни и хозяйственной деятельности человека.**

При изучении биосферы следует учитывать пять феноменов.

**Первый феномен – жизнь.** Тайна ее возникновения до сих пор остается неразгаданной. В.И. Вернадский признавал справедливость «принципа Гюйгенса» – жизнь есть космическое явление, в чем-то резко отличное от косной материи. Если предположить, что вся масса и энергия Вселенной, а также время и пространство возникли в результате Большого взрыва, то, возможно, именно в этот момент произошло образование двух субстанций – живой и косной. Сущность живого заключена в присущей ему жизненной силе (*энтелехии*), направляющей эволюцию по восходящей линии.

Энтелехия (*греч.* – осуществленная цель) – действительность в противоположность возможности, осуществление того, что заложено в материи, как возможность. Душа есть, по Аристотелю, первая энтелехия организма, в силу которой тело, располагающее лишь «способностью» жить, действительно живет, пока оно соединено с душой.

**Второй феномен – организм.** Живое вещество дискретно, оно представлено множеством отдельных особей организмов. В.И. Вернадский высказывал предположение, что жизнь на Землю была занесена извне. Согласно концепции **панспермии**, в космическом пространстве присутствует огромное количество зародышей живого вещества. Возможно, они «заразили» Землю и простейшие формы организмов появились с самого начала геологической истории в готовом виде.

**Третий феномен – биоразнообразие.** Многообразие видов возникло как результат присущей организмам изменчивости, микро- и макроэволюционных процессов. Дарвин включает свою теорию происхождения видов словами: «Есть величие в этом воззрении, по которому жизнь с ее различными проявлениями Творец первоначально вдохнул в одну или ограниченное число форм; и между тем как наша планета продолжает вращаться согласно неизменным законам тяготения, из такого простого начала развилось и продолжает развиваться бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм».

**Четвертый феномен – экосистема.** Экосистема – первичная ячейка биогенного механизма круговорота вещества, осуществляемого продуцентами, консументами и редуцентами. Циклы биогенных элементов – необходимое условие устойчивости экосистем. Следует отметить принципиальную независимость биогеохимических функций живого вещества от биологического разнообразия и таксономического положения организмов на макроэволюционной лестнице.

**Пятый феномен – биосфера.** Особенность биосферы состоит в том, что с самого начала геологической истории все пять феноменов сосуществовали в неразрывной связи друг с другом: жизнь на Земле была представлена популяциями множества организмов, которые эволюционировали в условиях экосистем и единой биосферы.

Вернадский четко обозначает **верхний** и **нижний** пределы распространения жизни. Верхний предел обуславливается лучистой энергией, приходящей из космоса, губительной для живых существ. Речь идет о жестком ультрафиолетовом излучении; оно задерживается озоновым экраном, нижняя граница которого проходит на высоте около 15 км. Это верхняя граница биосферы. Нижний предел жизни связан с повышением температуры в земных недрах. На глубине 3–3,5 км температура достигает 100°C. Наибольшую протяженность по вертикали биосфера имеет в океане: от поверхности до максимальных глубин в нем обитают живые существа.

Для биосферы характерно не только присутствие живого вещества. Она обладает также следующими тремя особенностями:

- во-первых, на нее падает мощный поток солнечной энергии;
- во-вторых, в ней в значительном количестве содержится жидкая вода;
- в-третьих, в биосфере проходят поверхности раздела между веществами, находящимися в трех фазах – твердой, жидкой и газообразной. Все это служит предпосылкой для активного обмена веществом и энергией, в котором большую роль играют организмы.

**Функции живого вещества.** Чтобы раскрыть сущность процессов, протекающих в биосфере, рассмотрим основные постулаты концепции Вернадского (Вернадский, 1967):

**Постулат первый:** «С самого начала биосферы жизнь, в нее входящая, должна была быть уже сложным телом, а не однородным веществом, поскольку связанные с жизнью ее биогеохимические функции по разнообразию и сложности не могут быть уделом какой-нибудь одной формы жизни». Смысл сказанного однозначен: первобытная биосфера изначально была представлена богатым функциональным разнообразием.

**Постулат второй:** «Организмы проявляются не единично, а в массовом эффекте...». И далее: «Первое появление жизни... должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организмов, а их совокупности, отвечающей геохимической функции жизни. Должны были сразу появиться биоценозы».

**Третий постулат:** «В общем монолите жизни, как бы не менялись его составные части, их химические функции не могли быть затронуты морфологическим изменением». Смысл приведенных постулатов таков: первичная биосфера была представлена «совокупностями» организмов типа биоценозов, которые и были главной «действующей силой» геохимических преобразований, а морфологические изменения компонентов этих «совокупностей» не отражались на их «химических функциях».

**Постулат четвертый:** «Живые организмы... своим дыханием, своим питанием, своим метаболизмом... непрерывной сменой поколений... порождают одно из грандиознейших планетных явлений... миграцию химических элементов в биосфере», поэтому «на всем протяжении протекших миллионов лет мы видим образование тех же минералов, во все времена шли те же циклы химических элементов, какие мы видим и сейчас».

**И пятый постулат:** «Все без исключения функции живого вещества в биосфере могут быть исполнены простейшими одноклеточными организмами».

Какие же именно «геохимические функции» имел в виду Вернадский? Он определил их такими терминами: газовая, кислородная, окислительная, кальциевая, восстановительная, концентрационная, разрушение органических соединений, восстановительное разложение, метаболизм и дыхание. Функций этих было достаточно, чтобы «былая биосфера» сыграла свою определяющую роль в становлении оболочек Земли – атмосферы, гидросферы, литосферы и геосферы. Современная наука о биосфере те же **функции классифицирует** по пяти категориям: энергетическая, концентрационная, деструктивная, средообразующая, транспортная.

*Энергетическая функция* выполняется, прежде всего, растениями, которые в процессе фотосинтеза аккумулируют солнечную энергию в виде разнообразных органических соединений. По словам Вернадского, зеленые хлорофилльные организмы, зеленые растения, являются главным механизмом биосферы, который улавливает солнечный луч и создает фотосинтезом химические тела – своеобразные солнечные консервы, энергия которых в дальнейшем является источником действенной химической энергии биосферы, а в значительной мере – всей земной коры.

Энергия, аккумулируемая растениями, распределяется внутри экосистем между животными в виде пищи. Частично энергия рассеивается, а частично накапливается в отмершем органическом веществе и переходит в ископаемое состояние. Так образовались залежи торфа, каменного угля, нефти и других горючих полезных ископаемых, служащие в настоящее время энергетической базой для жизни и работы людей. Растения – главный источник пищи для людей и сельскохозяйственных животных.

*Деструктивная (разрушительная) функция* состоит в разложении, минерализации мертвого органического вещества, химическом разложении горных пород, вовлечении образовавшихся минералов в биотический круговорот.

Мертвое органическое вещество разлагается продуцентами до простых неорганических соединений (углекислого газа, воды, сероводорода, метана, аммиака и т.д.), которые вновь используются в начальном звене круговорота.

Особо следует сказать о химическом разложении горных пород (*косное вещество*). Благодаря живому веществу биотический круговорот пополняется минералам, высвобождаемым из литосферы. Пионеры жизни на скалах – бактерии, сине-зеленые водоросли, грибы и лишайники – оказывают на горные породы сильнейшее химическое воздействие растворами целого комплекса кислот – угольной, азотной, серной и разнообразных органических. Разлагая с их помощью те или иные минералы, организмы избирательно извлекают и включают в биотический круговорот важнейшие питательные элементы – кальций, калий, натрий, фосфор, кремний, микроэлементы. Например, плесневый грибок в лабораторных условиях за неделю высвобождает из базальта 3% содержащегося в нем кремния, 11% алюминия, 59% магния, 64% железа.

Общая масса зольных элементов, вовлекаемых ежегодно в биотический круговорот только на суше, составляет около 8 млрд т. Это в несколько раз превышает массу продуктов извержения всех вулканов мира на протяжении года. Благодаря жизнедеятельности организмов-деструкторов создается уникальное свойство почв – их плодородие.

*Концентрационная функция* заключается в избирательном накоплении при жизнедеятельности организмов атомов веществ, рассеянных в природе. Способность концентрировать элементы из разбавленных растворов – это характерная особенность живого вещества. Наиболее активными концентраторами многих элементов являются микроорганизмы. Например, в продуктах жизнедеятельности некоторых из них по сравнению с природной средой содержание марганца увеличено в 1 200 000 раз, железа – в 65 000, ванадия – в 420 000, серебра – в 240 000 раз и т.д.

Морские организмы активно концентрируют рассеянные минералы для построения своих скелетов и покровов. Существуют, например, кальциевые организмы (моллюски, кораллы, мшанки, иглокожие, известковые водоросли и т.д.), кремниевые (диатомовые водоросли, кремниевые губки, радиолярии).

Особо следует обратить внимание на способность морских организмов накапливать микроэлементы, тяжелые металлы, в том числе ядовитые (ртуть, свинец, мышьяк), радиоактивные элементы. Их концентрация в теле беспозвоночных и рыб может в сотни тысяч раз превосходить содержание в морской

воде. Благодаря этому морские организмы полезны как источник микроэлементов, но вместе с тем употребление их в пищу может грозить отравлением тяжелыми металлами или быть опасным в связи с повышенной радиоактивностью.

**Средообразующая функция** состоит в трансформации физико-химических параметров среды (литосферы, гидросферы, атмосферы) в условия, благоприятные для существования организмов. *Можно сказать, что она является совместным результатом всех рассмотренных выше функций живого вещества: энергетическая функция обеспечивает энергией все звенья биологического круговорота; деструктивная и концентрационная способствует извлечению из природной среды и накоплению рассеянных, но жизненно важных для организмов элементов.*

Средообразующие функции живого вещества создали и поддерживают в равновесии баланс вещества и энергии в биосфере, обеспечивая стабильность условий существования организмов, в том числе человека.

Вместе с тем живое вещество способно восстанавливать условия обитания, нарушенные в результате природных катастроф или антропогенных воздействий. Эту способность живого вещества к регенерации экологических условий выражает принцип Ле Шантелье.

**Принцип Ле Шантелье:** *изменение любых переменных в системе в ответ на внешнее возмущение происходит в направлении компенсации производимых возмущений.*

В теории управления аналогичное явление носит название, как мы уже знаем, *отрицательных обратных связей*. Благодаря этим связям система возвращается в первоначальное состояние, если производимые возмущения не превышают пороговых значений. Таким образом, *гомеостаз*, устойчивость экосистемы, оказывается явлением не статическим, а динамическим.

## 8.2. Эволюция биосферы

В результате средообразующей функции в географической оболочке произошли следующие важнейшие события:

### **1. Преобразование газовый состав первичной атмосферы.**

После образования нашей планеты (4,65 млрд лет т.н.) в результате концентрации веществ космической газовой туманности, происходящей под действием центробежных и центростремительных сил. Земля на первом этапе своего развития представляла огненный шар, на котором постоянно происходили вулканические извержения. Газы, извергаемые вулканами, образовали вторичную атмосферу Земли, состоящую в основном из азота, углекислого газа и водяного пара, пришедшую на смену первичной догеологической метано-аммиачной атмосфере. Пока в атмосфере не было кислорода, а значит, и озона, задерживающего ультрафиолет, органические вещества могли потреблять солнечную энергию, медленно создаваться и накапливаться без фотосинтеза. Около 3,2 млрд лет т.н. появляются первые бактерии, зарождается жизнь на Земле. С этим периодом связывается **первая кислородная революция**, которая совпадает с моментом зарождения жизни, когда появился первый бескислородный обмен веществ.

Эти бактерии осуществляли первый бескислородный обмен. Когда появились *порфирины* – вещества (к ним принадлежат хлорофилл, красный гемоглобин), способные к самокатализу, вступил в действие механизм фотосинтеза. Он начал формировать кислородную атмосферу, а значит и озоновый экран.

Это была *вторая атмосферно-дыхательная революция*, по мнению американского палеоклиматолога Р. Фейбриджа.

*Третья атмосферно-дыхательная революция* произошла, когда содержание кислорода в атмосфере достигло одного процента от современного. Остальное – азот и очень много углекислого газа. Атмосфера походила на современную атмосферу Венеры.

*Четвертая атмосферно-дыхательная революция* грянула в каменноугольный и пермский периоды (355–295 млн лет т.н.). Роскошные влажные леса каменноугольного и пермского периодов выделили огромное количество кислорода. Возможно, его было больше, чем когда-либо на Земле. И не этим ли объясняется появление на планете гигантских насекомых. Размах крыльев стрекоз каменноугольного периода достигал одного метра. Ведь, по мнению биологов, размеры насекомых ограничены именно способом их дыхания и кровообращения: при больших размерах тела кислорода насекомым не хватает при нынешнем составе воздуха. Для этого периода характерно и быстрое оскудение растительного мира. Это также может быть следствием «нерасчетливого» потребления пышной растительностью углекислого газа из атмосферы и океана, в результате чего зеленый мир обрек себя на полуголодное существование.

Недостаток углекислого газа в атмосфере, возможно, явился причиной пермокарбонového оледенения. Ведь известно, что углекислый газ создает тепличный эффект, тем самым способствует накоплению тепла.

Сто миллионов лет тому назад, в мелу на Земле произошла *пятая атмосферная революция*. Содержание углекислого газа в атмосфере резко снижается.

#### **2. Изменился химический состав вод первичного океана.**

Самое важное изменение произошло в океане (шестьсот миллионов лет назад, начало кембрия) – вода океанов, насыщенная углекислым газом, стала чуть щелочнее, как сейчас. Это затруднило удаление некоторых продуктов жизнедеятельности, например извести, для многочисленного мягкотелого животного мира. Самые разные виды, роды, классы животных на рубеже докембрия и кембрия научились одеваться в панцири и раковины, строить себе внутренние скелеты.

Мел – новая эпоха отложения извести в мелководных шельфовых морях прошлого. В этот период известь отлагалась в условиях не избытка, как это было прежде, а недостатка углекислого газа. Мельчайшие представители растительного и животного царств обеднили углекислотой сначала океан, а затем, поскольку океан жадно поглощал углекислоту из атмосферы, и воздух.

#### **3. Образовалась толща осадочных пород в литосфере.**

**4. На поверхности суши возник плодородный почвенный покров, органическим веществом стали богаты воды океана, рек и озер.**

С кайнозойского времени начинают свое летоисчисление современные почвы – черноземы в степях, бурые почвы широколиственных лесов.

Вернадский объясняет парадокс: почему, несмотря на то, что общая масса живого вещества – пленка жизни, покрывающая Землю, ничтожно мала, результаты жизнедеятельности организмов сказываются на составе и литосферы, и гидросферы, и атмосферы.

Если живое вещество распределить равномерно по поверхности Земли ровным слоем, его толщина составит всего 2 см. При такой незначительной массе организмы осуществляют свою планетарную роль за счет весьма быстрого размножения, т.е. весьма энергичного круговорота веществ, связанного с этим размножением.

Масса живого вещества, соответствующая данному моменту времени, с трудом сопоставляется с тем грандиозным ее количеством, которое производило свою работу в течение миллиардов лет существования организмов. В.И. Вернадский указывает, что вся масса живого вещества, воспроизведенного за время существования биосферы, многократно превышает массу земной коры.

На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом. Глины, известняки, доломиты, бурые железняки, бокситы – это все породы биогенного происхождения. Наконец, свойства природных вод, соленость Мирового океана и газовый состав атмосферы определяются жизнедеятельностью населяющих планету существ.

Рассмотрим влияние средообразующей функции организмов на содержание кислорода и углекислого газа в атмосфере. Напомним, что повышение концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере вызывает «парниковый эффект» и способствует потеплению климата. Свободный кислород выделяется при фотосинтезе. Первые на Земле массовое развитие фотосинтезирующих организмов – синезеленых водорослей – имело место 2,5 млрд лет назад. Благодаря этому в атмосфере появился кислород, что дало импульс быстрому развитию животных. Однако интенсивный фотосинтез сопровождался усиленным потреблением  $\text{CO}_2$  и уменьшением его содержания в атмосфере. Это приводило к ослаблению «парникового эффекта», резкому похолоданию и первому в истории планеты (гуронскому) оледенению (2,3–2,5 млрд лет т.н.).

В наши дни накопление в атмосфере углекислого газа от сжигания углеводородного топлива рассматривается как очень тревожная тенденция. Эта тенденция может привести к усилению парникового эффекта, что повлечет за собой потепление климата, таяние ледников. В результате деградации ледников произойдет повышение уровня Мирового океана по некоторым оценкам более чем на 100 метров. В этой связи следует отметить функцию изъятия из атмосферы и вод Мирового океана и последующего захоронения избыточной углекислоты морскими организмами путем перевода ее в соединения углекислого кальция, а также путем образования биомассы живого вещества на суше и в океане.

Чистота морских вод – во многом результат фильтрации, осуществляемой разнообразными организмами, но особенно зоопланктоном. Большинство из этих организмов добывает пищу, отцеживая из воды мелкие час-

тицы. Работа их настолько интенсивна, что весь океан очищается от взвеси за 4 года.

### **8.3. Функционирование биосферы**

Устойчивое функционирование биосферы и выполнение ею своих глобальных функций возможно только при условии соблюдения закона постоянства вещества и энергии, который реализуется в потоках энергии и круговоротах питательных (биогенных) веществ.

Движущей силой биотического круговорота служит энергия Солнца. Проникая из космоса в биосферу, лучистая энергия улавливается, трансформируется и накапливается не только в растениях, но и в животных, почвах, горных породах. По образному выражению одного геохимика, энергия Солнца движется по кругу плеяды химических элементов, которые то сцепляются в гроздь органических молекул, то рассыпаются опять в неорганические вещества.

Энергия может существовать в виде различных взаимно превращающихся форм, таких как механическая, химическая, тепловая или электрическая энергия. Переход одной формы в другую, называемый преобразованием энергии, подчиняется законам термодинамики.

Энергия Солнца запускает в действие механизмы биотического круговорота питательных веществ в экосистеме. Биотический круговорот обеспечивается взаимодействием трех основных групп организмов – продуцентов, осуществляющих фотосинтез, и бактерий, способных к хемосинтезу; консументов и редуцентов.

На восходящей ветви биотического круговорота, основанного на выполнении энергетической функции зелеными растениями, происходит аккумуляция солнечной энергии в виде органических веществ, синтезируемых растениями из неорганических соединений – углекислого газа, воды, азота, зольных элементов питания. Нисходящая ветвь биотического круговорота связана с потерями органического вещества и накопленной в нем энергии. Важнейший процесс – дыхание растений, при котором до половины ассимилированного при фотосинтезе органического вещества окисляется до  $\text{CO}_2$  и возвращается в атмосферу.

Второй существенный процесс расходования органического вещества и энергии – это потребление растений консументами первого порядка – растительноядными животными. Запасаемая фитофагами с пищей энергия также в значительной мере расходуется на дыхание, жизнедеятельность, размножение, выделяется с экскрементами.

Растительноядные животные являются пищей для плотоядных животных – консументов более высокого трофического уровня. Консументы второго порядка расходуют накопленную с пищей энергию по тем же каналам, что и консументы первого порядка (растительноядные животные). Число трофических уровней, образуемых хищными животными, обычно не превышает трех-четырёх, так как в связи с большими тратами энергии прирост биомассы животных на более высоких трофических уровнях становится все меньше.

Каждое звено экосистемы поставляет в окружающую среду органические остатки, которые служат источником пищи и энергии для микроорганизмов – бак-

терий, грибов, простейших, а также животных-сапрофагов. Завершающим этапом превращения органического вещества являются процессы гумификации и далее окисления гумуса до  $\text{CO}_2$  и минерализации зольных элементов (биогенов), которые вновь возвращаются в почву и атмосферу, обеспечивая растения пищей.

Таким образом, биотический круговорот представляет собой непрерывный процесс создания и деструкции органического вещества. Он реализуется при участии представителей всех трех групп организмов: без продуцентов невозможна жизнь, поскольку лишь они производят основу жизни – первичное органическое вещество. Консументы разных порядков, потребляя первичную и вторичную продукцию и переводя органическое вещество из одной формы в другую, способствуют возрастанию многообразия форм жизни на Земле. Наконец, редуценты, разлагая органическое вещество до элементов минерального питания, возвращают его к началу круговорота.

Миграция химических элементов в биосфере осуществляется в виде биогеохимических циклов, которые связывают наружные оболочки нашей планеты (атмосферу, гидросферу и литосферу) в единое целое, обеспечивая, с одной стороны, ее устойчивость, а с другой – непрерывную эволюцию ее состава.

В биотическом круговороте помимо образующих органическое вещество элементов (кислород, углерод, водород) принимает участие большое число биологически важных элементов – азот, кальций, натрий, калий, кремний, фосфор, сера, а также микроэлементы – бром, йод, цинк, серебро, молибден, медь, магний, свинец, кобальт, никель. Список элементов, поглощаемых живым веществом, можно значительно расширить, причем в него входят даже ядовитые – ртуть, селен, мышьяк и радиоактивные.

Говоря о биотических круговоротах или биогеохимических циклах, следует помнить, что нормальное функционирование экосистем возможно только при условии, когда вход и выход веществ в них и из них постоянно открыт.

Литосфера, гидросфера и атмосфера служат гигантскими запасными резервуарами, из которых организмы черпают необходимые вещества, когда внутренние запасы ресурсов оказываются исчерпанными. На выходе экосистемы поставляют в окружающую среду биохимически преобразованные продукты жизнедеятельности. Так осуществляется средообразующая функция живого вещества.

Несмотря на глобальные масштабы миграции атомов через экосистемы, естествоиспытатели обращают внимание на чрезвычайно экономный ход этого процесса. Еще в XVIII в. К. Бэр назвал это явление **законом бережливости**. В.И. Вернадский очень образно сформулировал этот закон – *атомы, вошедшие в какую-нибудь форму живого вещества, захваченные единичным жизненным вихрем, с трудом возвращаются, а может быть, и не возвращаются назад, в косную материю биосферы*.

Ответим на вопрос о скорости круговорота различных веществ в биосфере. Все живое вещество биосферы обновляется в среднем за 8 лет. В океане циркуляция идет во много раз быстрее: вся масса живого вещества обновляется за 33 дня, а масса фитопланктона – каждый день.

В атмосфере смена кислорода происходит за 106 лет, углекислого газа – за 6,3 года. Процесс полной смены вод в гидросфере осуществляется за 2800 лет,

а время, необходимое для фотосинтетического разложения всей массы воды, исчисляется 5–6 млн лет.

#### **8.4. Круговорот веществ и биогеохимические циклы**

Круговорот веществ на Земле – повторяющиеся процессы превращения и перемещения вещества в природе, имеющие более или менее выраженный циклический характер. Эти процессы имеют определённое поступательное движение, т.к. при так называемых циклических превращениях в природе не происходит полного повторения циклов, всегда имеются те или иные изменения в количестве и составе образующихся веществ. Понятие «круговорот веществ» нередко трактовалось метафизически, как движение по замкнутому кругу, что в корне ошибочно.

Около 5 млрд лет назад произошла дифференциация вещества Земли, разделение его на ряд концентрических оболочек, или геосфер: атмосферу, гидросферу, литосферу др. оболочки, отличающиеся друг от друга характерными химическими, физическими и термодинамическими свойствами. Эти оболочки в последующее геологическое время развивались в направлении дальнейшего наиболее устойчивого состояния.

Между всеми геосферами и внутри каждой отдельной геосферы продолжался обмен веществом. Вначале наиболее существенную роль играл вынос вещества из недр Земли на поверхность в результате процессов выплавления легкоплавкого вещества Земли и дегазации.

Насколько можно судить на основании сохранившихся геологических свидетельств, эта стадия обмена была ещё очень обширной в архейскую эру. В то время имели место интенсивные колебательные движения в земной коре, обширные горообразовательные процессы, создавшие повсеместно складчатость, а также энергичная вулканическая деятельность, результатом которой явились мощные слои базальтов.

Широко развиты были интрузии и процессы гранитизации. Все эти процессы осуществлялись в более грандиозных масштабах, чем в последующие геологические периоды.

В архейскую эру на поверхность Земли выносились вещества в значительно больших количествах и, возможно, из более глубоких областей планеты. В дальнейшем обмен веществом между глубокими областями и поверхностью Земли сократился.

В конце докембрия обособились более спокойные области земной коры – платформы и области интенсивной тектонической и магматической деятельности – геосинклинали. С течением времени платформы росли, а геосинклинальные области сужались.

В современный период обмен веществом между геосферами по вертикальному направлению достаточно определено может наблюдаться в пределах 10–20 км от поверхности Земли и местами – в 50–60 км. Не исключено движение вещества и из более глубоких зон Земли, однако этот процесс в настоящее время уже не играет существенной роли в общем круговороте веществ на Земле.

Непосредственно непрерывный круговорот веществ наблюдается в атмосфере, гидросфере, верхней части твёрдой литосферы и в биосфере. Со времени появления биосферы (около 3,5 млрд лет назад) круговорот веществ на Земле изменился. К физико-химическим прибавились и биогенные процессы. Наконец, огромной геологической силой стала ныне деятельность человека.

Круговорот веществ на Земле в процессе развития нашей планеты изменялся и в современный период с геологической точки зрения наиболее интенсивен на поверхности Земли. В интенсивный обмен захватывается в литосфере, атмосфере, гидросфере и биосфере одновременно лишь небольшая часть вещества этих оболочек. Наблюдаемый круговорот веществ на Земле складывается из множества разнообразных повторяющихся в основных чертах процессов превращения и перемещения вещества.

Отдельные циклические процессы представляют собой последовательный ряд изменений вещества, чередующихся с временными состояниями равновесия. Как только вещество вышло из данной термодинамической системы, с которой оно находилось в равновесии, происходит его дальнейшее изменение, пока оно не возвратится частично к первоначальному состоянию. Полного возвращения к первоначальному состоянию никогда не происходит. Вместе с тем благодаря этим повторяющимся процессам на поверхности Земли обеспечивается известная стабильность её рельефа. Яркой иллюстрацией этого может служить круговорот воды в природе.

Круговорот веществ, как и отдельные циклические процессы на Земле, поддерживается притекающей энергией. Её основными источниками являются солнечная радиация, энергия положения (гравитационная) и радиогенное тепло Земли, когда-то имевшее исключительное значение в происходивших на Земле процессах.

Энергия, возникшая при других химических реакциях, имеет второстепенное значение. Для отдельных частных круговоротов вещества можно оценить затраченную энергию; например, для ежегодного испарения масс воды с поверхности океана расходуется около  $10,5 \cdot 10^{23}$  дж ( $2,5 \cdot 10^{23}$  кал), или 10% от всей получаемой Землёй энергии Солнца.

Классификация круговорота веществ на Земле ещё не разработана. Можно говорить, например, о круговоротах отдельных химических или о биологическом круговороте веществ в биосфере; можно выделить круговорот газов атмосферы или воды, твёрдых веществ в литосфере и, наконец, круговорот веществ в пределах 2–3 смежных геосфер.

Изучением круговорота веществ занимались многие русские учёные. В.И. Вернадский выделил геохимическую группу так называемых циклических химических элементов. К ним относят практически все широко распространённые и многие редкие химические элементы (углерод, кислород, азот, фосфор, сера, кальций, хлор, медь, железо, йод). Из цикличности химических элементов особенно важную роль в биогенном цикле играют углерод, азот, фосфор и сера.

Различают большой геологический круговорот и малый биологический круговорот.

**Большой геологический круговорот** – обмен веществ между сушей и океаном, совершаемый водой и происходящий в глобальной геосистеме

с периодом в десятки и сотни тысяч лет. К этому типу можно отнести глобальный круговорот воды. Вода не только стекает в океан, но и участвует при этом в различных экзогенных и геохимических процессах, будучи сильнейшим растворителем в природе. Она выносит в океан продукты разрушения горных пород, где последние накапливаются в осадочных породах. Но поскольку земная кора постоянно находится в тектонических движениях, то океаническое дно может стать сушей и опять подвергнется разрушительной силе воды.

**Малый биологический круговорот** – обмен химическими элементами между живыми организмами и косными компонентами биосферы (атмосфера, гидросфера, литосфера). Биологические круговороты осуществляются при наличии четырех взаимосвязанных компонентов: запас химических веществ и энергии, продуцентов, консументов, редуцентов.

Действуя совместно, эти круговороты в масштабах планеты формируют биогеохимические циклы. При этом скорости круговорота биогенных элементов различны и зависят как от их роли, которую они выполняют в жизнедеятельности организмов, так и от количества этих элементов в земной коре.

**Биогеохимические круговороты.** В.И. Вернадский (1945; цит. по: Потапов, 2004) писал: «Живое вещество охватывает и перестраивает все химические процессы биосферы, действенная его энергия огромна. Живое вещество есть самая мощная геологическая сила, растущая с ходом времени». Данное высказывание является постулатом о важнейшей роли живых организмов в формировании и поддержании основных физико-химических свойств оболочек Земли.

В концепции биосферы выявляется целостность функциональной системы в пространстве, занятой жизнью, где реализуется единство геологических и биологических сил на нашей планете. Основные свойства жизни реализуются за счет высокой химической активности живых организмов, их способности к самопроизведению и эволюции.

В поддержании жизни как планетарного явления важнейшее значение имеет биоразнообразие, множество форм жизни, которые отличаются набором потребляемых веществ и выделяемых в среду продуктов жизнедеятельности. Биоразнообразие – основа устойчивого функционирования биосферы, которая создает биогеохимические циклы вещества, превращение энергии и использование информации.

**Круговорот воды.** Значение воды для жизни на Земле абсолютно. Круговорот воды представляет собой процесс непрерывного, взаимосвязанного перемещения воды в глобальных масштабах. Круговорот воды осуществляется под влиянием солнечной энергии, гравитации, жизнедеятельности организмов. В целом для планеты главным источником прихода воды служат атмосферные осадки, а расхода – испарение, которые сбалансировано составляют 525 тыс. км<sup>3</sup> или 1030 мм в год.

На рисунке 8.1 показан круговорот воды, в котором можно выделить так называемые малый и большой круговороты. При малом круговороте вода, испарившаяся с поверхности океана, вновь возвращается в него в виде атмосферных осадков.

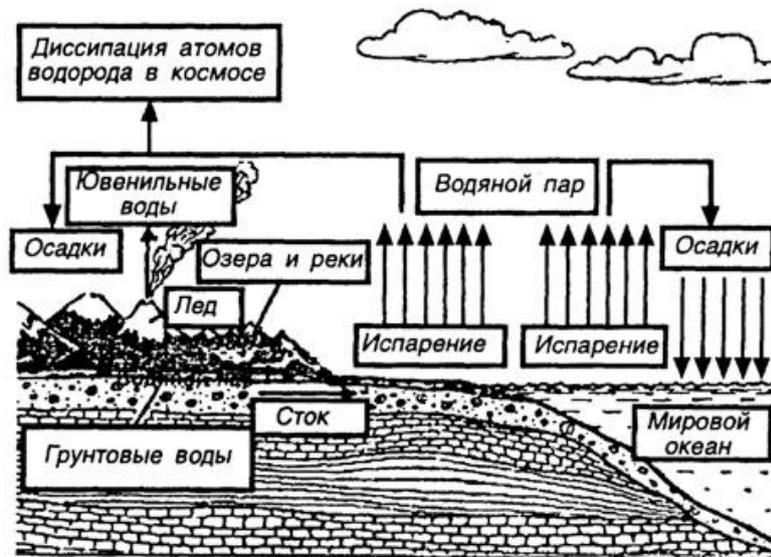


Рис. 8.1. Круговорот воды в биосфере (по: Потапов, 2004)

При большом круговороте часть испарившейся с водной поверхности влаги выпадает не только на океан, но и на сушу, где питает реки и другие водоемы, но в конечном счете с подземным или поверхностным стоком возвращается в океан.

Необходимо отметить, что наибольшей активностью в водообмене обладают речные воды (обновляются каждые 11 дней) против, например, воды полярных ледников – за 8000 лет.

Речная вода в естественных условиях практически всегда пресная и служит для потребления многими живыми организмами. По мнению многих ученых, круговорот воды представляет собой глобальный гигантский опреснитель воды.

Значимую роль в процессе круговорота воды играет эвапотранспирация, которая представляет собой количество влаги, переходящее в атмосферу в результате транспирации зеленых растений и испарения с поверхности почвы, т.е. суммарное испарение (принято измерять его в мм рт. ст.). Транспирацией именуют испарение воды зелеными частями растений, причем она испаряется со всей наружной и всех внутренних поверхностей растений, соприкасающихся с воздухом. Общая транспирация зависит от многих экологических факторов (освещенность, сухость воздуха, ветер, рельеф и др.). Наибольшей транспирацией характеризуются болотные и плавающие растения (рогоз, частуха, рдест – до 4000 мг/дм<sup>2</sup> ч). Из наземных растений сильнее всего транспирируют травянистые растения солнечных местообитаний – до 2500 мг/дм<sup>2</sup> ч; кустарники в тундре дают всего 150 мг/дм<sup>2</sup> ч; а тропические деревья в лесах области туманов лишь до 120 мг/дм<sup>2</sup> ч. У вечнозеленых хвойных пород игольчатая хвоя в передней части устьичного аппарата имеет высокую пробку, которая служит дополнительным препятствием для транспирации. У пустынных растений транспирация служит единственным способом защиты организма от летальных последствий воздействий высоких температур.

Количественные оценки роли эвапотранспирации в круговороте воды показали, что при средней годовой норме осадков 771 мм в море с подземным и поверхностным стоком поступает менее их половины – 367 мм, а оставшиеся 404 мм эвапотранспирируются. Величина эвапотранспирации для растительных формаций средней Европы составляет до 7000 т на 1 га в год.

**Круговорот углерода.** Углерод – основной биогенный элемент, который играет исключительную роль в образовании живого вещества биосферы. Углекислый газ из атмосферы в процессе фотосинтеза, осуществляемого зелёными растениями, ассимилируется и превращается в разнообразные и многочисленные органические соединения растений.

Растительные организмы, особенно низшие микроорганизмы, морской фитопланктон, благодаря исключительной скорости размножения продуцируют в год около  $1,5 \cdot 10^{11}$  т углерода в виде органической массы, что соответствует  $5,86 \cdot 10^{20}$  Дж ( $1,4 \cdot 10^{20}$  кал) энергии. Растения частично поедаются животными (при этом образуются более или менее сложные пищевые цепи).

В конечном счете, органическое вещество в результате дыхания организмов, разложения их трупов, процессов брожения, гниения и горения превращается в углекислый газ или отлагается в виде сапропеля, гумуса, торфа, которые, в свою очередь, дают начало многим другим каустобиолитам – каменным углям, нефти, горючим газам (рис. 8.2).

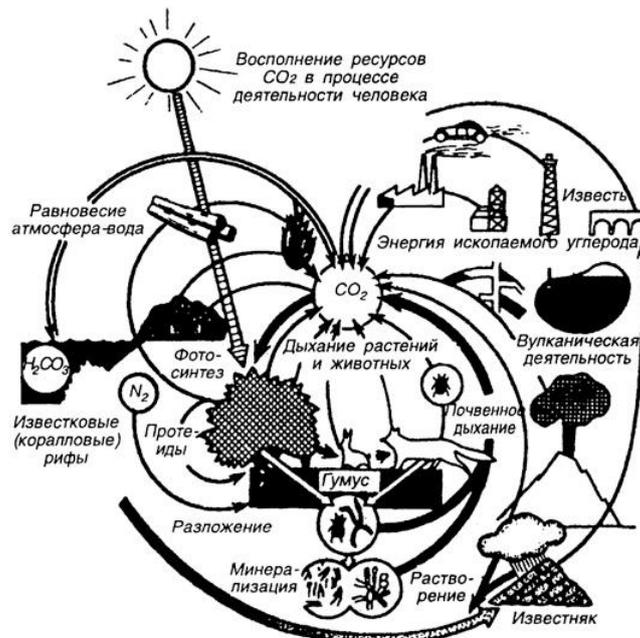


Рис. 8.2. Круговорот углерода (по Верзилиным; из: Пономаренко и др., 2005)

В процессах распада органических веществ, их минерализации огромную роль играют бактерии (например гнилостные), а также многие грибы (например плесневые).

В активном круговороте углерода участвует очень небольшая часть всей его массы. Огромное количество угольной кислоты законсервировано в виде ископаемых известняков и других пород. Между углекислым газом атмосферы и водой океана, в свою очередь, существует подвижное равновесие.

Многие водные организмы поглощают углекислый кальций, создавая свои скелеты, а затем из них образуются пласты известняков. Из атмосферы было извлечено и захоронено в десятки тысяч раз больше углекислого газа, чем в ней находится в данный момент. Атмосфера пополняется углекислым газом благодаря процессам разложения органического вещества, карбонатов и др., а также, в большей мере, в результате индустриальной деятельности человека.

Особенно мощным источником являются вулканы, газы которых состоят главным образом из углекислого газа и паров воды. Некоторая часть углекислого газа и воды, извергаемых вулканами, возрождается из осадочных пород, в частности известняков, при контакте магмы с ними и их ассимиляции магмой.

В процессе круговорота углерода происходит неоднократное фракционирование его по изотопному составу ( $^{12}\text{C}$  –  $^{13}\text{C}$ ), особенно в магматогенном процессе (образование  $\text{CO}_2$ , алмазов, карбонатов) и при биогенном образовании органического вещества (угля, нефти, тканей организмов и др.).

**Круговорот серы.** Сера – это один из главных биогенов, который попадает в почвенные горизонты в результате естественного разложения отдельных горных пород, содержащих такие минералы, как пирит – серный колчедан ( $\text{FeS}_2$ ), медный колчедан ( $\text{CuFeS}_2$ ) и при разложении органических веществ преимущественно растительного происхождения. Из почвы по корневым системам сера поступает в растения, где синтезируются серосодержащие аминокислоты – цистин, цистеин, метионин. Для процессов жизнедеятельности сера необходима животным в значительных количествах, попадает она к ним с пищей (рис. 8.3).

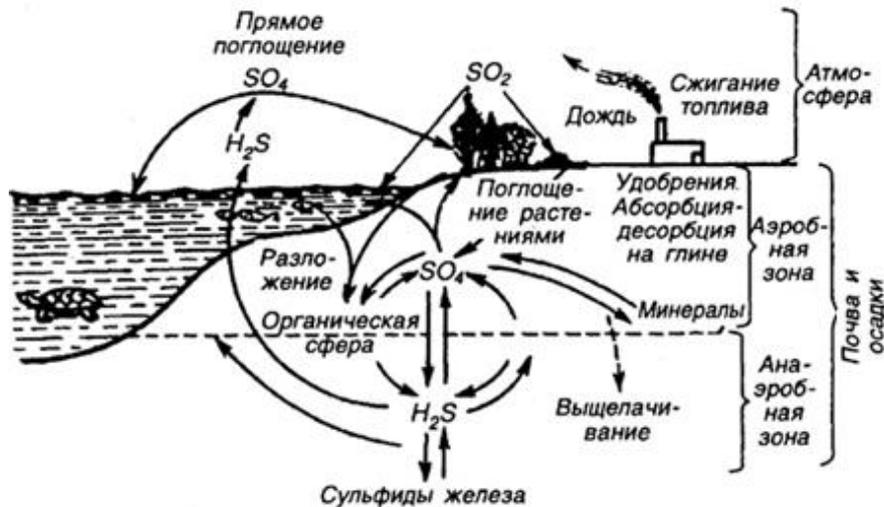


Рис. 8.3. Круговорот серы в биосфере (по: Потапов, 2004)

Из органических соединений сера поступает в почву при разложении преимущественно растительных остатков микроорганизмами.

Сера органического происхождения восстанавливается в сероводород ( $H_2S$ ), минеральную серу или окисляется в сульфаты, которые вновь могут быть поглощены корнями растений, т.е. вновь поступает в биологический круговорот.

**Круговорот азота.** Источником азота на Земле был вулканогенный  $NH_3$ , окисленный  $O_2$  (процесс окисления азота сопровождается нарушением его изотопного состава –  $^{14}N$  –  $^{15}N$ ). Основная масса азота на поверхности Земли находится в виде газа  $N_2$  в атмосфере. Известны два пути его вовлечения в биогенный круговорот (рис 8.4):

1) процессы электрического (в тихом разряде) и фотохимического окисления азота воздуха, дающие разные окислы азота ( $NO_2$ ,  $NO_3$ ), которые растворяются в дождевой воде и вносятся в почвы и океан;

2) биологическая фиксация  $N_2$  клубеньковыми бактериями, свободными азотофиксаторами и другими микроорганизмами.

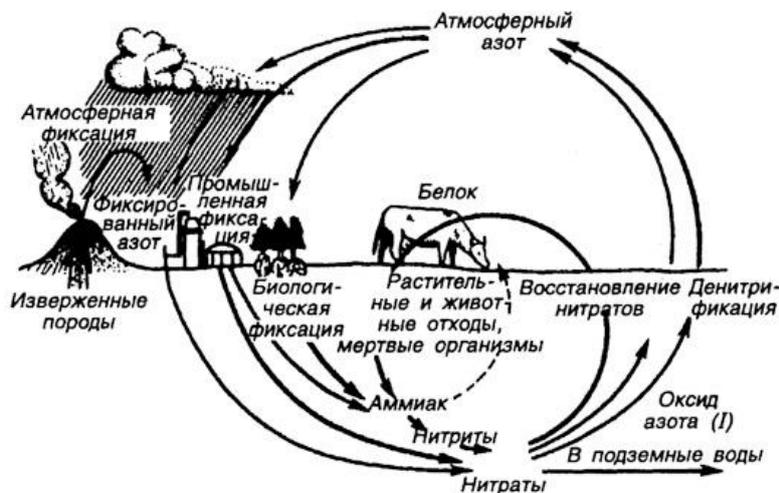


Рис. 8.4. Круговорот азота (по: Потапов, 2004)

Первый путь даёт около 30 мг  $NO_3^-$  на 1 м<sup>2</sup> поверхности Земли в год, второй – около 100 мг  $NO_3^-$  на 1 м<sup>2</sup> в год. Значение азота в обмене веществ организмов общеизвестно. Он входит в состав белков и их разнообразных производных.

Остатки организмов на поверхности Земли или погребенные в толще пород подвергаются разрушению при участии многочисленных микроорганизмов. В этих процессах органический азот подвергается различным превращениям. В результате процесса денитрификации при участии бактерий образуется элементарный азот, возвращающийся непосредственно в атмосферу. Так, например, наблюдаются подземные газовые струи, состоящие почти из чистого  $N_2$ . Биогенный характер этих струй доказывается отсутствием в их составе аргона ( $^{40}Ar$ ), обычного в атмосфере. При разложении белков образуются также аммиак и его производные, попадающие затем в воздух и в воду океана.

В биосфере в результате нитрификации – окисления аммиака и других азотосодержащих химических соединений при участии бактерии *Nitrosomonas* и нитробактерий – образуются различные окислы азота ( $N_2O$ ,  $NO$ ,  $N_2O_3$  и  $N_2O_5$ ). Азотная кислота с металлами даёт соли.

Калийная селитра образуется на поверхности Земли в кислородной атмосфере в условиях жаркого и сухого климата в местах отложений остатков водорослей. Скопления селитры можно наблюдать в пустынях на дне ниш выдувания. В результате деятельности денитрифицирующих бактерий соли азотной кислоты могут восстанавливаться до азотистой кислоты и далее до свободного азота.

**Круговорот фосфора.** Фосфор один из широко распространенных химических элементов, входящих в состав различных, в том числе и породообразующих минералов. В процессе выветривания этих пород в значительных количествах фосфор поступает в биосферу, а за счет выщелачивания атмосферными осадками в конечном счете накапливается в гидросфере. Во всех случаях фосфор оказывается в пищевых системах, но его подготовка не является простой. Фосфор необходим организмам для построения генов и молекул соединений, переносящих энергию внутри клеток (рис. 8.5).

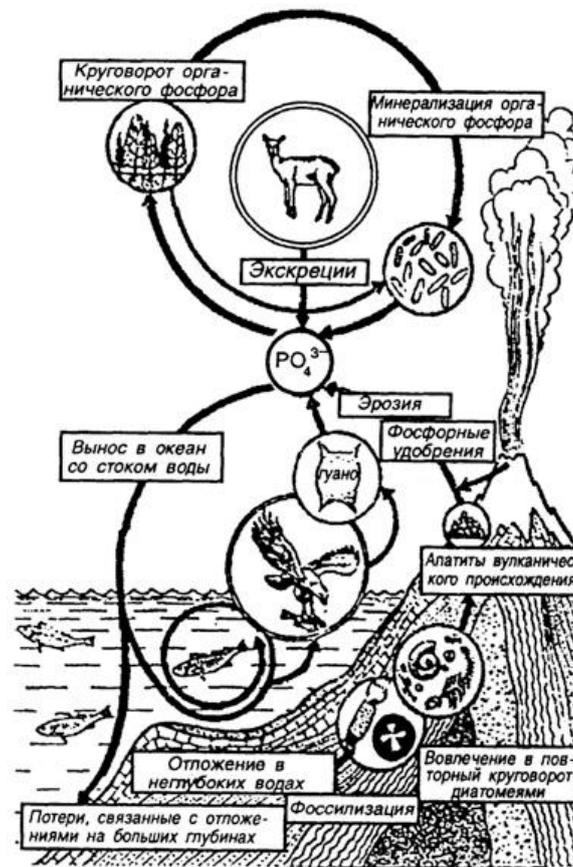


Рис. 8.5. Круговорот фосфора в биосфере (по: Дювиньо, Танг, 1973)

В минералах фосфор содержится в форме неорганического фосфата-иона ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). Фосфаты обладают растворимостью, но не образуют газообразных форм, т.е. нелетучи. Растения способны к поглощению фосфата из водного раствора для включения их в состав различных органических соединений. В растениях фосфор выступает уже в форме так называемого органического фосфата. В этой форме он уже способен к движению по пищевым цепям и к его передаче организмам экосистем. При каждом переходе от одного трофического уровня к другому достаточное количество фосфорсодержащего соединения для получения организмом энергии подвергается окислению при клеточном дыхании. В этом случае фосфор может оказаться только в составе мочи или ее аналогов и быть выведенным за пределы организма в окружающую среду, где собственно может начать дальнейший цикл через поглощение растениями.

Необходимо остановиться более подробно на различиях в круговоротах фосфора и углерода. Углерод в виде диоксида углерода поступает в виде газа в атмосферу, где свободно распространяется повсеместно воздушными потоками вплоть до нового усвоения растениями. Фосфор же не образует аналогичной газовой формы, и свободного возврата его в экосистему нет. Жидкие же соединения фосфора поступают в водоемы, где они активно насыщают (вплоть до перенасыщения) водные экосистемы. Из водоема фосфор не может возвратиться на сушу, за исключением небольшого количества в виде помета рыбоядных птиц, который откладывается на побережье, например, залежи гуано на побережье Перу, фосфаты откладываются на дне водоемов. Возвращаются на сушу фосфорсодержащие горные породы вместе с процессами регрессии моря и при орогенезе.

Как считает Б. Небел, фосфат и аналогичные минеральные биогены, находящиеся в почве, циркулируют в экосистеме лишь в том случае, если содержащиеся их «отходы» жизнедеятельности откладываются в местах поглощения данного элемента. Это характерно для всех естественных экосистем (Небел, 1993).

**Круговорот кислорода.** Биохимический цикл – планетарный процесс, который является объединяющим элементом для атмосферы, гидросферы и литосферы. В атмосфере преобладающей формой кислорода является молекула  $\text{O}_2$ , но, как было отмечено выше, имеется еще  $\text{O}_3$  – озон и  $\text{O}$  – атомарный кислород.

Кислород в свободной форме является как продуктом жизнедеятельности, так и элементом, поддерживающим жизнь. В.И. Вернадский (1967. С. 316) писал: «Жизнь, создающая в земной коре свободный кислород, тем самым создает озон и предохраняет биосферу от губительных коротких излучений небесных светил».

На рисунке 8.5 показан круговорот кислорода в биосфере, из которого видно, что он представляет собой сумму весьма сложных процессов, так как кислород входит в состав многих различных органических и неорганических соединений. Однако главным является обмен между атмосферой и живыми организмами.

Процесс фотосинтеза продуцирует кислород, а процессы разложения его связывают. Незначительное количество кислорода образуется в процессе диссоциации молекул воды и озона в верхних слоях атмосферы под воздействием

ультрафиолетовой радиации. Значительная часть кислорода расходуется на окислительные процессы в земной коре, при вулканических извержениях и т.п.

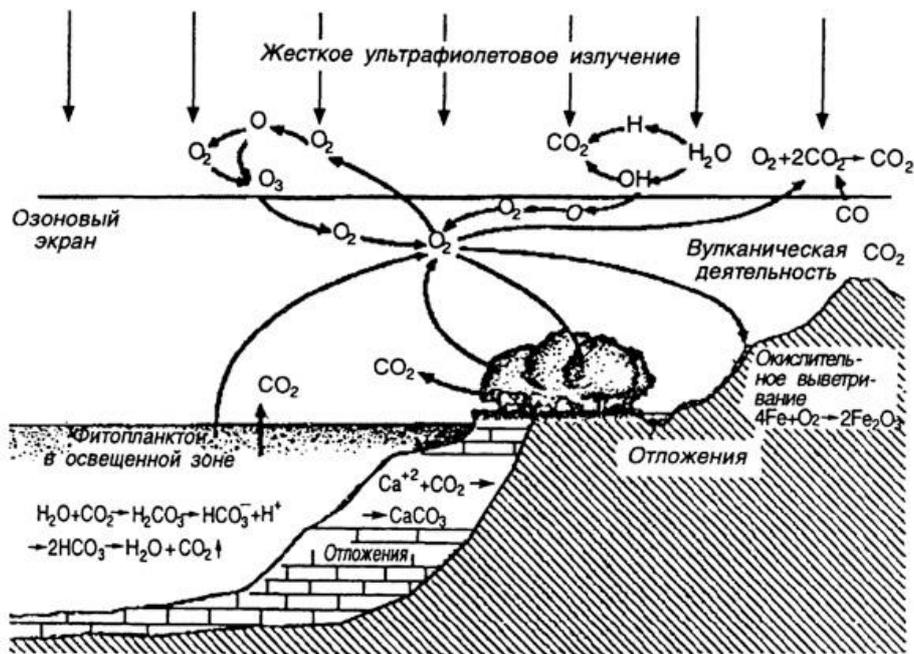


Рис. 8.6. Круговорот кислорода в биосфере (по: Клауд, Джибор, 1972; из: Потапов, 2004)

### 8.5. Механизмы устойчивости биосферы

Все виды устойчивости (гомеостаза), наблюдаемые в живых организмах и экосистемах, не являются статическими, а достигаются за счет непрерывно протекающих процессов, активно препятствующих любой тенденции к нарушению этого постоянства. Устойчивость всего живого есть непрерывная борьба за существование.

Ключ к загадке, которую представляет для человека органический мир, как писал К.А. Тимирязев, заключается в одном слове: это слово – смерть. Смерть, рано или поздно пресекающая все уродливое, все бесполезное, все несогласное с окружающими условиями, и есть причина красоты и гармонии органического мира. И если эта вечная борьба, это бесконечное истребление невольно вселяют в душу ужас, то мы не должны забывать, что:

...у гробового входа  
Младая будет жизнь играть,  
И равнодушная природа  
Красою вечною сиять.

А. Пушкин

Ключевое положение в понимании законов развития окружающего мира приобретает теория открытых систем (синергетика).

**Синергетика биосферы.** Законы развития косной и живой материи описываются двумя противоположными теориями – это классическая термодинамика и эволюционное учение Ч. Дарвина. Оба учения отражают единую физическую реальность, но соответствуют различным ее проявлениям.

Согласно второму началу термодинамики, если подобно Ньютону рассматривать Вселенную как мировую машину (закрытую систему), запас полезной энергии, приводящий мировую машину в движение, рано или поздно будет исчерпан. Если запас полезной энергии в системе тает, то ее способность поддерживать организованные структуры ослабевает. Высокоорганизованные структуры распадаются на менее организованные, которые в большей мере наделены случайными элементами. Мера внутренней неупорядоченности системы – энтропия – растет.

Второе начало термодинамики предсказывает все более однородное будущее окружающего мира.

Теория эволюции органического мира рассматривает биосферу как открытую систему, находящуюся в неравновесном состоянии и обменивающуюся веществом, энергией и информацией с окружающей средой.

Временной ход развития биосферы отнюдь не приводит к понижению уровня организации и обеднению разнообразия форм организмов и образуемых ими сообществ – развитие живой материи идет от низших форм к высшим.

Обоснование совместимости второго начала термодинамики со способностью открытых систем к саморегуляции – одно из крупнейших достижений современной физики. Теория термодинамики открытых систем переживает бурное развитие. Эту область исследований назвали **синергетикой** (от греч. «*sinergos*» – совместный, согласовано действующий).

Выдающаяся роль в развитии синергетики принадлежит И.Р. Пригожину, который противопоставляет закономерности развития замкнутых детерминированных систем и открытых неустойчивых неравновесных, в которых малый сигнал на входе может вызвать сколь угодно сильный отклик на выходе. По Пригожину, замкнутые системы составляют лишь малую долю физической Вселенной. Большинство же систем, в том числе все географические и экологические, открыты. Они обмениваются веществом, энергией и информацией с окружающей средой. Открытый характер большинства систем наводит на мысль, что реальность отнюдь не является ареной, на которой господствует порядок: главенствующую роль в окружающем нас мире играют устойчивость и неравновесность.

Пригожин отмечает, что открытые системы непрерывно флуктуируют. Иногда отдельная флуктуация или их комбинация может стать (в результате положительной обратной связи) настолько сильной, что существовавшая прежде организация не выдерживает и разрушается.

В этот переломный момент, в точке бифуркации, принципиально невозможно предсказать, в каком направлении будет происходить дальнейшее развитие: станет ли состояние системы хаотическим или она перейдет на новый, более высокий уровень организации. Пригожин подчеркивает возможность спон-

танного возникновения порядка и организованности из беспорядка и хаоса в результате процесса самоорганизации.

Строение живой материи существенно отличается от строения мертвой не только чрезвычайно сложной структурой, но и способностью отбирать из окружающей среды полезную энергию в количестве, необходимом для самосохранения и саморазвития, что достигается путем создания таких элементов материи, которые способны:

- черпать свободную энергию из окружающего пространства в процессе зарождения, развития и жизни;
- стремительно размножаться в питательной среде, вычерпывая ее свободную энергию для парирования роста энтропии:
- образовывать новые элементы живой материи, используя питательную среду для дополнительного парирования роста энтропии;
- в питательной среде сохранять информацию о структуре живых элементов, об их наследственности за счет использования свободной энергии окружающей среды.

Рассмотренные положения позволяют по-новому оценить механизмы устойчивости биосферы. Очевидно, что при существующих космических и земных предпосылках живое вещество биосферы способно продолжать свое «давление» на внешние оболочки Земли и потенциал этого давления отнюдь не ослабевает.

Антропогенный фактор, вызывающий деструкцию биосферы, следует рассматривать как флуктуацию, вызванную популяционным взрывом, который по законам регулирования неизбежно будет элиминирован. Система общество – природа, следуя теории Пригожина, достигнув точки бифуркации, должна будет перестроиться. Однако распад старой системы отнюдь не будет означать ее хаотическое состояние. Бифуркация – это импульс к развитию биосферы по новому, неведомому пути. Какое место займет в нем человеческое общество – это предмет специальных исследований. О судьбе биосферы можно не беспокоиться, она продолжит свое развитие.

*Движущими силами*, которые поддерживают биосферу в устойчивом состоянии, *являются биоразнообразие, динамика популяций, реализация разных жизненных стратегий, сукцессии сообществ, соблюдение принципа экологической эквивалентности*, о которых мы говорили в предыдущих главах. Добавим несколько слов об экологической эквивалентности.

**Принцип экологической эквивалентности.** Человек, воздействуя на экосистемы и отторгая часть вещества и энергии в производственный цикл, нарушает биотические круговороты, что неминуемо сказывается на состоянии окружающей среды. Как правило, она становится неблагоприятной для жизни человека. Однако вторичные биогеоценозы, возникающие на месте коренных в результате антропогенного воздействия, не всегда ущербны с точки зрения поддержания функций биотических круговоротов.

По мнению А.М. Алпатьева, для человека главное, чтобы живое вещество, независимо от того, какими формами оно представлено (например коренным лесом или вторичным лугом), выполняло свои разнообразные функции так, чтобы среда обитания в данном месте оставалась благоприятной. Поэтому состоя-

ние природы можно оценивать, исходя из принципа *экологической эквивалентности* – в антропогенно измененных экосистемах геохимические круговороты должны быть эквивалентны циклам биогенных элементов в естественных экосистемах и выполнять те же средообразующие функции.

Как уже отмечалось, циклы биогенных элементов – необходимое условие устойчивости экосистем. При этом биогеохимические функции живого вещества в принципе независимы от биологического разнообразия и таксономического положения организмов на ступеньках макроэволюционной лестницы. Леса высших споровых каменноугольного периода уступили место лесам голосеменных и покрытосеменных растений мезозоя и кайнозоя, формациям травянистой растительности. Но, несмотря на смену сообществ, все они исправно выполняли свои средообразующие функции, участвуя в биотическом круговороте, снабжая атмосферу кислородом, а почву гумусом.

Принцип эквивалентности расширяет трактовку понятия устойчивости биосферы: *она может быть устойчивой, если возникающие в ней экосистемы будут по основным средообразующим функциям эквивалентны старым.*

## 8.6. Переход биосферы в ноосферу

Ноосфера (греч. noos – разум и сфера) – новое эволюционное состояние биосферы, при котором разумная деятельность человека становится решающим фактором ее развития. Понятие ноосферы введено французскими учеными Э. Ле Руа и П. Тейяром де Шарденом (1927). В.И. Вернадский развил представление о ноосфере как качественно новой форме организованности, возникающей при взаимодействии природы и общества, в результате преобразующей мир творческой деятельности человека, опирающейся на научную мысль.

Надо сказать, что Ле Руа слушал лекции В.И. Вернадского в Сорбонне в 1922-23 гг., проникся его учением о биосфере, и в 1927 г. термин «ноосфера» впервые использовал в лекциях в Колледж де Франс в Париже. По-видимому, первенство в изобретении термина, все же, принадлежит Ле Руа, а Тейяр де Шарден присоединился к Ле Руа позднее.

В те годы Вернадский неоднократно приезжал в Париж, но интереса к идее ноосферы он тогда еще не проявлял. К тому же Шарден, будучи ревностным католиком, придавал этому термину мистический смысл. Впервые В.И. Вернадский употребил термин в письме Б.Л. Личкову 7 сентября 1936 г. в Карлсбаде. Он писал: «Я принимаю идею Ле Руа о ноосфере. Он развил глубже мою биосферу. Ноосфера создалась в постплиоценовую эпоху – человеческая мысль охватила биосферу и меняет все процессы по-новому, а в результате энергия, активная, биосферы увеличивается». Вернадский, приняв термин от французов, вложил в него другое содержание.

Центральной темой учения о ноосфере является единство биосферы и человечества. Вернадский в своих работах раскрывает корни этого единства, значение организованности биосферы в развитии человечества. Это позволяет понять место и роль исторического развития человечества в эволюции биосферы, закономерности ее перехода в ноосферу.

Одной из ключевых идей, лежащих в основе теории Вернадского о ноосфере, является то, что человек не является самостоятельным живым существом, живущим отдельно по своим законам, он сосуществует внутри природы и является частью ее. Это единство обусловлено прежде всего функциональной неразрывностью окружающей среды и человека, которую пытался показать Вернадский как биогеохимик.

Человечество само по себе есть природное явление и естественно, что влияние биосферы сказывается не только на среде жизни, но и на образе мысли. Но не только природа оказывает влияние на человека, существует и обратная связь. Причем она не поверхностная, отражающая физическое влияние человека на окружающую среду, она гораздо глубже. Это доказывает тот факт, что в последнее время заметно активизировались планетарные геологические силы.

Вернадский пишет: «...мы все больше и ярче видим в действии окружающие нас геологические силы. Это совпало, едва ли случайно, с проникновением в научное сознание убеждения о геологическом значении *Homo sapiens*, с выявлением нового состояния биосферы – ноосферы – и является одной из форм ее выражения. Оно связано, конечно, прежде всего с уточнением естественной научной работы и мысли в пределах биосферы, где живое вещество играет основную роль».

Так, в последнее время резко меняется отражение живых существ на окружающей природе. Благодаря этому процесс эволюции переносится в область минералов. Резко меняются почвы, воды и воздух. То есть эволюция видов сама превратилась в геологический процесс, так как в процессе эволюции появилась новая геологическая сила.

Вернадский писал, что эволюция видов переходит в эволюцию биосферы. Он видел неизбежность ноосферы, подготавливаемой как эволюцией биосферы, так и историческим развитием человечества.

В.И. Вернадский, анализируя геологическую историю Земли, утверждал, что наблюдается переход биосферы в новое состояние – ноосферу под действием новой геологической силы, научной мысли человечества.

Однако в трудах В.И. Вернадского нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы. В одних случаях он писал о ноосфере в будущем времени (она еще не наступила), в других – в настоящем (мы входим в нее), а иногда связывал формирование ноосферы с появлением человека разумного или с возникновением промышленного производства.

Надо заметить, что когда в качестве минеролога В.И. Вернадский писал о геологической деятельности человека, он еще не употреблял понятий «ноосфера» и даже «биосфера». О формировании на Земле ноосферы он наиболее подробно писал в незавершенной работе «Научная мысль как планетное явление», но преимущественно с точки зрения истории науки.

Итак, что же ноосфера: утопия или реальная стратегия выживания? Труды В.И. Вернадского позволяют более обоснованно ответить на поставленный вопрос, поскольку в них указан ряд конкретных условий, необходимых для становления и существования ноосферы.

Перечислим эти условия:

- заселение человеком всей планеты;
- резкое преобразование средств связи и обмена между странами;
- усиление связей, в том числе политических, между всеми странами земли;
- начало преобладания геологической роли человека над другими геологическими процессами, протекающими в биосфере;
- расширение границ биосферы и выход в космос;
- открытие новых источников энергии;
- равенство людей всех рас и религий;
- увеличение роли народных масс в решении вопросов внешней и внутренней политики;
- свобода научной мысли и научного искания от давления религиозных, философских, политических настроений и создание в государственном строе условий, благоприятных для свободной научной мысли;
- продуманная система народного образования и подъем благосостояния трудящихся. Создание реальной возможности не допустить недоедания и голода, нищеты и ослабить болезни;
- разумное преобразование первичной природы Земли с целью сделать ее способной удовлетворять все материальные, эстетические и духовные потребности численно возрастающего населения;
- исключение войн из жизни общества.

В современном мире, часть этих условий выполнена (1–6), некоторые выполнены не полностью (7–12). Таким образом, мы видим, что налицо все те конкретные признаки, все или почти все условия, на которые указывал В.И. Вернадский для того, чтобы отличить ноосферу от существовавших ранее состояний биосферы. Процесс ее образования постепенный, и, вероятно, никогда нельзя будет точно указать год или даже десятилетие, с которого переход биосферы в ноосферу можно будет считать завершенным. Но, конечно, мнения по этому вопросу могут быть разные. С точки зрения ноосферного подхода по-иному видятся и современные болевые точки развития мировой цивилизации. Варварское отношение к биосфере, угроза мировой экологической катастрофы, производство средств массового уничтожения – все это должно иметь преходящее значение. Вопрос о коренном повороте к истокам жизни, к организованности биосферы в современных условиях должен звучать как набат, призыв к тому, чтобы мыслить и действовать в биосферном – планетном – аспекте.

Сам В.И. Вернадский, замечая нежелательные, разрушительные последствия хозяйствования человека на Земле, считал их некоторыми издержками. Он верил в человеческий разум, гуманизм научной деятельности, торжество добра и красоты.

Что-то он гениально предвидел, в чем-то, возможно, ошибался. Ноосферу следует принимать как символ веры, как идеал разумного человеческого вмешательства в биосферные процессы под влиянием научных достижений. Надо в нее верить, надеяться на ее пришествие, предпринимать соответствующие меры.

**Контрольные вопросы**

1. Почему мы биосферу называем сверхэкосистемой?
2. Кто впервые заложил основы учения о биосфере?
3. В чем состоит заслуга В.И. Вернадского в науке о биосфере?
4. Что такое биогеохимические циклы?
5. Назовите пять феноменов в изучении биосферы.
6. В чем заключается принцип Ле Шантелье?
7. Какие этапы эволюции биосферы Вы знаете?
8. Дать характеристику структуры биосферы.
9. Что вы знаете о механизмах функционирования биосферы?
10. Что вы знаете о механизмах устойчивости биосферы?

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

**З**емля! Как прекрасна эта планета, плывущая в бесконечных просторах Вселенной маленьким голубым шариком! Она уникальна. А возможно и неповторима. С детских лет мы привыкаем к нашей природе, ее величию и красоте, считая при этом, что она вечна и неизменна, а сам человек не может ее уничтожить и нанести неповторимый ущерб ее творениям. Такое отношение даже закрепилось в мичуринских лозунгах, призывающих покорить природу и взять для своих благ от нее все, что возможно. Такое понимание взаимодействия природы и человека уже породило массу проблем, называемых в настоящее время экологическим кризисом. Человек стал понимать, что безраздельная власть над природой может привести к ее полному уничтожению. А вместе с этим и сам «венец природы» прекратит свое существование. Экологический кризис планеты – это реальность современного состояния биосферы. И порожден он стремительно развивающимся научно-техническим прогрессом человеческого общества, давшим ему огромные силы. Но человек не должен забывать, что он всего лишь часть природы, наделенная разумом и силой, способствующими его духовному совершенству и развитию. И только познание законов развития природы дает человеку возможность разумно вмешиваться в ее процессы и соблюдать при этом баланс равновесия. Иными словами, человек – это природа, познающая себя и регулирующая биосферный гомеостаз. И не так уж далеко то время, когда человечество начнет осваивать другие планеты, становясь при этом конструктором Вселенной. Именно это предназначение человека, заложенное самой природой Земли, направлено на его бессмертие и величие.

Стремясь улучшить свое бытие путем изменения окружающей среды, человечество должно базироваться на фундаментальных законах экологии. Это, по сути, выдвинутые самой природой правила игры, нарушив которые человек обрекает ее и себя на гибель. Уже многие противоречия, возникшие между природой и человечеством (проблема воды, проблема голода, демографический стремительный рост, вмешательство в климатические процессы, опустынивание, загрязнение атмосферы и Мирового океана, истощение природных ресурсов, ядерные катастрофы и мн. др.), обусловлены несоответствием экологической культуры людей их научно-техническим возможностям. Они связаны со сложной ситуацией во взаимоотношениях человека и природе, ведущей в нынешних условиях к неизбежному ухудшению качества среды.

Выход из сложившейся обстановки виден во всеобщем экологическом образовании и формировании через этот процесс нового экологического мыш-

ления, что и позволит биосфере перейти на новый уровень своего развития – ноосферный. Именно познание закономерностей и механизмов устойчивого функционирования природных систем, в том числе и экосистем, в условиях нестабильности среды, порожденной масштабным антропогенным воздействием, даст ключ к разработке теории разумного управления не только природными процессами, но и развитием природных систем в будущем. Человек не только вынужден, но и обязан обращаться к помощи всего арсенала своих научных и технических средств. Вполне очевидно, что при таком подходе будет сохранено биоразнообразие планеты и ее естественное равновесие. При этом огромную роль сыграет экологизация многих естественнонаучных и гуманитарных направлений.

Экологическое воспитание и образование представляют чрезвычайно важную социальную проблему, решение которой направлено на гармонизацию взаимоотношений человечества и природы. И здесь уместно привести слова величайшего гуманиста XX века Альберта Швейцера: *«поистине нравственен человек только тогда, когда он повинуется внутреннему побуждению помогать любой жизни, которой он может помочь, и удерживается от того, чтобы причинить живому какой-нибудь вред»*.

# СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

---

## Основная литература

Гиляров, А.М. Популяционная экология: учеб. пособие для студентов биол. спец. ун-тов / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – 192 с.

Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум; пер. с англ. – М.: Мир, 1986. – Т. 1 – 328 с. Т. 2 – 376 с.

Пономарева, И.Н. Общая экология: учеб. пособие для вузов / И.Н. Пономарева, В.П. Соломин, О.А. Корнилова. – М.: Изд-во «Мой учебник», 2005. – 462 с.

Реймерс, Н.Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н.Ф. Реймерс. – М.: Россия Молодая, 1994. – 367 с.

Христофорова, Н.К. Основы экологии: учебник для вузов / Н.К. Христофорова. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 516 с.

## Дополнительная литература

Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. / М. Бигон, Дж Харпер, К. Таунсенд; пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – Т. 1 – 667 с.; Т. 2 – 477 с.

Биологический энциклопедический словарь / ред. М.С. Гиляров. – М.: Сов. энцикл., 1986. – 832 с.

Будыко, М.И. Глобальная экология / М.И. Будыко. – М.: Мысль, 1977. – 378 с.

Вернадский, В.И. Несколько слов о ноосфере / В.И. Вернадский // Успехи современной биологии. – 1944. – № 18. – Вып. 2. – С. 113–120.

Вернадский, В.И. Биосфера / В.И. Вернадский. – М., 1967. – 374 с.

Воронков, Н.А. Основы общей экологии: учебник для студентов высших учебных заведений / Н.А. Воронков. – М.: Агар, 1999. – 96 с.

Воронков, Н.А. Основы общей экологии: учеб. пособие для студентов вузов и учителей / Н.А. Воронков. – М.: Агар, 1997. – 87 с.

Вронский, В.А. Прикладная экология: учеб. пособие / В.А. Вронский. – Ростов-н/Д: Феникс, 1996. – 234 с.

Дажо Р. Основы экологии / Р. Дажо; пер. с фр. – М.: Прогресс, 1975. – 416 с.

Дре, Р. Экология / Р. Дре; пер. с фр. – М.: Атомиздат, 1976. – 168 с.

- Карлович, И.А. Геоэкология: учебник для высш. шк. / И.А. Карлович. – М.: Академический проект, 2005. – 512 с.
- Кормилицин, В.И. Основы экологии: учеб. пособие / В.И. Кормилицин, М.С. Цицкишвили, Ю.И. Яламов. – М.: МПУ, 1997. – 368 с.
- Коробкин, В.И. Экология: учебник для вузов / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. – Ростов-н/Д: Феникс, 2003. – 576 с.
- Наумов, Н.П. Экология животных / Н.П. Наумов. – М.: Высш. шк., 1963. – 618 с.
- Небел, Б. Наука об окружающей среде: Как устроен мир: в 2 т. / Б. Небел; пер. с англ. – М.: Мир, 1993. Т. 1. – 420 с.; Т. 2. – 329 с.
- Николайкин, Н.И. Экология: учеб для вузов / Н.И. Николайкин, Н.Е. Николайкина, О.П. Мелехова. – М.: Дрофа, 2003. – 624 с.
- Петров, К.М. Геоэкология: учеб. пособие / К.М. Петров. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. – 274 с.
- Потапов, А.Д. Экология: учебник для вузов / А.Д. Потапов. – М.: Высш. шк., 2004. – 446 с.
- Пушкарь, В.С. Экология: учеб. пособие / В.С. Пушкарь, И.С. Майоров. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2003. – 188 с.
- Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979. – 424 с.
- Тихонов, А.И. Проблемы экологии с позиций холизма: курс лекций / А.И. Тихонов. – Иваново: ИГЭУ, 2002. – 184 с.
- Чернова, Н.М. Экология: учебник для вузов / Н.М. Чернова, А.И. Былова. – М.: Просвещение, 1988.
- Шварц, С.С. Эволюционная экология животных / С.С. Шварц // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 65. – Свердловск, 1969. . – 100 с.
- Шилов, И.А. Экология: учебник для вузов / И.А. Шилов. – М.: Высш. шк., 2001. – 512 с.
- Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер; пер. с англ. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

### Электронные ресурсы

Концепции современного естествознания: электронное учебное пособие. Ver. 2.1. 2002 // Концепция биосферы и экологии: [http://ineka.ru/student/kse/Emel\\_book/11/raz11.htm](http://ineka.ru/student/kse/Emel_book/11/raz11.htm), а также материалы электронного пособия «Экология для вузов» – <http://ekologia-v-vuz.ru/>

**Использованы также материалы открытых сайтов:**

<http://slovo.ws/urok/biology/>

<http://zooby.ru/articles/>

<http://www.ebio.ru>

<http://biology.ru/course/design/index.htm>

<http://denis091994.narod.ru/photoalbum100.html>

[www.priroda.ru](http://www.priroda.ru) [www.list.priroda.ru](http://www.list.priroda.ru) [www.ecoclub.nsu.ru](http://www.ecoclub.nsu.ru)

[www.forest.ru](http://www.forest.ru) [www.zovtaigi.ru](http://www.zovtaigi.ru) [www.fegi.ru](http://www.fegi.ru)

[www.aseko.org](http://www.aseko.org)

# ОГЛАВЛЕНИЕ

---

ВВЕДЕНИЕ .....	5
РАЗДЕЛ 1. АУТЭКОЛОГИЯ .....	9
Глава 1. ПРЕДМЕТ И ОБЪЕКТ ИЗУЧЕНИЯ ЭКОЛОГИИ.....	9
1.1. Значение экологии как науки в современном миропонимании .....	9
1.2. Определения экологии.....	9
1.3. Подразделения и методы экологии .....	10
1.4. Предмет и объект экологии.....	13
1.5. История становления экологии.....	14
Глава 2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОНЯТИЙ «СРЕДА» И «ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ» .....	30
2.1. Концепция взаимодействия организмов и среды.....	30
2.2. Классификация экологических факторов .....	31
2.3. Лимитирующие факторы. Законы Либиха и Шелфорда .....	33
2.4. Периодичность действия экологических факторов .....	36
2.5. Абиотические факторы.....	37
2.6. Биотические факторы .....	46
2.7. Антропогенные факторы .....	49
Глава 3. КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ.....	51
3.1. Общие положения .....	51
3.2. Местообитание .....	52
3.3. Экологическая ниша .....	53
3.4. Современная концепция экологической ниши.....	53
3.5. Индивидуальность и неповторимость экологических ниш .....	54
3.6. Измерение экологических ниш.....	54
3.7. Типы экологических ниш .....	55
3.8. Принципы Гаузе и Вандермеера.....	55
3.9. Пространство ниши.....	57
Глава 4. ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ И АДАПТАЦИЯ К НИМ ОРГАНИЗМОВ.....	60
4.1. Онтогенез .....	60

4.2. Жизненный цикл и его тактика.....	63
4.3. Адаптация организмов.....	66
4.4. Наземно-воздушная среда.....	69
4.5. Водная среда.....	77
4.6. Почвенная среда.....	94
4.7. Биотическая среда.....	98
4.8. Жизненные формы организмов.....	99
<b>РАЗДЕЛ 2. ДЕМЭКОЛОГИЯ.....</b>	<b>108</b>
<b>Глава 5. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ, ИХ СТРУКТУРЕ И ДИНАМИКЕ РАЗВИТИЯ.....</b>	<b>108</b>
5.1. Общие положения.....	108
5.2. Популяция как форма внутривидовой организации.....	109
5.3. Свойства популяции.....	111
5.4. Классификация популяций.....	112
5.5. Структурная организация популяций.....	114
5.6. Популяции во времени.....	121
5.7. Биологические механизмы регуляции численности.....	131
5.8. К- и г-экологические стратегии.....	138
<b>РАЗДЕЛ 3. СИНЭКОЛОГИЯ.....</b>	<b>143</b>
<b>Глава 6. КОНЦЕПЦИЯ СООБЩЕСТВА И БИОЦЕНОЗА.....</b>	<b>143</b>
6.1. Общественные и необщественные группировки.....	144
6.2. Концепция сообщества.....	145
6.3. Концепция биоценоза.....	145
6.4. Количественные характеристики биоценозов.....	149
6.5. Отношения видов в биоценозе.....	150
6.6. Размерность биоценозов и их классификация.....	156
6.7. Структура биоценозов.....	159
<b>Глава 7. ЭКОСИСТЕМА И БИОГЕОЦЕНОЗ.....</b>	<b>175</b>
7.1. Концепция экосистемы и биогеоценоза.....	175
7.2. Свойства экосистем.....	180
7.3. Типы и иерархия экосистем.....	184
7.4. Структура экосистем.....	196
7.5. Биологическая продуктивность экосистем.....	199
7.6. Энергетическая характеристика экосистем.....	208
7.7. Концепция энергетических субсидий.....	211
7.8. Самоорганизация и устойчивость экосистем.....	213
7.9. Развитие экосистем. Сукцессии и концепция климакса.....	217
<b>Глава 8. БИОСФЕРА КАК МЕГАЭКОСИСТЕМА.....</b>	<b>225</b>
8.1. Концепция биосферы.....	225
8.2. Эволюция биосферы.....	232
8.3. Функционирование биосферы.....	235

8.4. Круговорот веществ и биогеохимические циклы .....	237
8.5. Механизмы устойчивости биосферы .....	246
8.6. Переход биосферы в ноосферу .....	249
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>253</b>
<b>СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>255</b>

Учебное издание

**Пушкарь** Владимир Степанович  
**Якименко** Людмила Владимировна

# **ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Редактор С.Г. Масленникова  
Компьютерная верстка М.А. Портновой  
Фото на обложке С. Кулеша

Лицензия на издательскую деятельность ИД № 03816 от 22.01.2001

Подписано в печать 30.04.2010. Формат 70×108/8.  
Бумага писчая. Печать офсетная. Усл. печ. л. 30,2.  
Уч.-изд. л. 20,4. Тираж 300 экз. Заказ

---

Издательство Владивостокский государственный университет  
экономики и сервиса  
690600, Владивосток, ул. Гоголя, 41  
Отпечатано: множительный участок ВГУЭС  
690600, Владивосток, ул. Державина, 57