МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТЕХНИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ - УПИ**

**О.А. Жигальский
О.Р. Белан**

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Курс лекций. Часть 1

ЕКАТЕРИНБУРГ

Министерство образования Российской Федерации

Уральский государственный технический университет - УПИ

О.А. Жигальский
О.Р. Белан

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Курс лекций. Часть 1

Научный редактор -
профессор, доктор химических наук
Ю.В. Егоров

Екатеринбург
2001

УДК 574(075.8)
ББК 28.081 (075.8)
0 - 75

РЕЦЕНЗЕНТЫ:
кафедра экологии УрГУ им. Горького (проф., д-р. биол. наук Ф.В. Кряжимский);
зав. лабораторией фитомониторинга и охраны растительных ресурсов ИЭРиЖ УрО РАН проф., д-р. биол. наук В.А. Мухин

Авторы: О.А. Жигальский, О.Р. Белан
0 – 75 Основы экологии: Курс лекций/ О.А. Жигальский, О.Р. Белан. Екатеринбург: УГТУ-УПИ, 2001. Ч.1. 111 с.
ISBN 5-321-00090-5

Курс лекций содержит системное изложение основ экологии. Излагаются основные механизмы и закономерности устойчивого существования биологических систем разного уровня в динамически изменяющихся условиях окружающей среды. Анализ ведется на всех уровнях организации живой материи: организменном, популяционном и экосистемном. Материал подан в общей форме, без разделения на экологию животных и растений. Проблемы антропогенного влияния на экосистемы освещаются в аспекте общих экологических закономерностей, воздействия различных факторов.

Библиогр.: 13 назв. Табл. 2. Рис. 23.

ISBN 5-321-00090-5

© Уральский государственный технический университет – УПИ, 2001
©О.А. Жигальский, О.Р. Белан,2001

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава 1. Предмет и задачи экологии
1.1. Понятие экологии. Современная экология: наука или мировоззрение? 5
1.2. Структура современной экологии. Объекты экологических исследований в системе уровней организации жизни 8
1.3. Экологизация практической деятельности человека 12
Глава 2. Аутэкология. Экология особей. Среда и факторы существования организмов 16
2.1. Понятие об экологическом факторе. Общие закономерности действия факторов среды на организм 16
2.2. Компенсация факторов. Адаптации. Формы адаптации организмов к факторам среды 20
2.2.1. Классификация экологических факторов 21
2.2.2. Климатические факторы и адаптация к ним организмов 22
2.2.2.1. Температура и температурные адаптации организмов 22
2.2.2.2. Свет и его составляющие 25
2.2.2.3. Вода как экологический фактор. Свойства водной среды 30
2.2.2.3.1. Классификация организмов в зависимости от потребности в воде 33
2.3. Неклиматические факторы 35
2.3.1. Эдафические факторы 35
2.3.1.1. Структура почвенного покрова 36
2.3.1.2. Физические свойства почв 37
2.3.1.3. Химические свойства почв 37
2.3.2. Орографические факторы 40
2.3.3. Огонь как экологический фактор 41
2.4. Совместное действие экологических факторов на организм 41
Глава 3. Одновидовые сообщества. Экология популяций
3.1.Понятие о популяции 43
3.2.Структура популяций 44
3.2.1. Характер распределения организмов в пространстве 45
3.2.1.1 Групповое распределение (агрегации) 45
3.2.1.2. Изоляция и территориальность 47
3.3.Характеристики популяционной группы 48
3.4.Регуляция численности популяции 61
Глава 4. Синэкология (экология сообществ и экосистем)
4.1.Основные понятия синэкологии 65
4.2.Структура экосистемы 67
4.2.1. Пищевые цепи и экологические пирамиды 71
4.2.2.Видовая структура биоценоза 75
4.2.3. Пространственная структура биоценоза 78

4.2.4. Экологические ниши 80
4.2.5. Пограничный эффект 82
4.3. Естественные и искусственные экосистемы
4.3.1. Экосистемы пруда и луга 83
4.3.2. Искусственные экосистемы
4.3.2.1. Город как гетеротрофная экосистема 85
4.3.2.2. Агроэкосистемы 88
4.4. Энергетическая классификация экосистем и их продуктивность 89
4.5. Основные типы природных экосистем и их энергетика 94
4.5.1. Биомасса и первичная продукция естественных фитоценозов. 94
4.6. Круговорот вещества и энергии в экосистеме 96
4.7. Развитие и эволюция экосистемы
4.7.1. Сукцессия экосистемы 98
4.7.2. Гомеостаз и устойчивость экосистемы 103
4.7.3. Помехи в экосистемах 106
4.7.4. Деятельность человека как источника помех 107
Литература 110

Глава 1
Предмет и задачи экологии

1.1. Понятие экологии. Современная экология: наука или мировоззрение?

Слово "экология" происходит от 2 греческих слов oikos, что означает дом, местопребывание, жилище, и logos - наука. Таким образом, экология - это наука, которая занимается изучением природного дома и всех процессов, делающих этот дом пригодным для жизни.

Экология приобрела практическое значение еще на заре развития цивилизации. Судя по пещерным рисункам первобытного человека, можно заключить, что экология, по-видимому, одна из древнейших наук. Наши предки должны были оценить важность сведений о том, где можно отыскать съедобные растения, устроить засаду на диких животных или укрыться от их преследования. Поселения первобытных людей были невелики и относительно недолговечны: когда пищевые ресурсы территории истощались, люди переходили на другое место. Первобытные охотники - собиратели во многом напоминали других всеядных животных и были частью природы.

Представители диких племен и в наше время хорошо ладят с окружающей средой. Например, австралийские бушмены выживают в экстремальных условиях пустыни (постоянная нехватка воды и пищи) лишь благодаря необычайному знанию и пониманию природы.

Около 10 тысяч лет назад, когда человек научился возделывать землю, возникло сельское хозяйство. Это стало важным поворотным пунктом в истории. Впервые люди обрели возможность более или менее обеспечивать себя пищей. Они стали создавать постоянные поселения – сначала деревни, а затем и города, что, в конечном счете, привело к становлению современного цивилизованного общества, в значительной степени изменившего среду обитания. Благодаря достижениям науки и техники мы теперь меньше зависим от природы в удовлетворении своих насущных потребностей. Нам достаточно повернуть водопроводный кран, чтобы напиться, необязательно ждать солнечного тепла, достаточно, включить, обогреватель. Постепенно человек пришел к роковой иллюзии, что с помощью машин и приборов он избавился от власти природных условий.

Вот иллюстрация этого заблуждения – пассажирский лайнер. Мы сидим в удобном кресле самолета, который несется с огромной скоростью на высоте десятка километров над землей. Кажется, что мы сбросили рабскую зависимость от природной среды: земли, воздуха, растений и животных. Однако это действительно только иллюзия. Двигатели самолета сжигают нефть и кислород. Сталь и другие металлы были выплавлены в доменной печи, куда были заложены уголь и руда, тоже продукты окружающей нас природы. Для получения пластиковой отделки салона самолета использованы нефть и уголь, а

также сотни литров чистой воды. Если бы не продукты природной среды, то самолета бы не было, как не было бы и людей и других живых организмов. Природа представляет собой чрезвычайно сложную систему, от которой зависит как человеческая деятельность, так и сама жизнь. В значительной степени современное человечество поддерживает собственное благополучие за счет эксплуатации водных, почвенных и энергетических ресурсов. Когда их запасы истощатся, неизбежно возникнут социальные конфликты, голод и войны, что может привести к разрушению земной цивилизации.

Человек в природе одновременно играет роль ее биологического представителя и в то же время потребителя природных ресурсов в объемах во много раз превосходящих его потребности, такое парадоксальное положение человека мешает нам правильно понять ситуацию. Но законы природы не исчезли, не утратили своей силы, их нельзя изменить. С ростом населения на планете и грандиозным увеличением потребления энергии и вещества, значительно возросло воздействие человека на среду, усложнилось взаимодействие людей и природы. Теперь сохранение цивилизации зависит от наших знаний о природе и разумных действий по ее рациональной эксплуатации.

Никакое общественное и техническое совершенствование не обеспечит возможность жизнедеятельности человека вопреки законам природы. Даже выйдя в космос и научившись в течение многих месяцев жить под водой, человек остается биологическим видом, существование которого неразрывно связано с определенными условиями (факторами) среды: температурой, влажностью, газовым составом воздуха, качеством воды, составом пищи и многими другими. Требования организма к этим факторам, выработанным за тысячелетия эволюции, достаточно консервативны. При изменении условий среды и отклонении их от некоторой требуемой организму нормы возникают различные нарушения жизненных функций животных и растений и как крайний случай - несовместимость этих нарушений с жизнью организма.

Невозможно охранять природу, использовать биологические ресурсы, не зная, как она устроена, по каким законам существует и развивается, как реагирует на воздействия человека, какие предельно допустимые нагрузки на природные экосистемы может позволить себе общество, чтобы не нарушить их. Все это - предмет исследования экологии.

В современной жизни экология часто приобретает социальную, идеологическую окраску. Это еще больше усиливается в так называемой «глубокой экологии» – системе взглядов, отрицающей особую ценность человека по сравнению с другими биологическими видами. Глубокая экология провозглашает лозунг «Земля - прежде всего», т. е. основная ценность придается нашей планете, а затем лишь человеку, социальные возможности которого ограничены. Это уже не наука, а биоцентрическое в своей основе общественное движение. Оно противопоставляется системе антропоцентрических взглядов, рассматривающих современный экологический кризис как проявление кризиса общечеловеческого, а не глобально - биосферного. С научной точки зрения та-

кое противопоставление кажется странным. Для человека его самоценность очевидна, но в то же время без сохранения целостности Земли при изменении планетарных условий жизни трудно ожидать, что люди могут существовать. Один из путей решения возникшего кризиса предполагает, что современный человек может пользоваться всеми природными ресурсами, не думая о будущих поколениях (по принципу «после нас хоть потоп»). При этом предполагается, что наши потомки как-то выйдут из достаточно сложного положения доставшегося им в наследство. Другой путь – адаптация людей к природе, уважение к ней и ее законам развития. Видимо, необходимо выбрать третий, компромиссный путь, прежде всего, учитывающий экологические ограничения, налагаемые конечностью ресурсов планеты. К этому вопросу мы вернемся позже. Сейчас же для нас важно обратить внимание на то, что в рассмотрении экологии мы вышли за рамки науки и вторглись в сферу мировоззрения, экологизации знания и даже идеологии. В этом специфика современной экологии.

Термин «ЭКОЛОГИЯ» был впервые введен немецким зоологом Эрнстом Геккелем (1866) в книге «Всеобщая морфология организмов» Во втором томе этого обширного труда Геккель дал свое определение экологии как науки: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим все условия существования. Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие имеют большое значение для организмов, так как они принуждают их приспосабливаться к себе. К неорганическим условиям существования относятся физические и химические свойства их местообитаний - климат (свет, тепло, влажность, состав воды и почвы) В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт. Каждый организм имеет своих друзей и врагов, таких, которые способствуют его существованию и тех, что ему вредят».

Согласно новейшему толкованию экологии, ее можно рассматривать как науку о закономерностях формирования, развития и устойчивого функционирования биологических систем разного ранга в их взаимоотношениях с условиями среды (Шилов,1997). Т.е. это наука о связях со средой, как отдельных организмов, так и более сложных биологических систем. Экология стремится к синтезу знания, а не к его разделению. Ученые, представители различных отраслей знания, смотрят на природу как бы глазами насекомого, где каждый зрительный элемент является лишь частью целого. Четко просматриваются самые мелкие детали, но они оторваны друг от друга. Мозговой центр создает из обрывков или многих изображений обобщенный образ. Подобно этому современная экология не столько анализирует частности, сколько синтезирует нечто цельное из разорванной картины мира (Реймерс Н.Ф. 1994).

В наши дни понятие "экология" приобрело глобальный характер. Существует большое множество его определений, однако серьезного неудобства в этом не ощущается. Каждый вкладывает в термин «экология» свой объем по-

нятий, индивидуальные его оттенки. Ситуация примерно такова: "моя" экология - это не "твоя" экология, но все же что-то сходное. В этом, безусловно, специфика современной экологии. Она из строго биологической науки превратилась в науку, вобравшую в себя разделы географии, геологии, химии, физики, социологии, культуры, экономики и целого ряда других наук. Это в свою очередь привело к тому, что в этой обобщенной науке нет фундаментальных теоретических основ в отличие от классической биологической экологии с давно сложившейся структурой, теоретическими предпосылками и четкими логическими основаниями. А раз так, то к экологии легко примкнуть, даже ничего в ней не смысля. Вероятно, поэтому многие могут стать "экологами".

Однако, не изучив, на каких принципах и связях основаны функционирование и устойчивость живой природы, человек не сможет понять, как строить отношения с ней. Следовательно, фундаментальной задачей экологии как комплексной науки является изучение законов формирования и функционирования биологических систем, которые обеспечивают устойчивое поддержание жизни на нашей планете.

1.2. Структура современной экологии
Объекты экологических исследований в системе уровней организации жизни

Живые организмы и биологические системы изучают на разных уровнях организации, которые представляют собой некоторый биологический спектр (рис.1.1).

На каждом уровне в результате взаимодействия с окружающей средой (обмен энергией и веществом) возникают характерные функциональные системы, и формируется соответствующая область экологии, изучающая эти системы.

Система – упорядоченно взаимодействующие и взаимозависимые компоненты, образующие единое целое.

Предметом изучения экологии являются, главным образом, системы выше уровня организма, т.е. небольшие сообщества организмов (семья, клан и другие), популяции и сообщества (рис.1.1). В экологии значение термина "популяция" первоначально обозначавшего группу людей, расширено и обозначает группы особей любого биологического вида. Точно также и "сообщество" в экологическом смысле включает популяции всех видов, занимающих данный участок территории. Сообщество и неживая среда функционируют совместно, образуя экологическую систему или экосистему. Сообществу и экосистеме приблизительно соответствуют часто употребляемые в европейской и русской литературе термины биоценоз и биогеоценоз. Следующее по масштабу сообщество

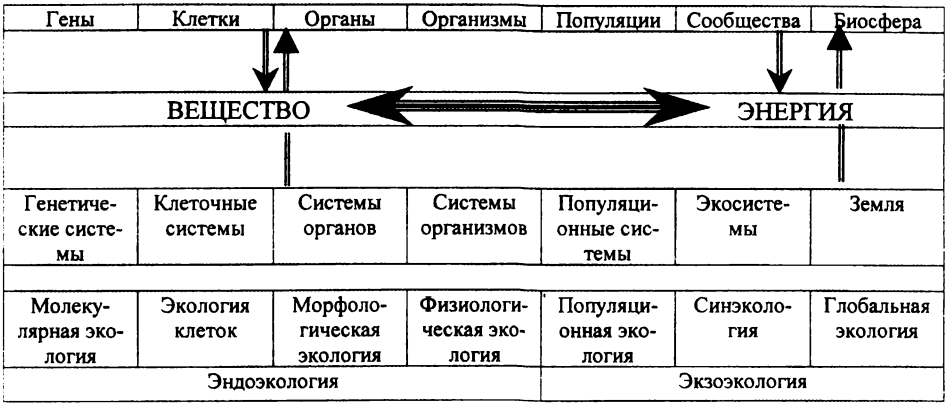


Рис. 1.1. Уровни организации современной экологии

называют биом, который обозначает крупную региональную или субконтинентальную биосистему, характеризующуюся каким либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта, например биом лиственных лесов умеренного пояса. Самая крупная биологическая система, которую мы знаем, - это биосфера, она включает в себя все живые организмы Земли, находящиеся во взаимодействии с физической средой Земли как единое целое.

Деление на иерархические уровни компонент во многих случаях искусственно, но иногда такое деление может быть основано на естественных разрывах. Так как каждый уровень в спектре экосистемы "интегрирован", т.е. взаимосвязан с другими уровнями, то нельзя найти резких границ или разрывов в функциональном смысле. Их нет даже между организмом и популяцией. Например, организм, изолированный от популяции, не в состоянии долго жить, точно так же, как изолированный орган не может длительное время существовать без своего организма. Подобным же образом сообщество не может существовать, если в нем не происходит круговорот веществ и в него не поступает энергия. Тот же аргумент можно привлечь для опровержения неверного представления о том, что человеческая цивилизация может существовать независимо от мира природы.

В настоящее время существует большое число различных классификаций экологии, мы остановимся на классификации, предложенной Н.Ф. Реймерсом (1994). Каждый раздел имеет свою область интересов.

Структура современной экологии

1. Общая экология	ЭКОЛОГИЯ
2. Биологическая экология	
3. Экология человека	
4. Геоэкология	
5. Прикладная экология	
6. Экология воздействий	

1. **Общая экология** - теоретический фундамент экологии и может быть подразделена на теоретическую (математическая), аналитическую и динамическую экологии.

1. Теоретическая (математическая) экология	ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ
2. Аналитическая экология	
3. Динамическая экология	

2. **Биологическая экология** этот термин широко применяется в литературе, часто говорят «экология», подразумевая именно биоэкологию. В рамках биоэкологии выделяют следующие разделы: системную экологию, экологию систематических групп, эволюционную экологию, историческую экологию. В свою очередь каждая из них подразделяется на группы:

1. Системная экология	БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
2. Экология систематических групп	
3. Эволюционная экология	
4. Историческая экология	

2.1. Системная экология подразделяет биологические системы по иерархическим уровням их организации от молекулярного до биосферного.

2.2. Экология систематических групп – изучает все многообразие жизни по систематическим категориям организмов - прокариоты (микроорганизмы), грибы, растения, животные.

1. Прокариоты	ЭКОЛОГИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП
2. Грибы	
3. Растения	
4. Животные	

2.3. Эволюционная экология исследует во времени процессы взаимодействия живых организмов со средой обитания.

2.4. Историческая экология занимается ретроспективным исследованием вопросов формирования современных экосистем.

3. Экология человека или социальная экология – состоит из следующих подразделов: экология личности, экология социальных групп, экология человеческих популяций, экология человечества.

1. Экология личности	ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА
2. Экология социальных групп	
3. Экология человеческих популяций	
4. Экология человечества	

4. Геоэкология

1. Экология сред (воздушная, наземная, континентальные водоемы и моря)	ГЕОЭКОЛОГИЯ
2. Экология физико-геграфических зон (тундры, леса, лесостепи, степи, пустыни и др. ландшафты).	
3. Экология биомов (крайнего севера, высокогорий, островов и прочих)	
4. Экогеоморфология	
5. Экология культурных ландшафтов	

5.Прикладная экология. Предметом ее исследования является изучение и разработка принципов рационального природопользования и охраны окружающей среды.

1. Промышленная (инженерно - технологическая) экология	ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ
2. Промысловая экология	
3. Сельскохозяйственная экология	
4. Медицинская экология	
5. Экология поселений	
6. Рекреационная экология	

6.Экология воздействий. Предмет ее исследования - анализ влияния природных и антропогенных факторов на отдельные организмы и их сообщества.

1. Экология физических воздействий	ЭКОЛОГИЯ ВОЗДЕЙСТВИЙ
2. Химическая экология	
3. Геохимическая экология	
4. Радиационная экология	

Приведенное выше подразделение экологии на различные отрасли, конечно же, неокончательно, в настоящее время возникают все новые ветви, сейчас их число приближается к 50. Сложились они с неодинаковой полнотой по объему и качеству теоретической и практической проработки.

1.3. Экологизация практической деятельности человека

В истории человечества не так уж и часто какое-то явление и отражающее его понятие расширялись до глобальных размеров, охватывая все стороны жизни человека, его физический и духовный мир. Экология приобретает именно такой глобальный характер.

В наше время об экологии знают все. И в подавляющем большинстве случаев под экологией подразумевают любое взаимодействие человека и природы или негативные последствия, которые вносит человек в окружающую среду. Однако это лишь часть проблем, с которыми имеет дело экология. Негативное влияние различных форм деятельности человека имеет более широкое значение. Речь идет о нарушении функционирования природных сообществ живых организмов, деятельность которых обеспечивает само существование жизни. В этом плане человек представляет собой лишь одну из форм жизни – высокоразвитую, но не единственную.

Принято считать, что ныне возникает новая экологическая культура. Для высокоразвитых стран такая точка зрения может быть принята. Однако для многих развивающихся стран она вряд ли справедлива. Там лишь начинают говорить о проблемах окружающей среды в основном уже неизбежных. Часто экологические движения в этих странах считаются антигосударственными, подрывающими социально-экономические устои страны. Обладая значительными территориями и не предъявляя высоких требований к сохранению среды жизни, многие развивающиеся страны стали ареной вывоза загрязнений в двух основных формах: 1) размещение предприятий с вредными выбросами и сбросами; 2) размещение полигонов захоронения химически вредных и радиоактивных веществ. Между тем от перемещения загрязнений в другие места сумма глобальных воздействий изменяется очень мало.

Основные экологические проблемы ныне широко обсуждаются в научной, популярной и текущей газетно-журнальной печати. Они следующие:

- изменение климата Земли, вызванное парниковым эффектом, вследствие увеличения выбросов в атмосферу аэрозолей и других газов, радиоактивных веществ, изменения концентрации озона;
- загрязнение атмосферы с образованием кислотных осадков, ядовитых веществ в результате вторичных химических реакций (в этом одна из основных причин разрушения озонового слоя, на который воздействуют фреоны, водяные пары, вещества типа NO_x);
- загрязнение океана, захоронение в нем (дампинг) ядовитых и радиоактивных веществ, поступление в него нефтепродуктов антропогенного происхождения, других загрязняющих веществ, особенно тяжелых металлов, подкисле-

ние мелководий за счет загрязненной SO_x и NO_x атмосферы, изменение сложившихся экологических связей между океаном и водами суши в связи со строительством плотин на реках;

- истощение и загрязнение поверхностных вод суши, континентальных водоемов и водотоков, подземных вод; нарушение водного баланса между поверхностными и подземными водами;
- радиоактивное загрязнение локальных участков и некоторых регионов, связанное с текущей эксплуатацией атомных устройств, чернобыльской аварией и испытаниями атомного оружия;
- продолжающееся накопление на поверхности суши ядовитых и радиоактивных веществ, стойких к разложению (бытовой мусор и промышленные отходы, например, полиэтиленовые изделия и другие пластмассы и т.п.);
- образованием токсичных веществ в результате вторичных химических реакций во всех средах;
- нарушение глобального и регионального экологического равновесия в соотношениях экологических компонентов;
- опустынивание планеты в разных регионах и расширение уже существующих пустынь;
- сокращение площади тропических и северных лесов, ведущее к дисбалансу кислорода и углекислого газа;
- снижение численности и исчезновение некоторых видов животных растений, освобождение экологических ниш и заполнение их вредителями, паразитами, возбудителями заболеваний растений, животных и человека;
- перенаселение Земли в отдельных ее регионах;
- ухудшение среды жизни в городах и сельской местности (увеличение шумового воздействия, стрессов, загрязнение воздуха промышленностью, транспортными средствами, возникновение дискомфорта обезличенного строительства, зрительного подавления человека высокими зданиями, напряженного темпа городской жизни), потери социальных связей между людьми; возникновение «психологической усталости».

Экология - это наука, которая помогает найти выход из возникающего кризиса, раскрывая законы связей, на которых основана устойчивость жизни. Ее основной принцип – понимание природы как закономерно устроенного пространства. В настоящее время многие считают, что экология превратилась в учение о путях выживания человечества. Эпоха натиска на природу закончилась или, во всяком случае, кончается. Человечество осознало истину, что оно - лишь часть природы и при том - зависимая. Сейчас выяснилось, что для того, чтобы жить долго и не болеть, мало накормить человека и сделать его богатым. Нужна еще благоприятная среда жизни. Обращение к человеку привело к новой форме антропоцентризма: к экологическому антропоцентризму. Общество стало поворачиваться лицом к себе, к своему переустройству, а не к преобразованию природы.

Очевидно, в ближайшее время появятся новые экологические дисциплины, особенно в сфере социальной экологии, эколого-экономических наук.

В настоящее время появился специфический экологический рынок или рынок экологических услуг – в рамках которого происходит разработка многого из того, что улучшает среду жизни людей, экономит природно-ресурсный потенциал. В сферу экологического рынка попадают следующие направления хозяйственной и социальной деятельности общества:

- исследование закономерностей организации и сохранения устойчивости жизни, в том числе на нарушенных человеком территориях;
- создание научной основы рациональной эксплуатации биологических ресурсов, прогнозирование изменений природы под все большим влиянием деятельности человека, управление процессами, протекающими на земле и сохранение среды обитания человека;
- исследование механизмов регуляция численности популяций и прогнозирование их численности;
- экологическая индикация и нормирование антропогенных загрязнений и нарушений природной среды;
- восстановление нарушенных природных систем, в том числе рекультивация выведенных из пользования сельскохозяйственных угодий, восстановление пастбищ, плодородия истощенных почв, продуктивности водоемов и т.д.;
- переход от промысла к разведению промысловых зверей и выращиванию лечебных растений;
- сохранение эталонных участков биосферы и создание сети охраняемых территорий;
- производство измерительной и контрольной техники – приборов и устройств, позволяющих контролировать среду жизни, очищать выбросы предприятий и т.д.;
- разработка ресурсосберегающих технологий и техники. Обновление основных средств производства способных привести к рациональному использованию ресурсов и сохранению среды жизни. Этот процесс может быть ускорен путем принятия строгих законов по охране среды жизни, налоговой политикой;
- использование вторичных природных и материальных ресурсов;
- целенаправленное формирование качества природной и социальной среды жизни человека, которое включает в себя комплекс мер от жилищного строительства до производства продуктов питания;
- экологическое обучение, воспитание, просвещение, специальное образование и пропаганда. Актуальны для нашей страны усилия по разработке теоретических основ природопользования и подготовке специалистов в области экологии;
- демографическая регуляция – общее сдерживание роста населения, его

перераспределение в соответствии с национальными и культурными традициями.

Сказанное выше можно обобщить высказыванием академика С.С. Шварца: «Экология - наука о жизни природы переживает свою вторую молодость. Возникшая более 100 лет тому назад как учение о взаимосвязи организма и среды, экология на наших глазах трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли в его целостности. А так как работа живого все в большей степени определяется деятельностью человека, экология на наших глазах становится теоретической основой поведения человека индустриального общества в природе».

Глава 2

АУТЭКОЛОГИЯ
Экология особей.
Среда и факторы существования организмов

Аутэкология (от греч. autos - сам) изучает действие факторов различной природы на живые организмы, определяет пределы их изменения, в которых возможна жизнь различных видов и выявляет оптимальные для каждого из них условия существования.

В основе взаимоотношения особей с внешней средой лежат биохимические, физиологические, морфофизиологические и поведенческие реакции организма на изменения среды. С изучения этих реакций и начинается аутэкологическое исследование. В настоящее время помимо эволюционных изменений природной среды на отдельные виды растений и животных и их сообществ все большее воздействие на нее оказывает деятельность человека. Под влиянием человека происходят как локальные, так и глобальные преобразования ландшафтов и целых биомов. Известны гибельные последствия массовой вырубки лесов в ряде стран Азии и Африки, которые привели к резкому иссушению почвы и превращению огромных площадей в безжизненные эродированные пустыни. Такие изменения среды приводят, как правило, к безвозвратному исчезновению одних видов (не способных выживать в новой среде) и заселению этих территорий другими видами наиболее приспособленных к новым условиям.

2.1. Понятие об экологическом факторе. Общие закономерности действия факторов среды на организм

Окружающая среда - это все, что окружает организм и прямо или косвенно влияет на его состояние, развитие, рост, размножение и т.д. Среда каждого организма слагается из множества элементов. При этом одни элементы могут быть необходимы организму, другие почти или полностью безразличны для него, а третьи оказывают вредное воздействие.

Экологический фактор - любой элемент среды, способный оказать прямое или косвенное (опосредованное) влияние на живые организмы, хотя бы кратковременно. В число экологических факторов входят - состав атмосферного воздуха, температурный режим, пища, свет, ветер, пожар, враги и многое другое. Мы живем в мире с изменяющимися условиями, где интенсивность воздействия каждого экологического фактора постоянно меняется. В характере воздействия экологических факторов на организм и в ответных реакциях живых существ на них можно выделить ряд общих закономерностей.

Правило экологического оптимума. У каждого живого организма в отношении экологических факторов существуют пределы выносливости, между которыми располагается его **экологический оптимум** - точка, соответствующая наилучшим показателям жизнедеятельности организма. Обычно оп-

ределить оптимальные значения факторов сложно, поэтому чаще всего говорят о **зоне оптимума.**

Зона пессимума – область значений фактора, где условия для выживания особенно тяжелы и близки к критическим. Такие условия называют экстремальными. Часто фактор среды, например температура, переносится организмом лишь в определенных пределах. Так, животные гибнут, если температура среды слишком низка или слишком высока (рис. 2.1). Когда температура приближается к этим пределам, животные испытывают либо перегрев, либо холод, и их жизненная активность падает. В среде, где температура держится близко к этим границам, живые организмы встречаются редко, и их численность все более возрастает по мере того, как температура приближается к среднему значению, которое будет оптимумом для данного организма.

Виды растений и животных, способные существовать при широких изменениях комплекса факторов окружающей среды называют **эврибионты** (euros - широкий). К таким организмам относятся, например, сосна обыкновенная, береза, полынь, волк и т.д. Растения и животные, имеющие возможность существовать в широком диапазоне изменения факторов среды, могут заселять значительные территории, что увеличивает жизнестойкость вида в целом.

Для жизни других организмов требуются условия, ограниченные достаточно узкими пределами. Такие организмы называют **стенобионтные** (stenos - узкий), такие организмы могут существовать на ограниченных территориях с достаточно стабильными условиями. Примеры таких организмов: грецкий орех, хлопчатник, клюква, брусника.

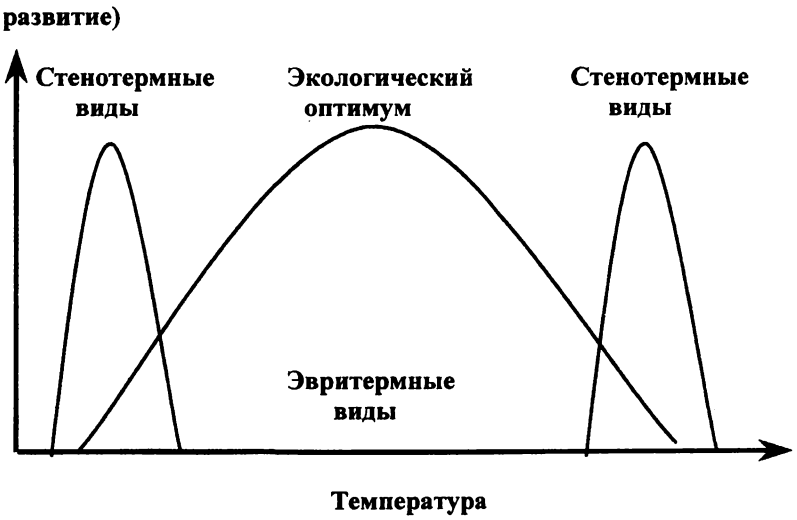


Рис. 2.1. Сравнение относительных пределов толерантности (на примере действия температурного фактора) стенотермных и эвритермых организмов

Так, эвритермные и стенотермые организмы – виды, соответственно устойчивые и неустойчивые к колебаниям температуры (рис. 2.1). Примером эвритермности могут служить многие насекомые (муравьи, жуки-ксилофаги и др.), в разные сезоны сталкивающиеся со значительными перепадами температуры. Растения умеренных климатических зон переносят в активном состоянии диапазон изменений температуры близкий к 60^0 С, а в состоянии оцепенения даже до 90^0 С. Так, даурская лиственница в Якутии выдерживает морозы до 70^0 С. В отличие от этого растения тропических дождевых лесов стенотермны: для них снижение температуры до + 5 - $+8^0$ С могут быть губительными.

В животном мире примерами стенотермности и эвритермности могут служить развитие яиц и вылупление молоди у гольца и леопардовой лягушки. Икра гольца развивается при температурах от 0^0 до 12^0 С с оптимумом около 4^0 С. Икра лягушки успешно развивается при температурах от 0^0 до 30^0 С с оптимумом около 22^0 С. Следовательно, икра гольца стенотермна и приспособлена к развитию при низких температурах, а икра лягушки, по сравнению с ней, эвритермна и приспособлена к высоким температурам.

Подобно отношению к температуре живые организмы подразделяются и по другим факторам, например, в отношении воды - эври- и стеногидрические; в отношении солености - эври- и стеногалинные; в отношении пищи - эври-и стенофагные и другие.

Высокая значимость экстремальных экологических условий среды была известно давно. Но идею о том, что выживаемость организма определяется самым слабым звеном в системе экологических потребностей, впервые высказал в середине прошлого века немецкий агрохимик Либих (1840). Он показал, что растения можно выращивать на синтетических средах и что для обеспечения нормального роста необходимо известное число химических элементов. Одни из них должны находиться в среде в очень больших количествах, другие - в малых, а третьи - в виде следов. И что особенно важно, одни элементы не могут быть заменены другими, среда, содержащая все элементы в обилии, кроме одного, обеспечивает рост растения лишь до того момента, пока количество последнего не будет исчерпано. Часто рост может ограничиваться нехваткой единственного элемента, количество которого было ниже необходимого минимума. Данное открытие Либих назвал **законом минимума.** Этот закон, сформулированный применительно к химическим факторам, справедлив и для других экологических факторов. Для жизни и процветания организмов необходимо наличие определенной совокупности условий. Впоследствии закон минимума стал трактоваться более широко.

Исследования последнего времени показали, что его адекватность возможна при выполнении двух условий.

1. Закон Либиха справедлив только в условиях стационарного состояния, т.е. когда приток и отток вещества и энергии сбалансированы.

2. Большинство воздействующих факторов взаимодействуют друг с другом, в результате чего концентрацию или доступность одного вещества или

действие другого (не минимального) фактора может изменить скорость потребления элемента питания, содержащегося в минимальном количестве.

Так, например, в местообитаниях с низким уровнем кальция, но с высоким содержанием стронция, кальций может быть замещен последним. В костях человека и других млекопитающих, в раковинах многих моллюсков именно так и происходит. Причем радиоактивный стронций, оседая в скелете человека, является источником его постоянного облучения.

В 1913 году Шелфорд показал, что как недостаток какого-либо фактора, так и его избыток могут привести к гибели живого существа. Следовательно, для каждого организма существует экологический минимум и максимум, а диапазон между двумя этими величинами принято называть **пределами устойчивости или толерантности.** Чем шире этот диапазон, тем выше толерантность. Такие факторы могут быть названы лимитирующими. Экологический фактор играет роль **лимитирующего фактора** в том случае, когда последний отсутствует, находится ниже критического уровня или превосходит максимально выносимый уровень, т. е. факторы, уровень которых приближается к пределам выносливости организма или превышает их. Высокая экологическая пластичность или толерантность организмов определяет возможность заселять разнообразные среды и переносить значительные изменения факторов. Экологическая пластичность организма часто изменяется при переходе от одной стадии развития к другой; часто молодые животные оказываются более уязвимыми и более требовательными к условиям среды, чем взрослые.

Американский эколог Одум выдвинул положения, дополняющие "закон толерантности":

1. Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного экологического фактора и низкий в отношении другого.
2. Организмы с широким диапазоном толерантности в отношении всех экологических факторов распространены очень широко.
3. Если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то диапазон толерантности может сузиться в отношении других экологических факторов.
4. Многие факторы среды становятся лимитирующими в критические периоды жизни организмов, особенно в период размножения.

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает отправную точку при исследовании сложных ситуаций. Взаимоотношения между средой и живыми организмами могут быть достаточно сложными, так как далеко не все факторы среды одинаково важны в каждой конкретной ситуации и для каждого биологического вида. Смысл анализа условий среды, например, при оценке воздействия человека на эту среду, не в том, чтобы составить длинный список возможных факторов, а в том, чтобы достичь гораздо более важных целей:

- путем наблюдения, анализа и эксперимента обнаружить функционально важные факторы;
- определить пределы толерантности по каждому фактору;

- оценить, какие изменения факторов наиболее значимо повлияют на особей, популяции и сообщества.

Пройдя все эти этапы, удастся довольно точно предсказать результат нарушений среды или планируемых ее изменений.

2.2. Компенсация факторов. Адаптации Формы адаптации организмов к факторам среды

Растения и животные не являются абсолютными рабами условий среды; они приспосабливаются сами и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние температуры, света, влажности и других факторов. Такие приспособления, обеспечивающие возможность специфического образа жизни в определенных условиях внешней среды, называются **адаптацией.** Адаптации формируются на протяжении всех стадий жизненного цикла особей и могут происходить на различных уровнях организации.

Физиологические, морфологические и частично этологические адаптации реализуются на органном и организменном уровне (рис. 2.2). В их основе лежат изменения физиологических процессов, морфологических особенностей организма и изменения поведения живых организмов. На этих уровнях адаптации еще возможен возврат к исходному состоянию организма после прекращения воздействия фактора.

Адаптации на популяционном уровне (рис. 2.2) имеют в своей основе следующее. Отдельные особи, обитающие на одной территории экологически индивидуальны, т.е. обладают совокупностью специфических черт, заключающихся в своеобразном сочетании наследственных и приобретенных свойств.

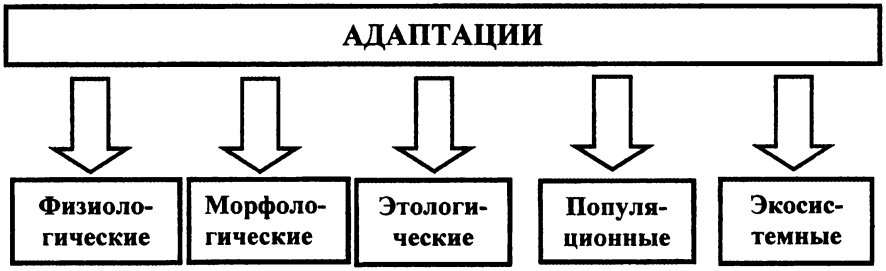


Рис.2.2. Классификация адаптаций по типу приспособлений

Среди большого количества особей, слагающих население конкретной территории, всегда можно выделить индивидуумы наиболее или наименее экологически пластичные по отношению к тому или иному экологическому фактору. Одни очень чувствительны к понижению температуры, другие сравнительно выносливы к холоду, некоторые не выдерживают даже незначительной сухости, другие переживают засушливый период. Благодаря экологической индивидуальности в популяции обычно находятся самые жизнестойкие особи, переживающие неблагоприятные условия, что является одним из условий со-

хранения вида.

Экосистемные адаптации (рис. 2.2) реализуются на уровне многовидового сообщества растений и животных и имеют в своей основе, главным образом, снижение конкурентных отношений за счет перераспределения потоков вещества и энергии между членами сообщества в экосистеме, адекватно изменившимся условиям среды.

По экологическому значению адаптивные механизмы можно разделить на две группы:

- адаптивные механизмы по отношению к наиболее устойчивым параметрам среды обитания (например, приспособление организма к сезонным изменениям климата в данной местности);
- адаптивные реакции, действующие при отклонении условий среды от средних характеристик (например, комплекс приспособительных реакций организма к резкому изменению климатических условий, нехарактерному для данного времени года).

Описанные выше два уровня адаптации действуют совместно, и их взаимодействие обеспечивает точную «подгонку» функций организма к конкретному состоянию экологических факторов. Это делает возможным его устойчивое существование в условиях сложной и постоянно меняющейся среды обитания. Кроме того, оба уровня адаптации отражают «стратегию» и «тактику» процесса приспособления растений и животных к соответствующим масштабам изменения внешних условий.

2.2.1. Классификация экологических факторов

Деление факторов на абиотические и биотические стало классическим.

Абиотические факторы – совокупность неорганических условий обитания, влияющих на организм (факторы неживой природы). Абиотические факторы можно разделить на химические (состав атмосферного воздуха, содержание в нем примесей, состав морских и пресных вод, донных отложений, грунта и почвы) и физические (температура воздуха, воды, барометрическое давление, свет; влажность, радиационный фон и др.), механические (огонь, ветер, снеговая нагрузка) и не климатические (факторы водной среды, эдафические факторы (почвенные и грунтовые условия), факторы сред организмов.

Биотические факторы - это совокупность влияний живых организмов, оказывающих своей жизнедеятельностью влияние на других. Они носят самый разнообразный характер. Живые организмы служат источником пищи, средой обитания, оказывают химические, физические воздействия и т.д.

Воздействие человека, собственно, тоже относятся к биотическим факторам, хотя при изучении целостной системы их исключают из числа биотических факторов и относят к антропогенным.

Антропогенные факторы – формы и результаты прямой и косвенной деятельности человеческого общества. Они приводят к изменению природы как среды, и как результат этого, к изменению растительного и животного населения, или сказываются на их жизни.

2.2.2. Климатические факторы и адаптация к ним организмов

2.2.2.1. Температура и температурные адаптации организмов

Источником тепла земной поверхности является лучистая энергия солнца и тепло недр нашей планеты. Температурные условия среды теснейшим образом связаны с действием солнечного света, но определяются не только им. На температурный режим местности оказывают влияние светопоглотительная способность почвы, ее теплопроводность, теплоемкость, влагоемкость, теплые или холодные морские течения. Вследствие аккумуляции тепла почвой и водоемами весной и летом и постепенной отдачи его с наступлением осени и зимы значительно сглаживаются сезонные переходы температур в средних и высоких широтах, у морских берегов, где огромные массы воды являются резервуаром летнего тепла. Подобное выравнивание температур происходит также на протяжении суток, при смене дня и ночи.

Из всех климатических факторов температура является наиболее важным. Диапазон существующих во вселенной температур равен тысячам градусов, и по сравнению с ними пределы, в которых может существовать жизнь, очень узки - примерно 300^0С от -200^0С до 100^0С.

Температура на Земле подвержена резко выраженным сезонным и суточным колебаниям, что обусловливает ритмичность биологических явлений в природе. Совместно с другими климатическими факторами температура определяет как широтную зональность, так и вертикальную поясность распределения организмов.

В процессе эволюции органического мира температурные адаптации привели к возникновению двух типов животных – **пойкилотермные** (холоднокровные) **и гомойотермные** (теплокровные).

К **пойкилотермным** (холоднокровным) организмам относятся практически все таксоны органического мира, кроме двух классов позвоночных животных – птиц и млекопитающих. Температура тела таких организмов мало отличается от температуры окружающей среды. Основным источником поступления тепловой энергии у них является внешнее тепло.

Скорость изменения температуры тела пойкилотермов связана обратной зависимостью с их размерами. Это, прежде всего, определяется соотношением массы и поверхности тела: у более крупных форм относительная поверхность тела уменьшается, что в конечном итоге приводит к уменьшению скорости потери тепла. Например, у крупных кожистых черепах, пойманных в холодных водах, температура в глубине тела на 18^0 С выше температуры воды.

Адаптация пойкилотермных организмов к изменениям температуры основана на изменении тканевой устойчивости, которая связана с термостабильностью белков и различной настройкой ферментативных систем. Приспособления такого типа происходят на биохимическом уровне.

По отношению к температуре выделяют следующие экологические группы растений:

- термофильные (теплолюбивые) - сахарный тростник, авакадо, ананасы, кукуруза и т.д.;
- мезотермные - растения, произрастающие при средних значениях температурного фактора;
- криофильные (холодолюбивые) - это кустарники тундры, высокогорные растения.

Термальные изменения среды обитания организмов оказывают не только отрицательное, но и положительное влияние. Многие виды растений, чтобы завершить свой жизненный цикл, на определенном этапе онтогенеза нуждаются в периоде низких температур обычно небольшой длительности. Примерами стимулирующего действия низких температур являются: процесс яровизации - переход проросших семян озимых культур благодаря воздействию холодом в состояние развития (образование репродуктивных органов); стратификация - воздействие низкой температурой на хранящиеся в определенных условиях влажности семена с целью подготовки их к прорастанию. В естественных условиях подготовка семян с твердыми оболочками к прорастанию осуществляется в осенне-зимний период. Такая потребность растений умеренных широт в закономерном чередовании контрастных температурных воздействий в течение года получила название **сезонного термопериодизма**. Растения небезразличны и к распределению температур в течение суток. Рост и развитие многих культурных растений успешнее происходит не при постоянной температуре, а в условиях чередования дневных и ночных температур. Это явление получило название **суточного термопериодизма**.

Организмы, температура тела которых практически не меняется при изменении температуры внешней среды, называют **гомойотермными** (к ним относятся птицы, млекопитающие). Гомойотермный тип теплообмена основан на высокой интенсивности обмена веществ. Высокий уровень метаболизма приводит к тому, что у теплокровных животных в основе теплового баланса лежит использование собственной теплопродукции, а значение внешнего обогрева относительно невелико.

Большое число видов сталкивается в определенный период своей жизни с неблагоприятными температурными условиями. Не будь у них специальных адаптаций, позволяющих противостоять этим условиям, все бы они погибли. Все живые организмы по отношению к ширине диапазона изменения температур подразделяются на эвритермные виды, способные переносить колебания температуры в широких пределах (многие растения, моллюски, насекомые, среди позвоночных - пумы, тигры, медведи); стенотермные организмы, которые могут существовать в узких пределах изменения температур (орхидеи, чайный куст, кофе, коралловые полипы, медузы и др.).

По мере удаления от полюсов к экватору, размеры близких в систематическом отношении животных с непостоянной температурой тела увеличиваются, а с постоянной - уменьшаются (правило Бергмана). **Правило Бергмана** - в пределах вида или достаточно однородной группы близких видов животные с более крупными размерами тела распространены в более холодных областях. К примеру, среди представителей рода пингвинов самый мел-

кий пингвин - пингвин галапагосский - обитает на экваторе, а самый крупный - императорский - гнездится в материковой зоне Антарктиды.

Приведенное выше правило базируется на термодинамической основе – потеря тепла пропорциональна поверхности тела; чем крупнее животное, тем компактней его тело, и тем легче поддерживать постоянной температуру; чем мельче животное, тем больше его относительная поверхность и теплопотери, и тем выше уровень основного обмена.

Частным случаем правила Бергмана является **правило Аллена**, согласно которому многие придатки тела (уши, хвосты, лапы и др.) становятся тем меньше и короче, чем холоднее климат. Так, представители рода лисица - фенек в Сахаре, лисица Европейская, песец полярный - характеризуются закономерно убывающими размерами ушей и других выступающих частей головы.

Морфологические адаптации к температурному фактору у птиц и млекопитающих дополняются еще и сложными формами поведения. Одна из распространенных форм терморегуляционного поведения - оптимальное использование особенностей локальных местообитаний и их микроклимата (перемещение в места с более благоприятными температурами, создание убежищ с определенным микроклиматом, изменение активности жизнедеятельности в разное время суток). Выбор благоприятных местообитаний ведет к значительному снижению энергозатрат на физиологическую терморегуляцию.

Физиологические адаптивные механизмы подразделяются на две функциональные группы: **механизмы физической и химической терморегуляции.**

Химическая терморегуляция – процесс рефлекторного усиления теплопродукции в ответ на снижение температуры окружающей среды. Тепло постоянно вырабатывается организмом в процессе окислительно-восстановительных реакций. При этом часть тепла отдается во внешнюю среду. Тепла отдавать необходимо тем больше, чем больше разница температуры тела и среды. Поэтому поддержание температуры тела на прежнем уровне при снижении температуры среды требует усиления процессов метаболизма. Дополнительным источником энергии в этом случае может быть, например, окисление особой жировой ткани (бурый жир), откладывающейся под кожей в области межлопаточного пространства, шеи и грудной клетки.

Физическая терморегуляция – объединяет комплекс реакций, направленных на сохранение постоянной температуры тела. Одно из основных приспособлений – строение теплоизолирующих покровов. Определенным образом расположенные волосы или перья удерживают вокруг тела слой воздуха, который и играет роль теплоизолятора. Теплоизоляция, уменьшая теплопотери, способствует поддержанию гомойотермии с меньшими энергетическими затратами. У теплокровных животных, обитающих в водной среде, – наличие толстого подкожного слоя жира.

Адаптивные реакции при перегреве представлены различными механизмами теплоотдачи во внешнюю среду. Среди них широко распространена теплоотдача путем увеличения испарения с поверхности тела и верхних дыха-

тельных путей (потоотделение, язык у собаки). При испарении влаги расходуется тепло, что может способствовать сохранению теплового баланса.

В комплекс механизмов физической терморегуляции входят сосудистые реакции. При повышении температуры окружающей среды ответ выражается в расширении мелких кровеносных сосудов, расположенных близко к поверхности кожи; это ведет к увеличению отдачи тепла во внешнюю среду. При снижении температуры окружающей среды происходит сжатие поверхностных и расширение глубоколежащих сосудов, что приводит к консервации тепла в организме.

Хорошо известный прием защиты от холода, свойственный гомойотермным животным – зимняя спячка. Многие млекопитающие холодных областей способны существенно снижать интенсивность обмена веществ, их температура может падать до 0^0. Перестав двигаться и впав в оцепенение, они тратят запасенные ими резервы очень медленно. Даже некоторые рыбы и амфибии могут проводить зиму в неподвижном состоянии, зарывшись в ил.

В отличие от пойкилотермных организмов гомойотермные животные строят свой теплообмен на базе регулирования собственной теплопродукции. Комплекс механизмов активной терморегуляции контролируется на уровне целого организма. В результате температурный диапазон активной жизнедеятельности практически совпадает с диапазоном переносимых температур.

Было бы не совсем верно рассматривать различия между пойкилотермными и гомойотермными организмами как преимущества у тех или других. Пойкилотермные организмы распространены не менее широко. Энергетическая стоимость адаптаций у них ниже, чем у птиц или млекопитающих. С другой стороны, гомойотермные организмы способны сохранять активность в более широком диапазоне температур.

2.2.2.2. Свет и его составляющие

Свет как экологический фактор имеет большое значение, так как является основным источником энергии для поддержания теплового баланса Земли, водного обмена организмов, создания и превращения органического вещества, что в конечном итоге и создает возможность существования жизни на планете.

В экологии под термином **«свет»** подразумевается весь диапазон солнечного излучения, представляющий собой поток энергии в пределах длин волн от 0,05 до 3000 нм (1нм = 10^{-6} мм) и более. Этот поток радиации распадается на несколько областей, отличающихся физическими свойствами и экологическим значением для живых организмов. Для жизнедеятельности человека и других живых организмов наибольшее значение имеет коротковолновый диапазон (0.3 - 8 мкм). В общем виде границы этих областей можно представить следующими диапазонами длин волн:

- меньше 150 нм – зона ионизирующей радиации;
- 150 – 400 нм – ультрафиолетовая радиация (УФ);
- 400 – 800 нм – видимый свет (границы различаются для разных организмов);

- 800 – 1000 нм – инфракрасная радиация (ИК).

За пределами ИК радиации расположена область дальней ИК радиации, которая в основном несет тепловую энергию.

Для животных свет, как экологический фактор, по своему значению намного уступает температуре и влажности. Как заметил Пирс (1939) живые организмы в отношении действия света как бы стоят перед выбором: с одной стороны, прямое воздействие на протоплазму смертельно для организма, а с другой - свет служит первичным источником энергии, без которого невозможна жизнь. Поэтому многие морфологические и поведенческие особенности различных организмов связаны с решением именно этой проблемы. В современной экологии одна из гипотез эволюционного процесса и биосферы в целом была направлена главным образом на "укрощение" поступающего солнечного излучения, использования его полезных составляющих и ослабления вредных или на защиту от них. Таким образом, свет не только жизненно важный фактор, но и лимитирующий, как на максимальном, так и на минимальном уровнях.

Существует немало видов, которые могут развиваться в полной темноте. Таковы, например, многие грибы и бактерии. Но свет совершенно необходим живой природе, поскольку служит для нее единственным источником энергии.

Экологически значимыми характеристиками света являются следующие: качественный состав лучистого потока (спектральный состав), интенсивность, продолжительность воздействия суточный ритм (длина дня).

Интенсивность светового потока. Энергетической характеристикой солнечного излучения считают поток лучистой энергии, падающий в единицу времени на перпендикулярную лучам поверхность. Интенсивность радиации измеряется: как поток лучистой энергии (Дж/см^2 в 1 мин) или как освещенность (люкс) или как световой поток (люмен). За пределами атмосферы перпендикулярная к солнечным лучам поверхность получает энергию порядка 2 кал/см^2 в минуту. Эта величина называется солнечной постоянной; она изменяется по сезонам года в соответствии с изменением удаления Земли от Солнца.

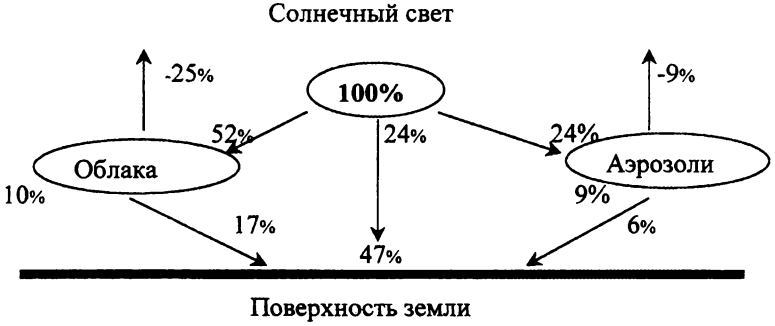


Рис. 2.3. Схема распределения солнечной энергии

При прохождении через атмосферу солнечное излучение заметно ослабляется. Больше трети всей падающей радиации отражается облаками или отбрасывается в виде рассеянного излучения в мировое пространство (рис 2.3). Около 20% поглощается облаками, аэрозолями, углекислым газом, водой, озоном и кислородом. Доходящая до земли радиация состоит из прямых солнечных лучей (24%) и почти столько же (23%) составляет рассеянная небосводом диффузная радиация.

Соотношение между прямой и рассеянной радиацией изменяется в разных широтах. В полярных районах рассеянная радиация составляет около 70% лучистого потока, а в экваториальных она не превышает 30%, что обусловлено лучшим прохождением лучей прямой радиации через более тонкий слой атмосферы.

По отношению к величине светового потока растения делят обычно на следующие группы:

Световые (светолюбивые) растения (гелиофиты). Оптимум их жизнедеятельности наблюдается в условиях полного солнечного освещения. Они или совсем не переносят, или переносят очень плохо даже незначительное затенение. Среди общих особенностей гелиофитов отмечают: хорошо развитые осевые органы, развитие корневой системы, более раннее зацветание; высокую степень жилкования листьев, повышенную устойчивость к заморозкам и патогенным факторам. У большинства из них мелкие семена, самосев которых лучше выживает на оголенной почве или в низкорослом растительном покрове. Типичными гелиофитами являются растения открытых местообитаний: степные и луговые злаки, растения тундр и высокогорий, прибрежные растения, большинство культурных растений открытого грунта, многие сорняки.

Теневыносливые растения. Характеризуются широкой экологической амплитудой по отношению к световому фактору. К этой группе относятся растения, которые лучше растут и развиваются при полной освещенности, однако способны адаптироваться к условиям разного уровня затенения. Они встречаются в местообитаниях с различным световым режимом. Это осуществляется благодаря увеличению ассимилирующей поверхности, снижению интенсивности дыхания, увеличению или уменьшению концентрации хлорофилла и т. д. К этой группе относятся большинство растений лесной зоны: ель, граб обыкновенный, бук, лещина, боярышник, бузина, шалфей полевой, а также многие комнатные растения.

Теневые растения (сциофиты). Произрастают только в затененных местах и в условиях сильной освещенности никогда не растут. Тенелюбивость этих растений обычно сочетается с высокой потребностью в водоснабжении. Анатомо-морфологические и физиологические свойства сциофитов в большинстве случаев противоположны свойствам светолюбивых растений. В частности, они отличаются слабым развитием проводящих и механических тканей, имеют крупные листовые пластинки, крупные многочисленные хлоропласты и другие специфические свойства. Это растения нижних ярусов темнохвойных и широколиственных лесов, влажных тропических лесов и т. п.

В качестве объективного критерия отношения различных растений к свету используют показатель **относительного светового довольствия** (ОСД). Он представляет собой относительный минимум светового потока, необходимый для данного растения, при котором оно может существовать и при дальнейшем снижении которого гибнет. Величина ОСД рассматривается как постоянная для каждого вида и может быть использована в качестве критерия при составлении рядов древесных пород в лесоводстве, декоративном садоводстве, парковом строительстве и т. д.

Качественный состав света в экологическом отношении очень существенен – разные диапазоны солнечного излучения биологически не равноценны.

Ионизирующее излучение. Оно включает космическое излучение (менее 150 нм), а также естественную и искусственную радиоактивность. Биологическое действие радиации осуществляется в основном на субклеточном уровне (ядра, митохондрии). Установлена зависимость этого действия от дозы облучения: при малых дозах облучения повреждающий эффект может сменяться стимулирующим. Известно влияние ионизирующей радиации на генетический аппарат (мутагенный эффект).

Ультрафиолетовые лучи. Коротковолновая часть спектра (150 – 400 нм) отражается озоновым экраном. Зона с длинной волны 280 – 320 нм – наиболее опасная часть спектра УФ, обладающая канцерогенным действием. Большая часть этой зоны также поглощается озоновым слоем атмосферы. До поверхности Земли доходят главным образом УФ с длинной волны равной примерно 320нм и выше. Эта часть спектра обладает большой энергией и оказывает на живые организмы главным образом фотохимическое действие. Эти лучи лучше всего воспринимаются зрительным аппаратом насекомых, а у растений способствуют синтезу биологически активных соединений. Известно, например, что облучение ультрафиолетом повышает продуктивность молодняка сельскохозяйственных животных. Под действием этих лучей синтезируется витамин D, регулирующий обмен Са и Р, что нормализует рост и развитие скелета. Поэтому многие млекопитающие, выводящие детенышей в норах, регулярно выносят их на освещенные солнцем места вблизи норы. Так поступают, например, лисицы и барсуки. "Солнечное купанье" свойственно и многим птицам. Действие УФ зависит от дозы: слишком сильное облучение вредно для организма. Как приспособление от передозировки УФ у многих видов формируются темные пигменты, поглощающие эти лучи. Такова природа загара у человека. У лягушек и некоторых других амфибий откладываемые на поверхности воды икринки имеют пигментированный анимальный полюс. То же свойственно и для некоторых видов рыб.

Ультрафиолетовая радиация составляет 5-10 % суммарной радиации, достигающей поверхности Земли.

Видимый свет. (400-800 нм) - составляет 40-50 % солнечной энергии, достигающей Земли. Для животных видимая часть спектра, прежде всего, связана с ориентированием в окружающей среде. Полнота зрительного восприятия окружающей среды зависит в первую очередь от степени эволюционного

развития. Для многих беспозвоночных характерны примитивные глазки. Наиболее совершенны глаза млекопитающих, способные к восприятию объемных образов в цветном варианте. Кроме уровня эволюционного развития, на характер зрения влияет экологическая обстановка и образ жизни конкретных видов. Так, насекомые-опылители обладают повышенной чувствительностью к ультрафиолетовым лучам, змеи - к инфракрасному участку спектра. У сумеречных животных, а также у видов, живущих в постоянной темноте (почвенные, обитатели пещер и больших глубин, внутренние паразиты), наблюдается гипертрофия глаз. У некоторых видов, обитающих в приповерхностном слое воды, глаза разделены на две части с разной способностью преломлять лучи в воздушной и водной среде (некоторые рыбы, жуки- вертячки). Таким образом, свет для животных имеет в основном информационное значение.

В процессе фотосинтеза свет выступает как источник энергии, которая используется пигментной системой (хлорофилл или его аналоги). В спектре солнечного излучения область фотосинтетически активной радиации практически совпадает с диапазоном видимой части спектра: 400 – 700нм. Некоторые бактерии, имеющие бактериохлорофиллы, способны поглощать свет в длинноволновой части спектра (максимум в области 800-1000 нм).

Инфракрасная, или тепловая радиация (800-1000 нм) несет основное количество тепловой энергии. Тепловая радиация лучше всего поглощается водой, количество которой в организмах очень велико. Это приводит к нагреванию всего организма, что имеет большое значение для холоднокровных. Для растений важнейшая функция инфракрасных лучей состоит в интенсификации процессов транспирации, посредством которой из листьев водяными парами отводится излишек тепла, а также создаются условия для прохождения углекислого газа через устьица. ИК-радиация в основном несет тепловую энергию.

Продолжительность воздействия (длина дня). С самого возникновения жизни на нашей планете она осуществлялась в условиях ритмически меняющейся среды. Движение Земли вокруг Солнца вызывает закономерные и периодические изменения ее освещенности и соответственно обусловливает длительность дня и ночи по сезонам года. Животные и растения чутко реагируют на изменения длительности светового воздействия, они очень тонко чувствуют незначительные изменения соотношения светового и темного времени суток. Ритмичность жизнедеятельности свойственна всем живым существам. Организмы способны определять длительность периода освещенности, иными словами способны "измерять время". Свойство организмов воспринимать соотношение длительности дня и ночи получило название **фотопериодизма.** Регулярность и неизменная повторяемость изменения продолжительности дня и ночи (фотопериода) в течение года, позволила организмам в ходе эволюции согласовать свои жизненно важные процессы с ритмом этих временных интервалов. Фотопериодизм может быть представлен в двух видах: суточный и сезонный.

Только на экваторе, где продолжительность дня и ночи практически не изменяется по сезонам, и в некоторых особых условиях (глубины морей и

океанов, пещеры, длительный полярные день и ночь) ведущее значение в регуляции биологических ритмов приобретают другие факторы

Суточная периодичность свойственна большинству видов растений и животных. Время открытия и закрытия цветков у высших растений, время начала и окончания бодрствования у животных согласовано с суточным ходом освещенности.

Животные по отношению к световому фактору подразделяются на **дневных, сумеречных и ночных** в зависимости от периода их наибольшей активности. Как у дневных, так и ночных животных длительность активного периода зависит от продолжительности дня или ночи и подвержена сезонным изменениям. Имеются также виды, живущие в постоянной темноте (почвенные животные, обитатели глубоких пещер, внутренние паразиты животных и т.д.).

Большинство организмов, обитающих в условиях сезонной смены климатических режимов, характеризуется **сезонной периодичностью** процессов жизнедеятельности. У растений это связано с сезонным характером репродукции и проявляется в согласовании периода цветения и созревания плодов с периодом наиболее активного фотосинтеза. В зависимости от длительности светового периода, необходимой для перехода к цветению, выделяют растения короткого дня, у которых цветение происходит при продолжительности светового периода 12 ч. и менее (конопля, капуста, хризантема и др.); растения длинного дня, которым для успешного цветения и дальнейшего развития необходима продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч. в сутки (лен, лук, овес, морковь, картофель, пшеница и др.); фотопериодически нейтральные растения, у которых развитие генеративных органов наступает в широком интервале длительности периода освещенности (виноград, одуванчик, сирень, гречиха и др.).

Продолжительность дня существенно сказывается и на поведении животных. С наступлением весенних дней у оседлых птиц проявляются гнездовые инстинкты, перелетные мигрируют к местам гнездования, у теплокровных зверей происходит линька. Осеннее сокращение дня обусловливает стремление птиц к перелету, у млекопитающих - впадение в спячку, отрастание зимней шерсти, у насекомых - образование зимующих стадий. Уменьшение длительности дня сигнализирует живым организмам о близком наступлении зимнего периода, и они могут заранее подготовиться к нему. В связи с этим возникает возможность искусственного регулирования развития животных и растений. Например, благодаря увеличению в теплицах светового дня до 12-15 ч зимой выращивают декоративные растения и овощные культуры. Наоборот, при затенении летом у осенних поздноцветущих растений быстрее проявляются цветки и созревают семена. Продлением за счет искусственного освещения светового периода зимой можно увеличить яйценоскость кур, гусей, уток, регулировать размножение пушных зверей на зверофермах.

2.2.2.3. Вода как экологический фактор. Свойства водной среды

Вода является необходимым условием существования всех живых организмов на Земле. В водной среде зародилась жизнь. На протяжении большей

части истории живой природы органический мир был представлен исключительно водными формами организмов. Завоевав сушу, они не утратили зависимости от воды. Для многих видов растений и животных вода продолжает оставаться средой обитания. Значение воды в процессах жизнедеятельности определяется тем, что она является основной средой в клетке, где происходят все реакции и процессы метаболизма. Она выступает важнейшим исходным, промежуточным или конечным продуктом биохимических превращений. Значимость воды определяется и ее количественным содержанием. Живые организмы состоят не менее чем на 75% из воды.

Водный обмен организма со средой складывается из двух противоположных процессов: **поступление** воды в организм и ее **отдача** во внешнюю среду.

Высшие растения извлекают нужную им воду из почвы при помощи корней, проведение ее (вместе с растворенными веществами) к отдельным органам и клеткам и выведением в процессе транспирации. Лишайники могут абсорбировать ее из водяных паров. Все сухопутные животные для компенсации неизбежной потери воды за счет испарения и выделения также нуждаются в ее периодическом поступлении. Многие из них пьют воду, другие всасывают ее через покровы тела в жидком или парообразном состоянии. Большая часть животных пустынь никогда не пьет; они удовлетворяют свои потребности за счет воды, поступающей с пищей. Наконец, есть животные, получающие воду еще более сложным путем в процессе окисления жиров. Примерами могут служить верблюд и некоторые насекомые, например гусеницы платяной моли.

Существенное отличие растений от животных состоит в том, что для первых вода не только фактор среды, но и ресурс, непосредственно участвующий в производстве первичной продукции. Поэтому разрыв связи растений с источником воды ведет к его гибели. Отсюда – важная роль структуры корневой системы, заметно различающейся у растений, обитающих в разных условиях водообеспечения. С этим связано еще одно отличие от животных: через корневую систему растения получают и воду и минеральные соли, т.е. водно-солевой обмен у них остается целостным процессом.

У животных же тесная связь водного и солевого обмена сохраняется только на уровне клеточно - тканевых процессов. Внешние источники воды и минеральных солей у них различны, что оказало большое влияние на экологические адаптации как для водного, так и солевого обмена.

Вода обладает целым рядом специфических особенностей, накладывающих глубокий отпечаток на строение и жизнедеятельность различных организмов. Прежде всего, вода является единственным на Земле веществом, одновременно в больших количествах встречающимся в жидком, твердом и газообразном состоянии.

К наиболее важным с экологической точки зрения относят следующие физические и химические свойства воды.

Растворимость. Вода обладает высокой растворяющей способностью, благодаря чему она является средой и непосредственным участником большинства биохимических реакций и процессов, протекающих в живых орга-

Плотность воды. Плотность воды непостоянна и изменяется в зависимости от температуры. Максимальной величины она достигает при 4^0 С, этим объясняется, почему лед образуется зимой не на дне водоемов, а на их поверхности, создавая таким образом защитный теплоизоляционный слой. Сезонные изменения плотности воды объясняют циркуляцию воды в озерах и прудах, улучшая тем самым ее аэрацию.

Удельная теплоемкость и теплопроводность. Вода обладает высокой удельной теплоемкостью и высокой теплопроводностью, что является необходимым условием для поддержания теплового равновесия организмов. Высокая теплоемкость делает воду одним из главных аккумуляторов солнечной и тепловой энергии и распределителем ее на планете.

Количество растворенного в воде кислорода. Подобно наземным организмам, водные животные и растения дышат. Поэтому количество растворенного в воде кислорода имеет большое значение. Кислород мало растворим в пресной воде и еще меньше - в соленой. Однако такого небольшого количества хватает для дыхания водных животных, но в теплых водах оно становится все более затруднительным. Например форель, нуждаясь в большом количестве кислорода, может жить только в холодных и хорошо перемешиваемых водах; у карпа и линя - противоположные потребности: эти рыбы в состоянии довольствоваться 1 $см^3$ кислорода в литре воды и жить в стоячих и теплых водах.

Солевой состав воды. Вода всегда содержит соли или скорее их ионы; концентрация этих веществ может варьировать, но редко бывает высокой. Воду считают пресной, если в ней содержится менее 0,5 г соли на литр; морская вода содержит в среднем 35 г/л растворенных солей. Уже с первого взгляда легко обнаружить, что флора и фауна пресных водоемов совершенно отлична от морской, причем в качестве лимитирующего фактора, как правило, выступает именно соленость воды. Особый случай представляют собой рыбы, которые для размножения меняют среду обитания. Угри живут в реках, но, достигнув половой зрелости, спускаются вниз по течению и идут размножаться в Саргассово море, преодолевая огромные расстояния. Особенности их размножения еще недостаточно изучены. После нереста взрослые рыбы быстро гибнут. Молодь, достигнув известной стадии развития, возвращается в реки, где превращается во взрослых рыб. И напротив, лососевые и сельдевые, всю жизнь проводят в море, а для нереста поднимаются в реки. В некоторых случаях после размножения эти рыбы возвращаются в море и возобновляют там обычную жизнь. Чаще всего они гибнут на месте нереста. С помощью исследований удалось показать, что лососи всегда входят для нереста в ту реку, в которой вывелись. В настоящее время во многом исследованы механизмы и те средства, с помощью которых он находит нужную реку. Они основаны на чрезвычайно точном восприятии физических и химических свойств воды и на сохранении их в памяти.

Избыточное поступление солей через корневую систему растений создает условия, нарушающие клеточно – тканевые процессы, и вредно для растений. Однако солеустойчивость разных видов различна.

Избыточное поступление солей через корневую систему растений создает условия, нарушающие клеточно – тканевые процессы, и вредно для растений. Однако солеустойчивость разных видов различна.

Растения, произрастающие на сильно засоленных почвах (по берегам морей, на солончаках и других) и переносят достаточно большие концентрации солей, называют – **галофитами**. Они не просто устойчивы к солевой нагрузке, но и испытывают в ней необходимость: будучи помещенными на почвы, бедные солями, они извлекают их корнями более активно, чем другие виды растений. Настоящие галофиты накапливают в тканях до 10 % солей. Это ведет к увеличению осмотического давления клеточного сока, что в свою очередь повышает возможность извлечения воды из засоленных почв, в которых осмотическое давление водного раствора также повышено. Такое свойство – важное приспособление водного обмена на засоленных почвах. Ряд видов растений, обитающих на таких почвах, избавляются от избытка солей либо за счет выведения их через специальные железы, расположенные на поверхности листа, либо посредством связывания их с органическими веществами протопласта. Некоторые виды концентрируют полученные с водой соли в локальных участках различных органов и таким образом выводят их из метаболизма.

Несжимаемость воды является очень важным фактором для процессов роста и поддержания формы и частей растений и животных.

2.2.2.3.1. Классификация организмов в зависимости от потребности в воде

Потребности живых организмов по отношению к воде сформировались в процессе эволюционного становления каждого вида, способного существовать только при определенной амплитуде изменения водообеспеченности. В зависимости от способа регулирования водного баланса наземные растения делятся на две группы.

- Растения, не обладающие способностью активно регулировать свой водный режим. Представители: многие виды наземных водорослей, лишайники, некоторые мхи, и папоротникообразные т.е. эволюционно древние виды.
- Растения, которые способны активно осуществлять регуляцию водоотдачи своего организма с помощью устьичного аппарата. К ним относятся большинство современных видов растений в разных географических зонах.

Растения по потребностям в воде подразделяются на следующие группы:

Гидрофиты – включают в себя две основные подгруппы, различающиеся образом жизни:

- погруженные «взвешенные» - контактирующие только с водной средой;
- влаголюбивые растения, которые произрастают или свободно плавают в воде или укорененные на дне водоема, контактирующие с водой и почвой;
- растения, занимающие береговые и прибрежные мелководные местообитания, жизненный цикл которых проходит в условиях достаточного водо-

обеспечения и высокой влажности воздуха. Стебли и листья у них обычно высоко возвышаются над уровнем воды.

Гигрофиты – наземные растения, обитающие в местах с высокой влажностью воздуха, обеспеченные хорошим почвенным водоснабжением. В отличие от ксерофитов, у гигрофитов нет приспособлений, ограничивающих расходование воды. Это главным образом обитатели влажных тропических лесов, а также растения болотистых почв.

Ксерофиты – сухолюбивые растения, распространены обычно в степях, полупустынях и пустынях, в жестколистных вечнозеленых лесах. Они приспособлены к значительному постоянному или временному недостатку влаги в почве и воздухе. Способность их в активном состоянии переносить неблагоприятные для других растений условия недостаточного увлажнения определяется набором специфических адаптаций, основанных на их морфологических и физиологических особенностях, главными среди которых является запасание и экономное расходование воды. По принципу этих адаптаций растения – ксерофиты подразделяются на две группы: суккуленты и склерофиты.

Суккуленты приурочены главным образом к аридным зонам. В своих приспособлениях к дефициту влаги они исходят из принципа запасания и экономного расходования воды. Это сочные, мясистые растения с хорошо развитой водозапасающей тканью (паренхимой) в листьях и стеблях. Форма (шаровидная или цилиндрическая) способствует сокращению транспирации. Наиболее типичные представители суккулентов – кактусы, агава, алое и другие.

Склерофиты. По морфологическим признакам и по принципам поддержания водного баланса они прямо противоположны суккулентам. Они не способны запасать воду в органах и тканях, а напротив, отличаются слабой обводненностью и внешне выглядят как сухие и жесткие растения. Принцип их адаптации к засушливым условиям – способность к активной перестройке водного режима организма в соответствии с обеспеченностью его влагой извне. Склерофиты отличаются высокой тканевой устойчивостью к дегидратации - могут терять до 25% влаги без заметных патологических последствий. Их цитоплазма сохраняет свои свойства при такой степени обезвоживания, которая смертельна для других растений. Важнейшее приспособление склерофитов заключается в свойственной им большой сосущей силе корней, что позволяет им извлекать влагу даже при малом количестве ее в почве.

Мезофиты – растения, обитающие в условиях с достаточным, но не избыточным количеством воды в почве; промежуточная группа между гигрофитами и ксерофитами. Это наиболее широко распространенная группа растений, приуроченная к умеренно влажным местообитаниям.

Фактор влажности важен и для животных, а способы регуляции водного баланса у животных разнообразнее, чем у растений.

Среди животных специальные приспособления к обитанию во влажных наземных биотопах наиболее ярко выражены у земноводных. Выйдя в наземную среду, амфибии сохранили исходный тип водно – солевого обмена. У них имеются некоторые морфологические приспособления, ограничивающие

кожные водопотери. В аналогичном положении оказался и ряд беспозвоночных животных: например, дождевые черви.

Пассивное переживание сухого сезона свойственно многим животным. Так, наземные брюхоногие моллюски при наступлении сухого периода закупориваются в раковине и впадают в оцепенение. В таком состоянии они теряют за сутки не более 0.5 мг воды, что обеспечивает им длительное (месяцы и даже годы) перенесение засух.

Среди беспозвоночных животных наиболее полно освоили наземную среду насекомые и паукообразные. Они представляют собой первично наземных животных с соответствующим комплексом принципиальных адаптаций: плотные, слабопроницаемые для воды покровы, преобразованная выделительная функция и повышенная способность к утилизации метаболической воды. Последнее свойство у некоторых групп выражено настолько отчетливо, что они могут жить и размножаться в условиях полного отсутствия воды, восполняя все потребности организма только метаболическим путем.

У позвоночных сформировались наиболее совершенные адаптации к жизни в наземных экосистемах. Их морфологические и физиологические особенности во многом связаны с преобразованием водного обмена, дающими им возможность существования в полном отрыве от водной среды.

Если говорить вообще об адаптациях животных к водной среде, то их можно представить следующими типами:

- поведенческие приспособления – поиск водоемов, миграции, выбор наиболее благоприятных мест обитания, рытье нор, ночной образ жизни и т.д.;
- морфологические способы поддержания водного баланса, имеют в своей основе морфоструктурные образования, способствующие задержанию воды (раковина наземных моллюсков, ороговевшие покровы рептилий);
- способность видов к образованию метаболической воды и абсорбированной кормами влаги (мелкие пустынные грызуны, насекомые);
- способность к экономии влаги в пищеварительном тракте, что достигается вторичным всасыванием воды из кишечника и образованием концентрированной мочи (овцы, черепахи, тушканчики);
- переносимость длительного обезвоживания благодаря особенностям кровеносной системы и эффективной терморегуляции (верблюд, овцы, собаки).

2.3. Неклиматические факторы

2.3.1. Эдафические факторы

Эдафические факторы – вся совокупность физических и химических свойств почвы, способных оказывать экологическое воздействие на живые организмы. Почвенный покров представляет собой оболочку земли - педосферу.

Почва – природное образование, состоящее из генетически связанных горизонтов, формирующихся в результате преобразования поверхностных слоев литосферы под воздействием воды, воздуха и живых организмов. Она

играет важную роль в жизни тех организмов, которые тесно связаны с ней. Если бы на земле не было жизни, то, она имела бы "почву", воздух и воду, которые радикально отличались от тех, что существуют сейчас. Следовательно, почва, это не только фактор среды, но и продукт жизнедеятельности живых организмов. Почвенный покров является биологическим абсорбентом и нейтрализатором загрязнений. Обитающие в почве микроорганизмы играют важнейшую роль в минерализации остатков органических веществ, поддержании самоочищающей способности биосферы, обеспечении круговорота веществ и потоков энергии в природе. Сохранение почвенного покрова Земли - необходимое условие обеспечения и поддержания экологического равновесия в биосфере. Согласно определению Владимира Ивановича Вернадского - почва биокосное тело, состоящее одновременно из живых и косных (неорганических) тел (минералов, воды, воздуха, органических остатков).

Важнейшее свойство почвы - способность обеспечивать условия для продуцирования растениями органического вещества. Ее плодородие обусловлено всей совокупностью свойств почвы. К основным свойствам почвы, сказывающимся на жизни организмов, относятся ее физическая структура, рельеф местности, глубина, гранулометрический и химический состав почвы и циркулирующих в ней веществ - газов, воды, органических и минеральных веществ.

2.3.1.1. Структура почвенного покрова

Почва состоит из твердой, жидкой, газообразной и живой частей.

Твердая часть – это минеральные и органические частицы. Они составляют от 80 до 98% почвенной массы и состоят из песка, глины и илистых частиц, оставшихся от материнских пород в результате почвообразовательного процесса. Соотношение этих частиц характеризует механический состав почвы.

Жидкая часть почвы, или почвенный раствор - вода с растворенными в ней органическими и минеральными соединениями. Воды в почве содержится от долей процента до 60%. Жидкая часть участвует в снабжении растений водой и растворенными в ней элементами питания.

Газообразная часть почвы заполняет поры, не занятые водой. Почвенный воздух, содержит больше углекислого газа и меньше кислорода, чем атмосферный воздух, а также метан, летучие органические соединения и другие вещества.

Живая часть почвы состоит из почвенных микроорганизмов (бактерии, грибы, водоросли), представителей беспозвоночных животных (простейшие, черви, моллюски, насекомые и их личинки), различные виды роющих позвоночных, а также растений с их корневой системой. Наиболее заселенными являются верхние слои почвы и околокорневое пространство.

Почва состоит из хорошо выраженных трех слоев, называемых почвенными горизонтами:

1. **Верхний** - перегнойно-аккумулятивный горизонт (А), темно-окрашенный, богатый гумусом, в нем располагается большая часть корней растений.

2. **Средний** - иллювиальный горизонт (В), где накапливаются и преобразуются поступающие из верхнего горизонта вещества.

3. **Нижний горизонт** - представляет собой материнскую породу (С), материал который преобразуется в почву.

Особую разновидность почвенного субстрата представляет собой торф, который является продуктом неполного распада растительных остатков в условиях избыточного увлажнения и дефицита воздуха. Слабое разложение растительных остатков определяет малый возврат питательных элементов в биологический круговорот. Большинство растений торфяников довольствуются минеральным питанием, поступающим с атмосферной пылью и осадками. Экологическую значимость имеет также совершенно необычный тепловой режим торфяников, у которых температура корнеобитаемого слоя на 2-5^0 ниже, чем в минеральных почвах. В процессе эволюции и естественного отбора на торфяниках развилась специфическая флора торфяных болот и торфяников: сфагновые мхи, вечнозеленые кустарники (брусника, вереск, болотные формы сосны, лиственница даурская и другие виды). Недостаток минерального питания вынудил некоторые растения болот обеспечить себя с помощью специальных ловчих аппаратов внепочвенным азотом. Типичные насекомоядные растения – росянка, венерина мухоловка. Многие болотные кустарнички – багульник, клюква - являются микотрофами, т.е. получают часть минеральных веществ от грибов – микоризообразователей.

2.3.1.2. Физические свойства почв

Механический состав - относительное содержание в ней частиц различной крупности. Почвы, состоящие из очень мелких минеральных частиц, обладают высокой поглотительной способностью различных химических элементов и к водоудержанию, но с очень плохими воздушно- температурными свойствами. Гранулометрический состав почвы во многом определяет характер и видовой состав заселяющих ее растений.

Температурный режим - во многом определяет активность всех процессов, протекающих в почве. Например, суточные миграции почвенных животных, обусловленные различиями ночных и дневных температур, во многом способствуют перемешиванию почвенных слоев.

Влажность - свойство почвы, зависящее от осадков грунтовых вод и ее физико - химических особенностей. Организмы, жизнь которых связана с почвенным покровом, весьма чувствительны к уровню его влажности.

Почвенный воздух. Градиент кислорода в почвах направлен из верхних слоев вглубь, а для углекислого газа, содержание которого значительно выше, чем в воздухе (достигает 10%) - наоборот. Содержание основных газов в почве определяется, главным образом, гранулометрическим составом, водным режимом. На концентрацию газов человеческая деятельность оказывает наибольшее влияние.

2.3.1.3. Химические свойства почв

Химический состав почв оказывает существенное влияние на животное и микробное население почвы, но еще большее на растения, являясь источни-

ком их питания и обеспечения необходимыми неорганическими веществами. Почва содержит различные химические элементы. Одни из них необходимы растениям в больших количествах (азот, фосфор, калий, кальций, сера, железо и др.), другие требуются в малых количествах (бор, марганец, молибден, цинк и др.). В состав почв входят как необходимые для жизни растений и животных ионы, так и токсичные вещества. Выбросы в атмосферу и последующее оседание на почве различных химических элементов в большом количестве приводят к нарушению химического равновесия и, как правило, к деградации экосистем.

Химизм почвы определяет плодородие почв. В зависимости от состава и насыщения питательными веществами различают несколько групп произрастающих на них растений.

Эвтотрофные растения нуждаются в большом количестве элементов минерального питания (растительность лугов, степей, лесов, культурные растения).

Мезатрофные растения довольствуются умеренным количеством зольных питательных элементов (растения горных лесов).

Олиготрофные растения произрастают на почвах, в которых валовое содержание питательных минеральных веществ незначительно (растительность торфяников, сфагновых болот).

Как уже было сказано ранее, растения не только пассивно воспринимают почвенные условия (фактор), но и активно взаимодействуют с ним. У большинства животных функционируют механизмы регуляции ионного состава.

Засоленность почвы. В зонах недостаточного атмосферного увлажнения (южные степи, пустыни) в жарком аридном климате около 25% почв содержат избыток легкорастворимых солей. Засоленные почвы различают как по составу солей (преобладание $NaCl$, Na_2SO_4, $MgCl_2$, Na_2CO_3, $CaCl_2$ отдельно и в смесях), так и по их концентрации. Почвы, испытывающие постоянное и сильное увлажнение солеными водами, называют солончаками.

Многие виды растений в процессе эволюции адаптировались к высокому содержанию солей в почве. Такие растения называю галофиты. В зависимости от морфофизиологических особенностей и путей адаптации к засолению различают несколько групп галофитов.

Галофиты кумулятивного типа. Отличаются высокой солеустойчивостью цитоплазмы, вследствие чего способны поглощать и накапливать большое количество солей (до 45 – 50% массы золы). К ним относятся виды рода солянка, солерос и другие.

Галофиты секреторного типа. Обладают способностью выделять наружу через специальные солевые железки на листьях концентрированный солевой раствор. Таковы виды рода франкинея, тамарикс, кермек и др.

Галофиты регуляторного типа. Они характеризуются тем, что осмотический потенциал клеток у них поддерживается не солями, а органическим веществом (особенно сахаридами). Кроме того, клетки этих растений обладают биохимическими особенностями, которые ограничивают поступление солей или способствуют связыванию вредных ионов и выведению их из основ-

ного метаболизма. Такими метаболическими детоксикантами избыточных ионов выступают белки цитоплазмы и ряд органических кислот (яблочная, аспарагиновая), некоторые группы сахаридов, пигменты и другие вещества с защитной осмотической функцией. К ним относятся лебеда, полынь, серебристый лох и другие.

Мангровые растения, обитающие в периодически затопляемых лесах тропических побережий в зоне морских приливов. Высокое засоление почв в этих местообитаниях обусловлено накоплением солей на берегах при высыхании приливной морской воды, приносом солевой пыли с морских просторов. Адаптация мангровых растений к солевому фактору осуществляются благодаря избирательному поглощению менее токсичных ионов, удалению избытка солей через открытые устьица по секреторному типу и высоким осмотическим потенциалом клеток.

Животные разных систематических групп также могут регулировать солевой состав своего организма. Механизмы регуляции ионного состава у них функционируют наиболее эффективно. В почве постоянно обитает значительное количество организмов различных таксономических групп. На 1 $м^2$ почвы встречается несколько десятков червей и мелких членистоногих. Кроме того, в почве живут разные виды млекопитающих – мышевидные грызуны, кроты, суслики и другие. В 1 грамме почвы содержатся сотни миллионов бактерий, несколько тысяч простейших. По данным М.С. Гилярова почвенная зоомасса в разных местообитаниях составляет: лиственные леса – 1000 кг/га; хвойные леса – 200 кг/га; в пустыне – 10 кг/га.

Обитатели почвы в результате своей жизнедеятельности производят огромную почвообразовательную работу: они перемешивают различные слои, перемещают органические вещества из верхних слоев в нижние, разлагают листовой опад и отмершие организмы до простейших минеральных соединений. По некоторым данным, почвенные животные перерабатывают около 25% лесного опада.

Эрозия почв. Под эрозией почв понимают ее разрушение водой, ветром или нарушения, возникающие в результате деятельности человека (распашка).

Водная эрозия почв развивается главным образом на склонах. Потоки воды после дождей и ливней, при таянии снега не успевают впитываться в почву, смывают ее частицы и образуют промоины, лишенные, как правило, плодородного верхнего слоя. Работы по восстановлению почвенного покрова требуют больших затрат энергии средств. Для борьбы с водной эрозией регулируют и задерживают сток талых и дождевых вод, используя для этого почвозащитные севообороты, в которых преобладают многолетние травы, обработка почвы поперек склона, сооружение водозащитных валов, отводные канавы.

Ветровой эрозии подвержены степи в засушливых районах, довольно часты сильные ветры, вызывающие пылевые бури. От этих бурь страдают лесные насаждения, дороги, населенные пункты, но главный ущерб от них - общее снижение плодородия почв и гибель посевов и урожая. Для предотвращения ветровой эрозии широко используют комплекс почвозащитных мероприятий:

роприятий: минимальную обработку почвы, создание кулис из высокостебельных растений, создание лесозащитных полос.

2.3.2. Орографические факторы

Орографические факторы – к ним относятся высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склона. В зависимости от перепада высот, а также от формы рельефа различают:

1. Макрорельеф - горы, низменности, долины, каньоны. Он в значительной степени влияет на распределение типов растительности в крупных географических масштабах, примером чему является вертикальная зональность в горах. С повышением в горы на каждые 100 м температура воздуха снижается примерно на $0{,}55^0$ С, кроме того, существенно изменяется влажность, а значит, весь комплекс экологических условий, что в конечном счете определяет как видовой состав растительности, так и животных.

Большое значение, помимо высоты местности, играют экспозиция и крутизна склона.

Экспозиция склона – расположение горных хребтов, холмов и других элементов рельефа по отношению к сторанам света или преобладающим ветрам. Уровень солнечной радиации на южном склоне значительно выше, чем на северном, что в конечном итоге определяет температурный режим воздуха и почвы, скорость схода снега, а значит, и интенсивность всех биологических, процессов.

Крутизна склона – угол, образуемый направлением склона с горизонтальной плоскостью (выражен в угловых мерах): на жизнь растений и животных оказывает влияние в основном через изменение почвенной среды, водного и температурных режимов. Крутые склоны способствуют высокой скорости стока воды, в результате чего происходит смыв почвы, поэтому на них возникают трудные условия для поселения и произрастания растений.

2. Мезорельеф - холмы, гряды, овраги, карстовые воронки, небольшие понижения. Определяет перераспределение экологических факторов особенно в областях, где они близки к минимуму. В тундре повышения на южном склоне заняты более теплолюбивыми кустарниками, сами растения крупнее, чем на других склонах. Понижения в степях способствуют накоплению в них влаги, питательных элементов почвы, что в свою очередь способствует увеличению численности отдельных видов растений и животных и возрастанию степени их видового разнообразия.

3. Микрорельеф - мелкие западины, углубления, приствольные повышения, кротовины и другие выбросы земли. Микрорельеф проявляет свое экологическое влияние в специфических случаях. Его происхождение связано с деятельностью растений (кочки, приствольные повышения) или деятельностью животных и человека (рытье нор, убежищ). Микрорельеф на небольшой территории формирует мозаичность растительности (среди леса - поляна) и другие. Особенно заметно влияние микрорельефа в крайних условиях существования, например, тундры.

5.3. Огонь как экологический фактор

Огонь (пожар) - один из важных естественных экологических факторов, который при сочетании определенных климатических условий приводит к полному или частичному выгоранию растительности в большинстве наземных местообитаний, изменяя или формируя их флористический состав. Чаще всего причиной пожаров служит удар молнии. Как и в большинстве случаев, человек сильно изменил влияние этого фактора, либо усилив его, либо ослабив. При правильном использовании огонь может быть очень ценным экологическим инструментом. Пожар является крайне важным лимитирующим фактором хотя бы потому, что человек способен его контролировать в значительно большей степени, чем многие другие лимитирующие факторы. Пожары как экологический фактор бывают различных типов и оставляют после себя различные последствия. Например, верховые или "дикие" (т.е. очень интенсивные и не поддающиеся сдерживанию) пожары часто разрушают всю растительность, да и всю органику почвы, а последствия низовых пожаров совершенно иные. Верховые пожары оказывают лимитирующее действие на большинство организмов, и биотическому сообществу приходится начинать все сначала, с того немногого, что осталось, и должно пройти много лет, пока участок снова станет продуктивным. Низовые пожары, напротив, обладают избирательным действием; для одних организмов они оказываются более лимитирующими, для других - менее и таким образом способствуют развитию организмов с высокой толерантностью к пожарам. Кроме того, небольшие низовые пожары дополняют действие бактерий, разлагая отмершие растения, ускоряя превращение минеральных элементов питания в форму, пригодную для использования новыми поколениями растений. Там, где вероятность возникновения пожаров особенно велика, небольшие периодические низовые пожары значительно ослабляют опасность возникновения страшных верховых пожаров, сводя к минимуму количество горючей лесной подстилки. Решение вопроса о том, следует ли полностью исключать возможность пожаров на каком-то участке (если этого действительно можно добиться) или же огонь здесь надо использовать как фактор управления средой, будет целиком зависеть от того, какой тип сообщества на этом участке желателен с точки зрения землепользования в данном районе.

По различным данным, ежегодно во всем мире огонь уничтожает растительность на площади около 20 млн га.

В местностях с хорошо развитым растительным покровом, особенно там, где выражен сухой сезон, многие растения в процессе эволюции адаптировались к огневому воздействию, и сформировалась пирофитная флора. Основными особенностями растений – пирофитов являются: твердая и прочная оболочка семян, быстрый рост и раннее плодоношение, высокая огнестойкость коры стволов, высокая регенерационная способность корневой системы, высоко поднятая крона.

2.4. Совместное действие экологических факторов на организм

Рассмотрение отдельных воздействующих на живые организмы факторов среды - это не конечная задача экологического исследования, а способ подойти к сложным экологическим проблемам, оценить сравнительную важность различных факторов, действующих совместно в реальных экосистемах.

Все факторы в природе воздействуют на организм одновременно. Причем не в виде простой суммы, а как сложное взаимодействующее соотношение. Иногда недостаток одного фактора может частично компенсироваться усилением действия других - это явление называют **эффектом компенсации**, а совокупность факторов называют констелляцией. Поэтому оптимум и пределы выносливости по отношению к какому-то одному фактору зависят от других воздействий. Например, температура и влажность так тесно взаимосвязаны, что их обычно считают самыми важными климатическими факторами. Так, температура оказывает более выраженное лимитирующее влияние на организмы, если условия влажности близки к критическим, т. е. если влажность очень велика или очень мала. В сухом воздухе воздействие высоких температур переносится гомойотермными животными достаточно легко, тогда как относительно высокая влажность существенно снижает температурные пороги нормального функционирования организма. Причина этого заключается в том, что повышенная влажность воздуха ограничивает испарение и таким образом как бы выключает механизмы эффективного приспособления к высокой температуре. Низкие температуры также переносятся легче в сухой атмосфере, а увеличение влажности снижает эффективность терморегуляции и увеличивает энергозатраты на ее осуществление. Объясняется это тем, что влажный воздух обладает большей теплопроводностью, что в сочетании с низкой температурой определяет прогрессирующее нарастание теплопотерь. Напротив, при оптимальной температуре возрастает выносливость организмов к неблагоприятной влажности.

Примеры такого рода можно продолжить, однако в практической экологии чаще всего исследуется вполне конечное количество факторов. Причина тому - невозможность установить взаимное влияние большого числа факторов. Эта задача под силу лишь современной компьютерной технике, но для ее реализации необходимо проведение большого числа предварительных исследований.

Некоторые факторы среды, не участвуя прямо в тех или иных физиологических процессах, существенно изменяют воздействие других факторов, имеющих к этим процессам прямое отношение. Так, ветер усиливает действие как низких, так и высоких температур воздуха.

При этом ни один из необходимых факторов не может быть полностью заменен другим. Растения не могут произрастать без света даже при самых оптимальных температурном и водном режимах. Поэтому если значения хотя бы одного из экологических факторов выходят за пределы диапазона толерантности, то существование организма или экосистемы становится невозможным.

Среди различных экологических факторов выделяют ведущие (главные) и второстепенные (сопутствующие или фоновые). Для различных видов состав ведущих и второстепенных факторов существенно различается, снижая тем самым конкуренцию за ресурсы среды. Кроме того, в разные периоды роста и развития может происходить смена ведущих факторов. Так, для большинства растений в период цветения свет будет ведущим фактором, а в период формирования семян – влага и обеспеченность питательными веществами.

ГЛАВА 3

ОДНОВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

3.1. Понятие о популяции

Жизнь невозможна не только в виде изолированных клеток и тканей, но и в форме отдельных особей. Невозможна жизнь и непосредственно в форме биоценозов, т.к. биоценотические связи - это связи между видовыми популяциями, а не связи между отдельными особями.

Биологический вид – группа родственных организмов, занимающих общий ареал, имеющая общее происхождение и обладающая общими морфологическими и физиологическими свойствами, свободно скрещивающихся между собой особей с образованием плодовитого потомства и обособленная от других нескрещевамостью в природных условиях.

Любой вид животных, растений, микроорганизмов утверждает себя во внешней среде, приспосабливается к ее меняющимся условиям не как простая сумма особей, а в форме своеобразных группировок организмов, представляющих единое функциональное целое. Вид - это сложная система, состоящая из группировок организмов, обладающих характерными особенностями морфологического строения, физиологии и поведения. Группа организмов одного вида, занимающая длительное время определенную территорию, имеющая общий генофонд, сходную морфологию, единый жизненный цикл, представляет собой **популяцию**. С экологической позиции четкого общепринятого определения популяция не существует. Но наибольшего признания заслуживает определение, предложенное С.С. Шварцем: **под популяцией целесообразно понимать элементарную совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности на характерном для данного вида уровне в течение длительного периода и обладает известными общими свойствами, определяющими единство жизнедеятельности слагающих популяцию особей.**

Популяция как биологическая система характеризуется новыми специфическими свойствами, которыми не обладают отдельные организмы данного вида. Только на популяционном уровне проявляются такие свойства, как численность и плотность населения, половая и возрастная структура, уровень рождаемости и смертности и другие. Особи, составляющие популяцию, с одной стороны, являются частями системы более высокого порядка, сохраняют в то же время ярко выраженную самостоятельность. Отдельный организм относительно недолговечен, популяция же, как биологическая система, при том, что условия среды обитания не выходят за пределы толерантности, практически

бессмертна.

Вместе с тем популяция обладает и определенными чертами сходства с организмом как биологической системой: структурированность, интегративность составных частей, способность к саморегуляции и одно из главных свойств биологических систем – способность к адаптациям.

Вид занимает тот или иной пространственно структурированный ареал, а каждая видовая популяция обитает на его определенной части, которая характеризуется отличающимися условиями. В свою очередь популяция пространственно и функционально структурирована. Пространственная структурированность определяется главным образом неоднородностью условий обитания, а функциональная разнокачественность особей, входящих в состав популяции, – требованиями условий ее длительного сохранения в данных условиях. Пространственно-функциональная структурированность формирует систему внутрипопуляционных взаимоотношений как между отдельными особями, так и их группировками, определяя тем самым возможность наиболее эффективного использования ресурсов среды и устойчивость популяции как системы на фоне изменяющихся условий среды.

Каждый вид распространен в определенном ареале на той или иной территории, различные части которой характеризуются отличающимися размерами условиями существования. Н.П. Наумов предложил классификацию популяций в зависимости от размеров занимаемой ими территории:

- **элементарная (локальная) популяция** - совокупность особей одного вида, занимающих небольшой участок однородной площади. Количество таких популяций пропорционально разнообразию условий среды;
- **экологическая популяция** - совокупность элементарных популяций, т.е. внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным типам местообитаний;
- **географическая популяция** - совокупность экологических популяций, заселяющих значительную территорию с географически однородными условиями, в пределах которой наблюдается единый ритм жизненных процессов и другие функциональные особенности, создающие морфологический тип, отличающий данную популяцию от соседних, находящихся в иных географических условиях.

3.2. Структура популяций

Популяция как биологическая система обладает структурой и выполняет определенные функции. **Структура популяции** характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. **Функции популяции - рост, развитие, способность поддерживать существование неопределенно длительное время в постоянно меняющихся условиях**.

3.2.1. Характер распределения организмов в пространстве

Пространственное распределение особей в популяции может быть (рис. 3.1):

1. **Случайное** распределение имеет место в однородной среде (на первых порах так расселяются некоторые виды насекомых, в дальнейшем, по мере их размножения, расселение приобретает групповой или пятнистый характер).

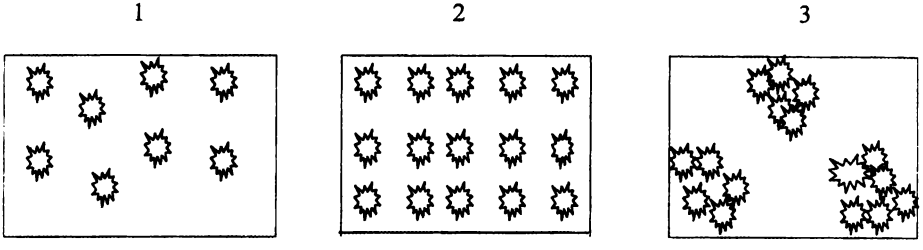


Рис. 3.1. Типы пространственного распределения особей в популяции

2. **Равномерное** распределение встречается там, где между особями сильна конкуренция или существует антагонизм, способствующий равномерному распределению в пространстве (пространственное распределение деревьев в лесу их конкуренция за свет и питательные вещества).

3. **Групповое** распределение встречается наиболее часто, т.к. чаще всего наблюдается образование различного рода скоплений. Групповое распределение обеспечивает популяции более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям в сравнении с отдельной особью. Однако если особи стремятся образовывать группы определенной величины (например, пары у животных), то распределение самих групп может быть более близким к случайному или равномерному. Группы так же могут объединяться в скопления, между которыми остаются обширные незанятые пространства. Кроме перечисленных, существует еще три типа групповых распределений: случайное групповое; равномерное групповое; групповое с образованием скоплений групп. Каждый из перечисленных типов пространственного распределения особей имеет свои достоинства и недостатки.

3.2.1.1. Групповое распределение (агрегации)

Для внутренней структуры большинства популяций в различные фазы популяционного цикла характерно образование групп разных размеров. Такие группы представляют собой результат **агрегирования особей**, происходящего

по следующим причинам:

- вследствие локальных различий в местообитаниях;
- в связи с процессами размножения;
- в результате социального привлечения (у высших животных).

Агрегация может усиливать конкуренцию между особями за ресурсы (пищу или пространство), но это часто более чем уравновешивается повышением жизнеспособности группы, поскольку группа обладает большими возможностями для своей защиты, использования ресурсов или изменения микроклимата.

В целом для растений и, вероятно, для некоторых низших животных применимо экологическое правило, **согласно которому тенденция к агрегации находится в обратной зависимости от подвижности стадий расселения (семян, спор и т.д.).** В насаждениях кедра, хурмы и других видов растений, с тяжелыми семенами, у которых семена не имеют приспособлений, способствующих их переносу на большие расстояния, молодые побеги чаще всего сгруппированы около родительских растений или в местах, где птицы или животные запасают семена. И, напротив, у видов, имеющих легкие семена и различные приспособления для их переноса (многие виды злаков, семена сосны, семена липы), они разносятся ветром на дальние расстояния и потому могут заселять территории сравнительно равномерно.

Одна из причин агрегирования у животных - социальное поведение. Социальная агрегация характеризуется определенной организацией, в частности, социальной иерархией и специализацией особей. Т.е. особи в таких агрегациях связаны между собой отношениями лидерства, доминирования и кооперации. Удивительны поселения общественных насекомых, т.к. составляющие их особи крайне специализированы. К числу наиболее высокоорганизованных общественных насекомых относятся термиты, муравьи, пчелы. В сообществах этих животных существует как минимум три касты: производители (например, матка у пчел), рабочие и солдаты. Каждая из каст морфологически специализирована для выполнения соответствующих функций: размножения, заготовки пищи или защиты (пчелы, муравьи и другие виды).

Высокая выживаемость в группе - важный признак, который может быть результатом агрегации. Группа растений способна лучше противостоять ветру или эффективнее уменьшать потери воды, чем отдельные особи. У. Олли провел множество соответствующих экспериментов: например, он обнаружил, что рыбы в группе могут лучше переносить введенную в воду определенную дозу яда, чем отдельные особи, т.к. слизь и другие выделения, противодействуя яду, позволяют снизить эффективность действия яда. Агрегации многих видов птиц и млекопитающих снижают давление хищников. Другой пример положительного влияния объединения в группу - повышение выживаемости у пчел. Пчелы в улье (скоплении) выделяют и сохраняют достаточно тепла для выживания

всех особей при температуре, при которой гибнут изолированные особи.

Особый тип агрегации был Гамильтоном назван "образованием безопасных поселений ". В этом случае обширные, социально организованные группы животных обосновываются в благоприятном центрально расположенном участке, откуда они регулярно расходятся для удовлетворения потребностей и куда возвращаются вновь. Это наблюдается, например, в колониях скворцов или гнездовых колониях морских птиц. Очевидно, что городская агрегация человека организована таким же образом. Разработка горючих ископаемых фактически уничтожила границы зон жизнеобеспечения; и поскольку города не имеют больших запасов энергии, величина популяции в них ограничивается доступными источниками топлива и пищи. Вероятно, городская агрегация благоприятна для человека, но лишь до определенного предела. По мере роста плотности населения все большую роль лимитирующего фактора начинает играть загрязнение окружающей среды отходами жизнедеятельности. С точки зрения экологических принципов ошибочно поддерживать или субсидировать город, который стал слишком большим для своего жизнеобеспечения.

3.2.1.2. Изоляция и территориальность

Факторы, способствующие изоляции и разделению особей, пар или мелких групп, составляющих популяцию в пространстве, важны для оптимизации использования ресурсов и улучшения приспособленности популяций к условиям среды. Обычно изоляция возникает как следствие: конкуренции между особями за ресурсы; прямого антагонизма, включающего у высших животных поведенческие реакции, а у растений и микроорганизмов - химические изолирующие механизмы (антибиотики, и аллелопатические вещества). В обоих случаях это может привести к равномерному или случайному распределению, поскольку ближайшие соседи уничтожаются или изгоняются.

Многие животные ограничивают свою основную деятельность определенной областью или индивидуальным участком, площадь которого может варьировать от нескольких см^2, до многих квадратных километров (таковы размеры участка пумы). Владельцы территорий заявляют о своих правах на участок с помощь песни или демонстративного поведения, и потенциальный захватчик, в общем, избегает вторжения в занятое владение. Многие птицы, а также рыбы и пресмыкающиеся обладают заметной, бросающейся в глаза окраской головы, тела и т.д., которую они демонстрируют для отпугивания незваного гостя. У большинства перелетных птиц самцы прилетают в места гнездования раньше самок и проводят время, утверждаясь на своей территории и заявляя об этом громким пением. Особи, занимающие более выгодные территории, успешнее размножаются, что особенно важно в суровых условиях (при неблагоприятной погоде или недостатке пищи). Полагают, что территориальное поведение предотвращает распространение болезней вследствие простран-

ственного разобщения особей; кроме того, оно способствует разделению и сохранению ресурсов, и облегчает встречу особей при размножении.

Если агрегация может усилить конкуренцию за жизненно необходимые ресурсы, то разобщение особей в популяции может уменьшить ее. В природе часто встречается организация обоих типов, в популяциях некоторых видов одна форма поведения сменяется другой. Дрозды, например, занимают изолированные территории в период размножения и собираются в стаи к зиме, получая, таким образом, преимущества от обоих типов распределения. Кроме того, особи разного возраста и пола могут вести себя по-разному в один и тот же период (например, взрослые живут изолированно, а молодые образуют скопления).

Интересен вопрос о том, насколько человеку свойственно врожденное территориальное поведение, и о том, в каких пределах он может научиться планировать землепользование так, чтобы избежать перенаселения. В поведении человека обнаруживаются определенные черты территориальности, такие как императив личной собственности, законы и обычаи, предписывающие ему защищать свой дом, если нужно, то и с оружием в руках. Роберт Ардри в своей книге "Территориальный императив " утверждает, что человеку от рождения присущи черты территориального поведения, и поэтому он неизбежно будет противостоять чрезмерной скученности, избегнув тем самым гибели от перенаселения. К сожалению, человек слишком хорошо адаптируется к чрезмерной скученности, как это можно видеть на примере Гонконга, одной из самых густонаселенных точек Земли.

3.3. Характеристики популяционной группы

Популяция характеризуется рядом признаков, причем единственным носителем этих признаков является группа, а не особи. Вот некоторые из таких свойств популяции: численность, рождаемость, смертность, возрастная структура, распределение в пространстве. Популяции обладают также генетическими и фенотипическими характеристиками, непосредственно связанными с условиями обитания. Каждая особь в популяции отличается от другой, но все они вместе представляют сложный биологический комплекс особей, распределенных по своим индивидуальным качествам по кривой, близкой к нормальному распределению.

Основные характеристики популяции можно разделить на две самостоятельные группировки:

- характеристики, определяющие предпосылки для самостоятельного существования и развития популяции;
- характеристики, определяющие биологическую специфичность (морфологическую и физиологическую) слагающих популяцию особей.

Генетические характеристики. Генотип - совокупность всех генов данного организма. Еще в начале прошлого века популяцию рассматривали как совокупность генетически неоднородных особей, противопоставляя ее генетически чистым линиям. В дальнейшем этот подход приобрел генетико-эволюционный смысл и в современном представлении популяция рассматривается как элементарная единица эволюционного процесса. С этих позиций главный критерий популяции - способность к свободному обмену генетической информацией.

К генетическим характеристикам в первую очередь относят: адаптивность, репродуктивную (дарвиновскую) приспособленность и непрерывность (т.е. вероятность оставления потомков на протяжении длительного периода времени).

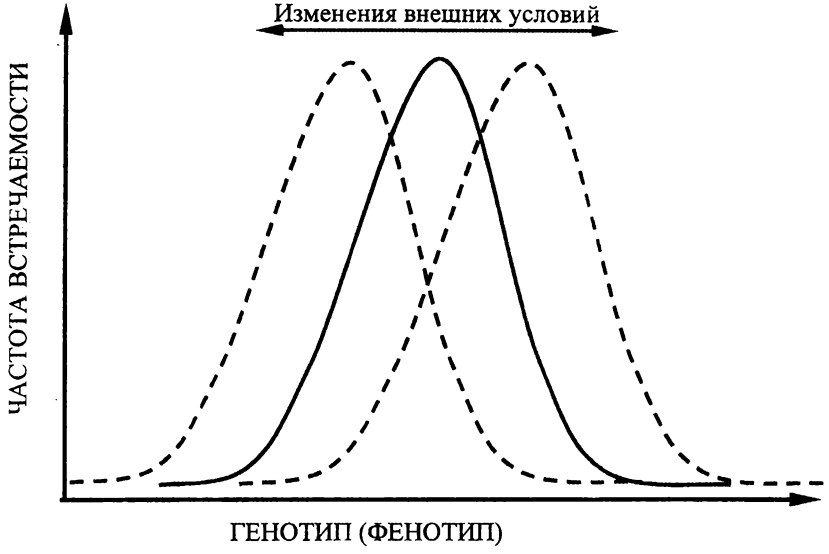


Рис. 3.2. Распределение особей различных генотипов (фенотипов) в популяции

Популяция как элементарная природная совокупность особей является "взаимоскрещивающимся единством" и состоит из особей разных генотипов, распределенных по кривой близкой к нормальному распределению (рис. 3.2). Большинство природных популяций распадается на микропопуляции - более мелкие группы особей, могущие иметь различные частоты встречаемости генотипов. Они могут быть временно изолированны (в отдельные сезоны года), но вследствие миграций и расселения молодняка и других процессов связаны между собой и имеют единый генофонд. В большинстве случаев между соседни-

ми популяциями осуществляется постоянный обмен особями, а значит и генетической информацией. Этим определяется их генетическая близость, но при этом различия по морфологическим и физиологическим особенностям между ними сохраняются.

Генетическое единство - основное свойство популяции, определяющее все ее особенности и пути ее развития.

Фенотипические характеристики. Фенотип – это совокупность различных морфологических и физиологических особенностей растений и животных, которая формируется под влиянием конкретных условий существования.

К фенотипическим характеристикам популяции в первую очередь относятся скорость роста и развития, общие размеры тела (вес), плодовитость, пропорции тела, окраска и т.д. Даже в близко расположенных популяциях, но обитающих в неодинаковых условиях, могут достаточно ярко проявляться морфологические и физиологические различия.

Если популяции обитают в среде с постоянным однонаправленным действием каких - либо факторов среды, живые организмы, составляющие ее, приобретают специфические фенотипические и генетические особенности. Именно эти особенности и определяют в последующем направления естественного отбора и во многом - эволюцию вида. При этом происходит смещение максимума частоты встречаемости фенотипа, детерминированного генетически в ту или иную сторону (рис. 3.2). Одним из основных параметров популяции, прежде всего, является ее численность или плотность.

Плотность. Плотность популяции - среднее число особей на данной территории, отнесенное к некоторой единице пространства или объема. Например, 150 растений сосны на 1 га, или 0,5 г циклопов в 1 м^3 воды характеризуют плотность популяции этих видов.

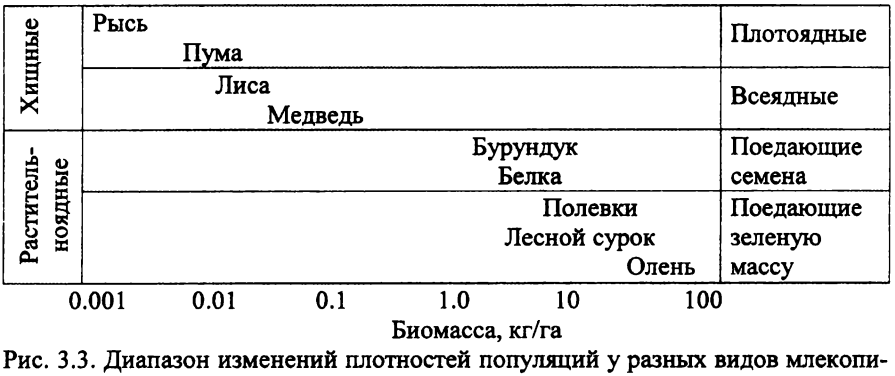


Рис. 3.3. Диапазон изменений плотностей популяций у разных видов млекопитающих

Она никогда не бывает постоянной и определяется соотношением рождаемости и смертности, а также процессов эмиграции и иммиграции. В процессе размножения происходит рост популяции, смертность же приводит к сокращению численности. Экологическая плотность - число особей (или биомасса) на единицу заселенного пространства (т.е. доступной площади или объема, которые реально могут быть заняты популяцией).

Численность особей в каждой из популяций варьирует в зависимости от размеров особей того или иного вида и ареала популяции. У насекомых, мелких травянистых растений она может достигать сотни тысяч и более. Популяции же крупных животных и больших древесных растений бывают небольшими по численности (рис. 3.3).

Численность популяции непостоянна. В природе не отмечено ни одной популяции, которая бы оставалась стабильной даже на протяжении короткого отрезка времени. Основными причинами ее изменения являются изменения условий существования. Это связано с воздействием абиотических факторов на интенсивность роста и размножения, на смертность, на скорость развития. Например, известно, что динамика популяций белки, зайца, многих видов птиц зависит в большинстве случаев от урожая кормов. В настоящее время изменения численности популяции нередко зависят от деятельности человека. Немалую роль в этом процессе играет уничтожение хищниками жертв, конкурентные взаимоотношения, влияние паразитов на жизнедеятельность хозяев и т. д.

Однако, несмотря наколебания, численность популяции изменяется не беспредельно. Популяция, как и любая биологическая система, обладает способностью к саморегуляции. Для популяции каждого вида всегда имеются верхние и нижние пределы плотности, за границы которых она выходить не может. При благоприятном сочетании всех условий плотность популяции удерживается на каком-то оптимальном уровне, незначительно отклоняясь от него в ту или другую сторону. Такие колебания численности носят регулярный характер и четко отражают реакцию популяции на конкретные условия среды. Падение плотности ниже оптимальной приводит к ослаблению защитных реакций популяции, снижает ее плодовитость, могут привести к вымиранию конкретной популяции и вызывать ряд других отрицательных явлений. Повышение плотности сверх оптимальной также неблагоприятно сказывается на популяции, поскольку при этом иссякает кормовая база, сокращается жизненное пространство, появляются вспышки различных заболеваний и т. д.

Различают непериодические, редко наблюдаемые и периодические, постоянные, колебания численности естественных популяций. К непериодическим колебаниям численности, а соответственно и плотности популяции можно отнести вспышки массового размножения среди насекомых (непарный шелкопряд в южной части России 1879 г.), грызунов и т. д. Резкий подъем числен-

ности наблюдается у популяций, оказавшихся в новом местообитании. Классическими примерами этому может служить массовое размножение кроликов в Австралии, колорадского жука в Европе.

Периодические изменения численности популяций совершаются обычно в течение нескольких лет или одного сезона. Циклические изменения численности с подъемами в среднем через четыре года зарегистрированы у таких животных как песец, полярная сова, у леммингов. Как правило, циклические изменения численности полярной совы коррелируют с периодическими изменениями численности леммингов - основной пищи сов. Численность сов, возрастающая по мере увеличения количества пищи, затем также быстро снижается по мере ее уменьшения. При этом численность популяция сов резко уменьшается в результате миграции. Эти колебания численности так регулярны, что орнитологи США могут точно предсказать нашествие полярных сов каждые три или четыре года. Поскольку эти птицы хорошо заметны и появляются повсюду вокруг городов, они привлекают к себе большое внимание. Хорошо известные примеры циклических изменений численности у жуков-короедов (Питермен, 1978). Благодаря деятельности жуков, которые изреживают загущенный древостой, малопригодный для лесозаготовок и обитания в нем животных, создаются более ценные для человека леса. Деятельность этих жуков можно рассматривать как одно из средств ведения хозяйства, а не как вредителей леса. В изолированных лесах, по-видимому, следовало бы допускать вспышки численности этих жуков.

Сезонные колебания численности характерны для многих видов насекомых, грызунов, птиц, а также для мелких водных организмов.

Размножение. Динамика численности и плотности популяции находятся в тесной зависимости от размножения и смертности, а так же от способности слагающих их особей совершать миграции.

Рождаемость (плодовитость) - характеризует процесс появления на свет новых особей любого организма независимо от того, рождаются ли они, вылупляются из яиц, прорастают из семян или появляются в результате деления, что приводит к увеличению численности популяции. Этот термин используется также и при анализе популяций человека (в демографии). Обычно рождаемость выражают либо как скорость, определяемую путем деления общего числа вновь появившихся особей на время (общая рождаемость), либо как число вновь появившихся особей в единицу времени на 1 особь в популяции (удельная рождаемость).

В живых организмах заложена огромная потенциальная возможность к размножению. Подсчитано, что бактерии делятся каждые 20 минут. При таком темпе одна клетка за 36 часов дает потомство, которое может покрыть сплошным слоем всю планету. Один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если все семена прорастут. В действи-

тельности же такая громадная плодовитость организмов никогда не реализуется. В связи с этим различают максимальную или потенциальную рождаемость и экологическую или реализованную рождаемость.

Потенциальная рождаемость - это теоретически возможная максимальная скорость образования новых особей в идеальных условиях, когда отсутствует действие лимитирующих экологических факторов, а размножение сдерживается только физиологическими возможностями организма.

Экологическая или реализованная рождаемость означает увеличение численности популяции при фактических условиях среды. Эта величина не постоянна и изменяется в зависимости от размерного и возрастного состава популяции и физических условий среды.

Например, в колонии чайки отложено 510 яиц (потенциальная рождаемость) из них вылупилось 265 птенцов, реализованная плодовитость составила 52% от потенциальной. Мучные хрущики отложили 1200 яиц – вылупилось 713 особей, что составило всего 60%. У капустной белянки в результате гибели яиц, гусениц и куколок по разным причинам (болезни, паразиты, хищники и др.) на свет появляется лишь 0,32 % взрослых бабочек от числа отложенных яиц.

Рождаемость каждого вида определяется как приспособление, обеспечивающее пополнение популяций, а значит, ее жизнестойкость. Поэтому естественно, что у менее приспособленных к неблагоприятным условиям видов высокая смертность в молодом возрасте компенсируется значительной плодовитостью. В зависимости от взаимоотношений между родителями и потомками существует две противоположные стратегии размножения. Виды животных и растений, у которых забота о потомстве выражена явно - смертность их потомства на ранних стадиях развития низка, а сами они имеют низкую плодовитость. Потомство видов, у которых отсутствует забота о детенышах, имеют высокую смертность, а их родители - высокий репродуктивный потенциал (как компенсацию за высокую смертность потомков). Для видов, которые не охраняют яйца и не заботятся о потомстве, характерна высокая потенциальная и низкая экологическая рождаемость. В благоприятных условиях рождаемость обычно низкая а в неблагоприятных – высокая. Этим объясняется более высокая рождаемость животных в зонах умеренного климата по сравнению с тропическими видами.

Смертность. Численность и плотность популяции зависят также от ее смертности. Смертность популяции - это количество особей, погибших за определенный период. Она, как и рождаемость, изменяется в зависимости от условий среды, возраста и состояния популяции и выражается в процентах к начальной или чаще к средней ее величине. Выделяют: экологическую смертность - гибель особей, наблюдаемую в конкретных условиях среды (эта величина непостоянна и изменяется в зависимости от условий среды и состояния

самой популяции); теоретическую минимальную смертность - величина, постоянная для популяции; она представляет собой гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается действию лимитирующих факторов. Даже в самых лучших условиях особи будут умирать от старости. Этот возраст определяется физиологической продолжительностью жизни, которая часто превышает среднюю экологическую продолжительность жизни.

Различают четыре основных типа возрастных изменений смертности (рис. 3.4).

I. Первый тип смертности характеризуется повышенной гибелью взрослых, главным образом старых особей. Наблюдается он у многих видов насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине или других местах с благоприятными условиями.

II. Ступенчатая кривая (выживание резко меняется при переходе от одной стадии жизненного цикла к другой).

Рис. 3.4. Разные типы кривых выживания

III. К третьему относится животные и растения, смертность которых одинакова во всех возрастах. Она описывается уравнением прямой. Такая смертность встречается очень редко и только у популяций, постоянно находящихся в оптимальных условиях.

IV. Четвертый тип смертности отличается повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойствен большинству растений и животных. Максимальная гибель многих растений происходит в стадии прорастания семян и всходов, а животных - в личиночной фазе или в молодом возрасте (у многих рыб до взрослой фазы доживает 1- 2 % от числа выметанной икры, у насекомых - 0,3-0,5 % от отложенных яиц).

Чаще всего процессы смертности оцениваются по кривым выживания. Они выражают зависимость числа выживших из 100 или 1000 особей от их возраста.

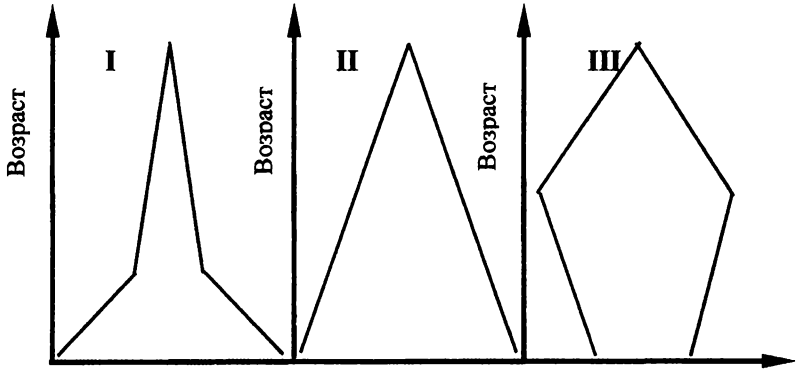
Форма кривой выживания связана со степенью заботы о потомстве и другими способами защиты молоди. Так, кривые выживания пчел и дроздов (которые заботятся о потомстве) значительно менее вогнуты, чем у кузнечиков и сардин (которые не заботятся о потомстве). У этих видов это обстоятельство компенсируется значительно большим числом откладываемых яиц.

Форма кривой выживания очень часто изменяется так же в зависимости от плотности популяции. На мало заселенной территории больше шансов выжить. То же самое можно сказать и относительно человеческих популяций, где высокая плотность не всегда бывает благоприятна для отдельного индивидуума. Многие экологи считают, что быстрый рост и высокая плотность в популяциях человека опасны не столько для выживания, сколько для качества жизни индивидуума. И это несмотря на то, что экологическая продолжительность жизни человека значительно увеличилась благодаря достижению современной медицины, улучшению питания и т. д. Однако физиологическая продолжительность жизни человека, по-видимому, не увеличилась, поскольку в наше время до 100 лет доживает не больше людей, чем в минувшие столетия.

На динамику численности популяции большое влияние оказывают миграции отдельных особей, т. е. обмен индивидуумов популяций. Это происходит при переселении их из одного местообитания в другое. В основном миграции совершаются при подрастании молодняка и его расселении. В результате миграций устраняется избыток особей в одной популяции и компенсируется недостаток в другой.

Возрастная структура популяции. Возрастная структура популяции является ее важной характеристикой, которая влияет как на рождаемость, так и на смертность. Соотношение разных возрастных групп в популяции определяет ее способность к размножению в данный момент и показывает, что можно ожидать в будущем. У большинства видов репродуктивная способность их членов изменяется с возрастом. В начальный период (который может продолжаться всего несколько минут, как у микроорганизмов, или несколько лет, как у человека и многих видов деревьев) организмы размножаться не способны. За этим периодом следует период постепенного повышения способности к размножению, достигающей максимума, а затем начинается спад, доходящий, в

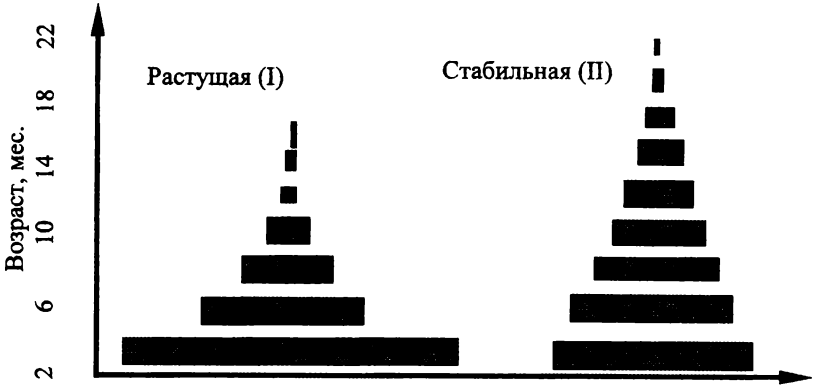
конечном счете, до полного прекращения. Соответственно в популяции обычно выделяют три экологические возрастные группы (фазы): 1) предрепродуктивную; 2) репродуктивную; 3) пострепродуктивную (рис. 3.5). Длительность этих возрастных фаз по отношению к общей продолжительности жизни варьирует у разных организмов. У современного человека три этих возраста приблизительно одинаковы, на каждый из них приходится около трети жизни (рис.3.7). У первобытных людей пострепродуктивный период был намного короче. Для многих животных и растений характерен очень длительный предрепродуктивный период. В большинстве природных популяций особи гибнут, не достигнув пострепродуктивного периода. Однако люди, домашние животные, а также животные, которых содержат в зоопарках, живут в более благоприятных условиях, а поэтому длительность пострепродуктивного периода может быть значительной. Обычно в быстро растущих популяциях значительную долю составляют молодые особи (рис. 3.5 (I), рис. 3.6 (I)) в популяции, находящейся в стационарном состоянии (в стабильных популяциях), возрастное распределение более равномерно (рис. 3.5 (II), рис. 3.6 (II)), а в популяции, численность которой снижается, будет содержаться большая доля старых особей (рис. 3.5, (III)). Возрастная структура популяции может изменяться и без изменения ее численности. Любая популяция, находящаяся в стабильной среде при благоприятных условиях, в конце концов, приближается к некоторому стабильному возрастному распределению.



Относительное количество особей в разных возрастных классах, %

Рис. 3.5. Типы возрастных пирамид

Временные отклонения от него могут быть вызваны лишь необычными увеличениями рождаемости или смертности, после чего происходит возврат к стабильной ситуации.



Относительное количество особей в разных возрастных классах, %

Рис. 3.6. Возрастная пирамида популяции полевки

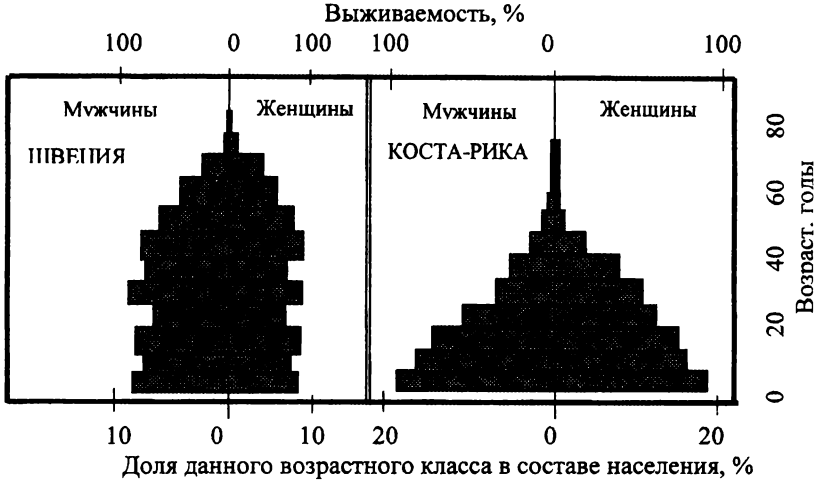


Рис. 3.7. Возрастная структура популяции человека, рассчитанная отдельно для мужчин и женщин в Швеции и Коста – Рике. Население Швеции увеличивается медленно, поэтому основания пирамиды узкое. Процент старших возрастных классов (40 - 60 лет) велик. Быстрый рост населения Коста – Рики сформировал пирамиду с широким основанием и высоким процентом населения моложе 25 лет (Ricklefs, 1979)

Изучение половозрастного состава популяции имеет большое значение. Один из основных факторов, влияющих на размеры популяции, - это процент особей, погибающих до достижения половой зрелости (смертность в дорепродуктивном периоде). В пределах вида эта величина гораздо более изменчива, чем рождаемость. У промысловых птиц, и пушных зверей отношение сеголеток к старшим возрастным группам служит показателем тенденции изменения численности популяции. Это отношение определяется во время охотничьего сезона (осенью или зимой) по выборке из популяции, полученной охотниками или промысловиками. В общем, высокая численность молоди по сравнению с численностью взрослых указывает на то, что сезон размножения сложился успешно; и если смертность молоди не будет чрезмерной, то можно ожидать увеличения популяции в следующем году.

Рост популяции. Такие показатели, как рождаемость, смертность и возрастное распределение, весьма важны, но каждый их них сам по себе мало что дает; в частности, по каждому их них нельзя судить о росте популяции как целого, о характере изменений, которые произойдут при изменении условий среды, о возможностях популяции.

Внутренняя скорость роста. Если среда не налагает никаких ограничений (пространство, пища и другие организмы не оказывают лимитирующего действия), то скорость роста популяции для данных микроклиматических условий становится максимальной и постоянной. Значение скорости роста в этих условиях характеризуется соответствующей возрастной структурой и представляет собой единственный показатель наследственно обусловленной способности к росту - ***r***.

$$dN/dt = rN, \qquad (1)$$

где: dN/dt- скорость изменения численности (скорость роста); r - скорость изменения численности в расчете на одну особь в единицу времени; N – численность.

Кривая роста с учетом действия лимитирующих факторов, как правило, имеет S - образный вид. Проинтегрировав уравнение (1) получаем экспоненциальную зависимость

$$N_t = N_0\, e^{rt}, \qquad (2)$$

где N_0 - численность в начальный момент времени, N_t - численность в момент времени t и e - основание натурального логарифма. После логарифмирования:

$$r = dN/(Ndt), \qquad (3)$$

$$r = (\ln N_t - \ln N_0)/t, \qquad (4)$$

если вместо N_t и N_0 подставить N_{t1} и N_{t2} , вместо t - $(t_1 - t_2)$ в фазе нелимитирующего роста получим скорость роста между двумя промежутками времени.

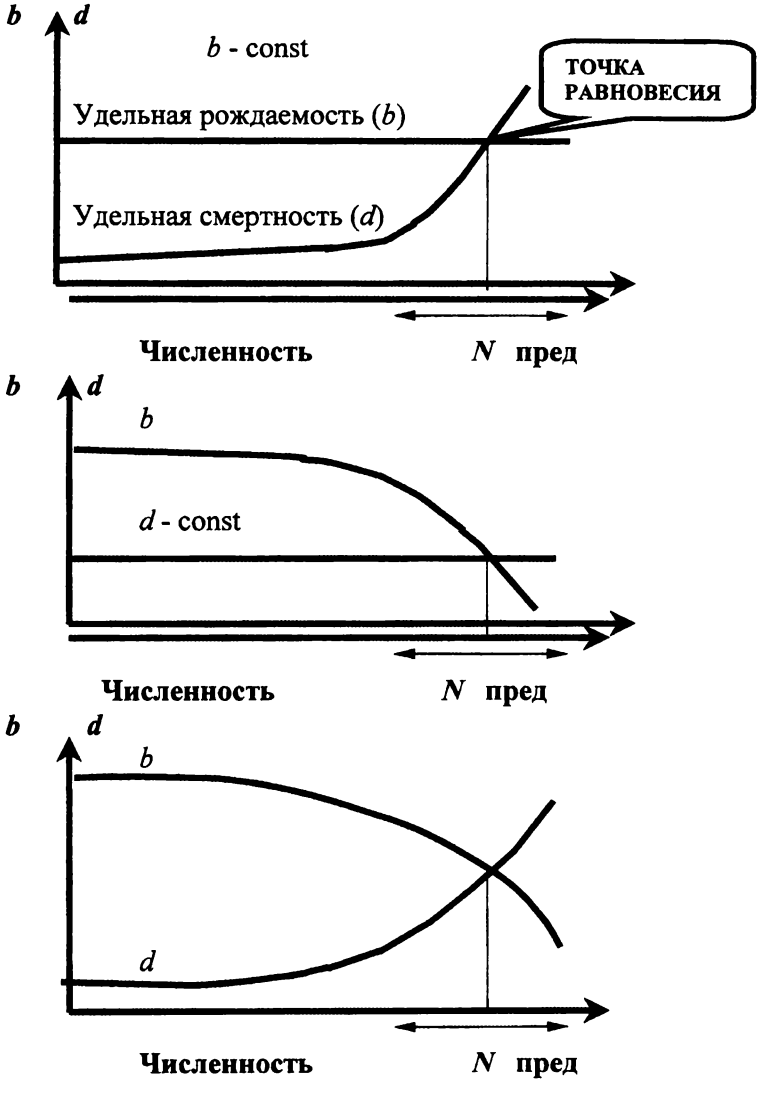


Рис. 3.8. Различные типы соотношений между удельной смертностью и рождаемостью

$$r = b - d \qquad (5)$$

Показатель r – фактически отражает разность между удельной скоростью рождаемости b (скорость рождаемости в единицу времени на одну особь) и удельной скоростью смертности – d. На рис.3.8. представлены различные типы соотношений между удельной смертностью и рождаемостью.

Общая скорость роста в нелимитирующей среде зависит от: возрастного состава, удельной скорости роста, удельной смертности.

Скорости роста для каждого вида могут быть различными в зависимости от структуры популяции. Максимальное значение r_{max} называют биотическим или репродуктивным потенциалом.

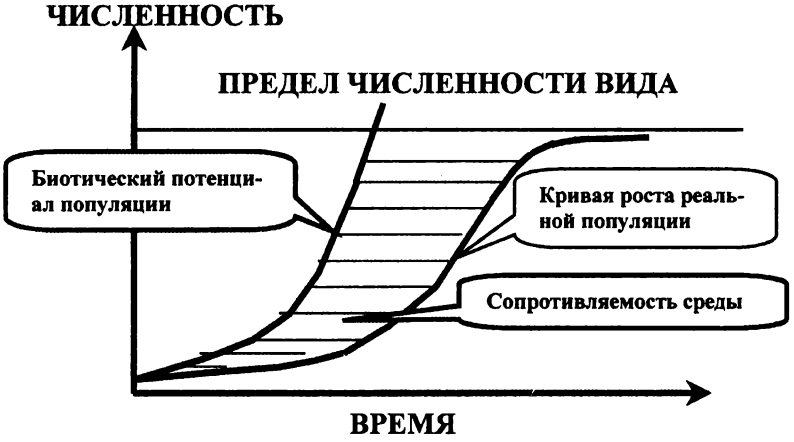


Рис. 3.9. Соотношения между биотическим потенциалом популяции и ее реализованными возможностями

Разницу между максимальной скоростью, или биотическим потенциалом и скоростью роста численности популяции в реальной среде используют как меру сопротивляемости среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды, препятствующих реализации биотического потенциала (рис. 3.9).

Концепция чистой энергии биологической системы как целого основывается на распределении энергии между продукцией (размножением) и поддержанием. Отношение энергии размножения к энергии поддержания варьирует не только в соответствии с размерами организмов и характером его жизненно-

го цикла, но также и в соответствии с плотностью популяции и емкостью среды.

В ненасыщенной среде давление отбора благоприятствует видам с высоким репродуктивным потенциалом. В условиях заполненной среды преимущества получают особи с низким репродуктивным потенциалом, но более приспособленные к выживанию при высокой конкуренции за ресурс среды и более полно использующие его. Соответственно виды и популяции, относящиеся к первому типу, называют *r* - отобранными, а вторые - *K* отобранными.

3.4. Регуляция численности популяции

Вся сложная совокупность факторов среды постоянно изменяется и создает определенные условия для популяции. Численность популяции зависит от многих факторов. Существенное влияние могут оказывать как изменения климатических условий (например, температуры, количества осадкой осадков и др.) так и пищевые ресурсы, враги и т.д. Размеры популяции могут возрастать в результате иммиграции из соседних популяций или за счет размножения особей. Численность популяции может уменьшаться в результате эмиграции или смертности.

Наблюдения показывают, что численность большинства видов довольно постоянна. Отсюда следует, что между рождаемостью и смертностью существует определенное равновесие (рис. 3.8). В противном случае колебания численности популяций были бы гораздо более значительными, чем те, которые мы наблюдаем. Эту очевидную согласованность рождаемости и смертности в большинстве популяций называют регуляцией численности. Важно было бы выявить те механизмы, которые обусловливают очевидное равновесие между рождаемостью и смертностью в большинстве популяций.

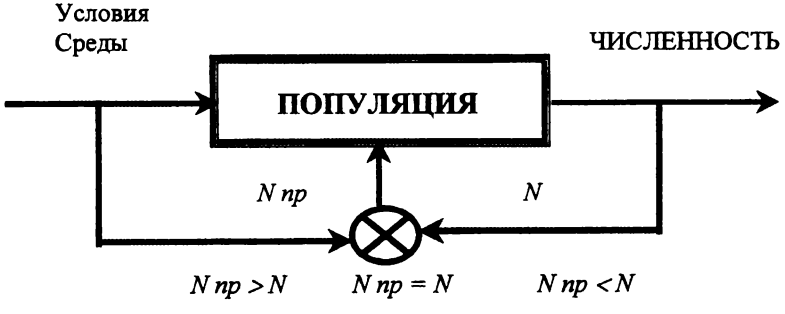


Рис. 3.10. Кибернетическая схема регуляции численности. *N пр.* – предельно возможный для данных условий уровень численности популяции. *N(t)* - численность популяции

Популяцию в общем виде можно представить как следящую систему, на входе которой - условия среды обитания, на выходе – численность (рис. 3.10).

В тех случаях, когда предельная численность ниже, чем численность в настоящий момент времени *(N пр < N),* снижается потенциал размножения и возрастает смертность животных. В случае, когда предельная численность выше, чем численность в настоящий момент, размножение ничем не ограничено и смертность низка.

Выдвигают два прямо противоположных объяснения механизмов регуляции численности популяций.

1. Смертность и рождаемость целиком обусловлена внешними физическими или биологическими факторами (пожар, наводнение, хищники) независимо от их собственной численности (рис. 3.11). Иначе говоря, смертность не зависит от плотности. Согласно этой точке зрения популяции регулируют свою численность, подгоняя рождаемость под смертность.

2.Смертность и рождаемость зависит от числа входящих в популяцию особей; чем больше число особей, тем выше вероятность гибели. Согласно этой точке зрения, особи способны найти убежище или же выработать какие-то способы защиты от наводнения, пожара или хищника, но число убежищ или путей спасения ограниченно. Поэтому с увеличением численности популяции начинает ощущаться недостаток ресурсов - пищи, убежищ, путей к бегству, так что все большее число особей гибнет от хищников, наводнений или голода и в конце концов, смертность становиться равной рождаемости (рис. 3.12).

Рис. 3.11. Схема регулирования численности в результате изменения внешних условий

Ни ту, ни другую точку зрения нельзя принять целиком или полностью отвергнуть. Некоторые причины смертности не зависят от плотности популяции (в качестве примера можно привести извержение вулкана), а многие другие от нее зависят (очевидный пример - недостаток пищи). В современной экологии превалирует точка зрения, что численность популяции определяется всей совокупностью действующих на нее факторов.

На все популяции оказывают воздействие как зависящие, так и не зависящие от плотности факторы, однако не у всех видов демографические реакции одинаковы. Численность некоторых видов довольно постоянна. Плотность других видов резко изменяется под действием внешних факторов, причем колебания численности нерегулярны. Наконец, плотность некоторых видов (полярная сова, лемминг, заяц-беляк) подвержена годовым циклическим колебаниям. Чем объясняются эти различия между видами? Вероятно, существуют различные способы, при помощи которых численность того или иного вида приходит в соответствие с условиями среды, и эти различные способы есть один из видов адаптаций на популяционном уровне.

Таким образом любой фактор, лимитирующий или благоприятный (отрицательный или положительный), может быть: независимым от плотности, если его влияние не зависит от величины популяции, или зависимым от плотности, если его влияние на популяцию есть функция плотности. К первым относятся факторы, действующие на популяцию постоянно. Это абиотические и, прежде всего климатические факторы. Хорошо известно влияние температуры, освещенности, влажности на продолжительность жизни, рождаемость и смертность. Причем на пойкилотермных животных климатические факторы оказывают непосредственное и более сильное воздействие, чем на гомойотермных. Действие климатических факторов не всегда проявляется сразу, немедленно. Например, в тайге благоприятные погодные условия способствуют высокому урожаю семян через год, а подъем численности популяции животных при обильном корме наблюдается лишь через два года. При этом погодные условия действуют независимо от плотности популяций. Независимо от плотности популяции проявляют себя и другие факторы. К примеру, количество белой куропатки и ряда видов млекопитающих резко сокращается, если они не находят подходящих местообитаний даже при благоприятном сочетании остальных факторов.

Зависимые от плотности факторы, как правило, воздействуют на скорость роста популяции. При определенных условиях скорость роста уменьшается. Это явление широко распространено и позволяет объяснить относительную устойчивость популяций животных. Как показали лабораторные эксперименты с крысами, когда плотность популяции достигает определенной величины, плодовитость животных сильно снижается, даже если нет недостатка в пище. Происходят различные гормональные сдвиги, которые влияют на половое поведение; все чаще встречается неспособность к спариванию, бесплодие, выкидыши, поедание детенышей родителями. Родительская забота о потомстве ослабевает, и детеныши по-

кидают гнездо в очень раннем возрасте, что снижает вероятность их выживания. Усиливается агрессивность животных. Напротив, падение плотности популяции ниже оптимального уровня, например, при усиленном истреблении крыс, вызывает повышение плодовитости и симулирует их более раннее половое созревание. Подобные изменения характерны для ряда млекопитающих и могут происходить также в природных условиях вне лаборатории, например в популяциях полевок. В таких случаях не всегда ясно, какие факторы играют регулирующую роль, но

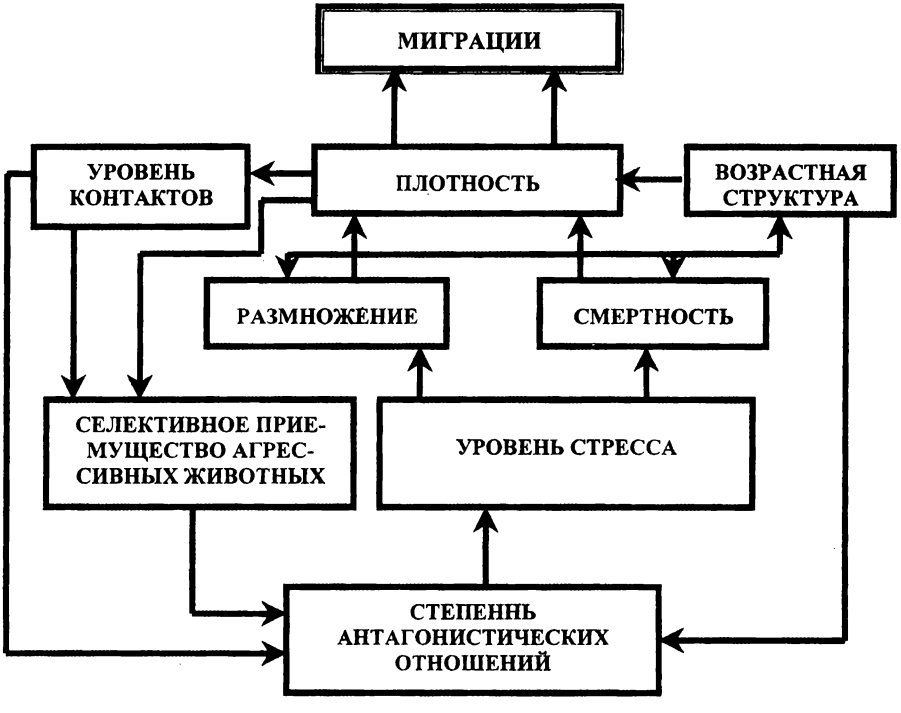


Рис. 3.12. Схема внутрипопуляционной регуляции численности

такими факторами, несомненно, могут быть пищевые ресурсы, конкуренция за территорию, физическое беспокойство, которое доставляют друг другу животные и которое может приводить к гормональным сдвигам. Как было установлено С.С. Шварцем, у земноводных и крыс такая сигнализация имеет химическую природу. Например, если воздух из клетки с переуплотненной популяцией крыс подавать в клетку с разреженной популяцией, физиология особей последней изменяется в направлении, характерном для популяции с повышенной плотностью.

ГЛАВА 4

СИНЭКОЛОГИЯ (ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ И ЭКОСИСТЕМ)

4.1. Основные понятия синэкологии

В природе популяции разных видов интегрируются в макросистемы более высокого ранга, в так называемые сообщества или биоценозы. Биоценоз (от греч. bios - жизнь, koinos - общий) - это исторически сложившаяся организованная группа популяций растений, животных и микроорганизмов, живущих совместно в одних и тех же условиях среды, возникшая на основе биогенного круговорота и обеспечивающая его в конкретных условиях среды (Радкевич, 1983). Структурная схема биогеоценоза приведена на рис. 4.1. Термин "биоценоз" был предложен немецким зоологом К. Мебиусом в 1877 г.

Понятия биогеоценоз и экосистема некоторые считают близкими друг другу, но они не являются синонимами. По определению А. Тэнсли, экосистемы - это устойчивые безразмерные системы живых и неживых организмов, в которых осуществляется внешний и внутренний круговорот вещества и энергии. Экосистема это и капля воды с ее микробным населением, пруд, лес, степь, озеро, космический корабль, город, поле, луг. Под определение биогеоценоза они не подпадают, так как им не свойственны многие признаки этого определения. Экосистема может включать в себя несколько биоценозов. Таким образом, понятие экосистема более общее, чем биогеоценоз - любой биогеоценоз является биологической системой, но не любая экосистема может быть биоценозом.

Наиболее важные типы взаимоотношения видов в биоценозах:

- пищевые (питание одних видов другими, конкуренция за пищу и т.д.);
- пространственные (распределение в пространстве, конкуренция за место в поселении, убежища и другие);
- средообразующие (формирование структуры биотопа, микроклимата и т.д.).

Синонимом биоценоза можно считать сообщество. Устойчивое существование биоценоза во времени и пространстве зависит от характера взаимодействия составляющих популяций между собой и окружающей средой. Понятие биоценоза неотделимо от пространства, занимаемого биоценозом, т.е. биотопа. **Биотоп** (от греческого bios - жизнь, topos- место) - пространство с более или менее однородными условиями, заселенное тем или иным сообществом организмов (биоценозом). Т. е. тот участок абиотической среды, который занимает биоценоз. Итак, биоценоз и его биотоп составляют два нераздельных компонента, взаимодействующие друг с другом и образующие более или менее устойчивую систему, называемую экосистемой (Tensley, 1935).

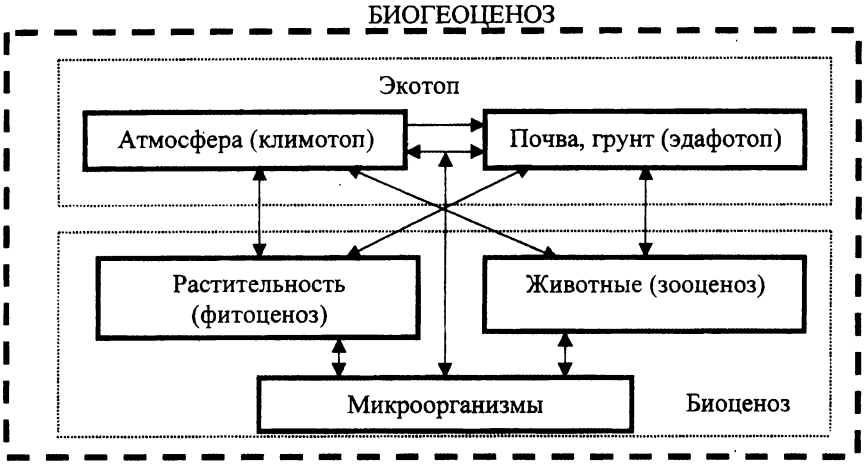


Рис. 4.1. Структурная схема биогеоценоза

Экосистемы могут быть самых различных размеров. Кроме того, они отличаются большой сложностью - в них трудно учесть все элементы, все звенья. С точки зрения рельефа местности, а также с климатической, ботанической, зоологической, почвенной, гидрологической и геохимической экосистема в известной степени однородна. При выделении экосистем в природе А. Тэнсли придавал решающее значение однородности растительного покрова. Сходной точки зрения придерживался В. Н. Сукачев (1964), который считал, что растительному сообществу принадлежит наибольшая биогеоценозообразующая роль, хотя в отдельных случаях наиболее важное значение могут иметь особенности рельефа и почвы. Уточняя вопрос о пространственной выраженности биогеоценоза, Н. В.Тимофеев-Ресовский с соавторами (1973) определяют его как "участок биогеоценотической оболочки Земли (территории или акватории), через который не проходит ни одна установимая существенная биогеоценотическая, микроклиматическая, гидрологическая, почвенная, геоморфологическая и геохимическая границы". Наряду с пространственным критерием в некоторых случаях можно применять временной критерий выделения экосистем. Например, рассматривая вопрос о том, следует ли считать самостоятельной экосистемой разлагающийся пень или зарастающее после ветровального выворота пятно в лесу, можно заметить, что продолжительность существования этих образований строго ограничена их внутренними свойствами, в то время как для существования самой экосистемы леса таких четко очерченных

временных границ не существует.

Все экосистемы являются открытыми системами. Они получают и отдают энергию, открыты для потоков веществ, для миграций организмов. Поступают в экосистему солнечная энергия, минеральные элементы почвы и газы атмосферы, вода и т. д. Покидают экосистему тепло, кислород, углекислый и др. газы и.т. д. Большинство экосистем:

- сложилось в ходе длительной эволюции и является результатом приспособления видов к окружающей среде;
- экосистемы обладают саморегуляцией и способны противостоять в определенных пределах изменениям окружающих условий;
- поведение экосистемы определяется не только действием внешних сил, но и закономерностями взаимодействия ее внутренних элементов.

4.2. Структура экосистемы

Существование биогеоценозов поддерживается за счет круговорота веществ и потока энергии, которое базируется на пищевых взаимоотношениях видов. Именно в биогеоценозе происходит синтез органического вещества, которое в последующем претерпевает многократные химические превращения и в конечном итоге возвращается в среду в виде неорганических продуктов жизнедеятельности, вновь вовлекаемые в круговорот. Поэтому при всем многообразии видов, входящих в состав биоценозов, каждый из них в обязательном порядке включает представителей трех функционально различных экологических групп организмов - **продуценты, консументы, редуценты**.

С биологической точки зрения в составе экосистемы выделяют следующие компоненты:

- **неорганические элементы и соединения**, включающиеся в круговороты (C, N, CO_2, H_2O);
- **органические соединения**, связывающие биотическую и абиотическую части (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и др.);
- **воздушную, водную и субстратную среду**, включающую климатический режим и другие физические факторы;
- **продуценты** (от латинского producentis), автотрофные организмы, основа трофической структуры – это, главным образом, зеленые растения, которые могут производить вещество и энергию из простых неорганических веществ в результате фотосинтеза. Биомасса органического вещества синтезируемого автотрофами, определяется как первичная продукция, а скорость ее формирования биологической продуктивностью;
- **консументы** (от латинского consumo – потребляю) - гетеротрофные организмы. Этот трофический уровень состоит из непосредственных потребителей первичной продукции.

Консументы первого порядка - в основном это животные, питающиеся растительностью. Виды и экологические формы, входящие в состав этой группы весьма разнообразны и приспособлены к питанию разными видами растительных кормов.

Консументы второго порядка - этот уровень объединяет животных с плотоядным типом питания. Обычно к этой группе относят всех хищников, поскольку они могут питаться как растительноядными, так и плотоядными животными. Химические вещества, из которых состоит тело животного организма, довольно однородно, поэтому трансформация при переходе с одного уровня консументов на другой не имеет столь принципиального характера как преобразование растительных тканей в животные.

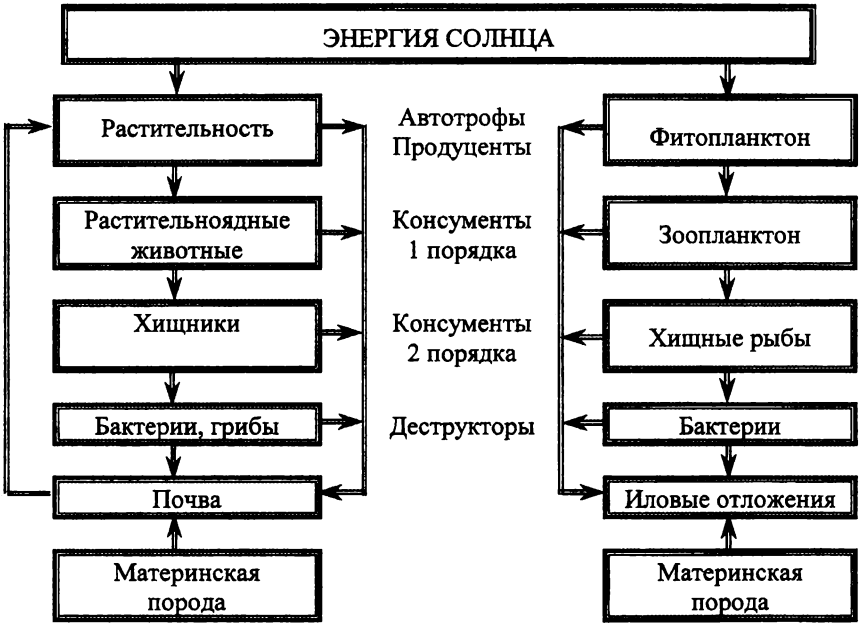


Рис.4.2. Структура наземного и водного биоценозов

Консументы третьего порядка. К этой группе относят всех животных, которые поедают плотоядных и наиболее яркими представителями являются паразиты.

Деструкторы (редуценты) (reducens – возвращающий, восстанавливающий) – организмы, питающиеся мертвым органическим веществом и подвергающие его минерализации до простых неорганических соединений, которые в последующем используются продуцентами.

К редуцентам обычно относят сапротрофов: бактерии, грибы и некоторые животные (например, дождевые черви), входящие в детритную трофическую цепь. Строго говоря, к редуцентам следует отнести и всех животных (традиционно называемых косументами), поскольку в процессе своей жизнедеятельности они минерализуют органические вещества.

Все рассмотренные выше процессы связаны с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических цепях. Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ обычно выводятся в блок цепей разложения. Примеры структурной организации наземных и водных биоценозов приведены на рис. 4.2.

Тела погибших животных и растений еще содержат энергию и строительный материал. Эти органические материалы разлагаются микроорганизмами, а именно грибами и бактериями, живущими на органических остатках. Такие организмы называются редуцентами. Кусочки частично разложившегося материала называют детритом, многие мелкие животные питаются им, ускоряя процесс разложения (детритофаги - дождевые черви, мокрицы, клещи и т.д.). Детритофагами могут питаться более крупные организмы, и тогда создается пищевая цепь другого типа - **детритная цепь**, начинающаяся с детрита (мертвого органического вещества) эта цепь идет к микроорганизмам, а затем к детритофагам и к хищникам, использующих последних в пищу.

Например: цепь детрит - детритофаг - хищник может состоять из следующих видов: листовая подстилка - дождевой червь - черный дрозд – ястреб перепелятник. Мертвое животное - личинки падальных мух - травяная лягушка - уж обыкновенный. В наземных экосистемах этот процесс сосредоточен преимущественно в подстилке и почве. Наиболее активное участие в разложении мертвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные (членистоногие, черви) и микроорганизмы.

Крупные деструкторы (насекомые) – механически разрушают мертвые ткани, они не являются собственно редуцентами, но готовят субстрат для следующей группы организмов, которая осуществляет процесс минерализации (бактерии, грибы) - превращают сложные органические вещества в более простые.

Таким образом, на уровне консументов происходит разделение потока органического вещества по двум группам потребителей: живое органическое вещество следует по цепям выедания, а мертвое - по цепям разложения. Разложение - результат совместного действия абиотических и биотических про-

цессов.

Например, лесные и степные пожары выступают не только как лимитирующие или регулирующие факторы, но и как "агенты разложения",возвращающие большое количество CO_2 и других газов в атмосферу, а минеральных веществ - в почву.

Все части растений и животных разрушаются с разной скоростью. Жиры, белки и сахара разлагаются быстро, но растительная клетчатка, древесина, хитин, волосы и кости животных разрушаются очень медленно (рис. 4.3).

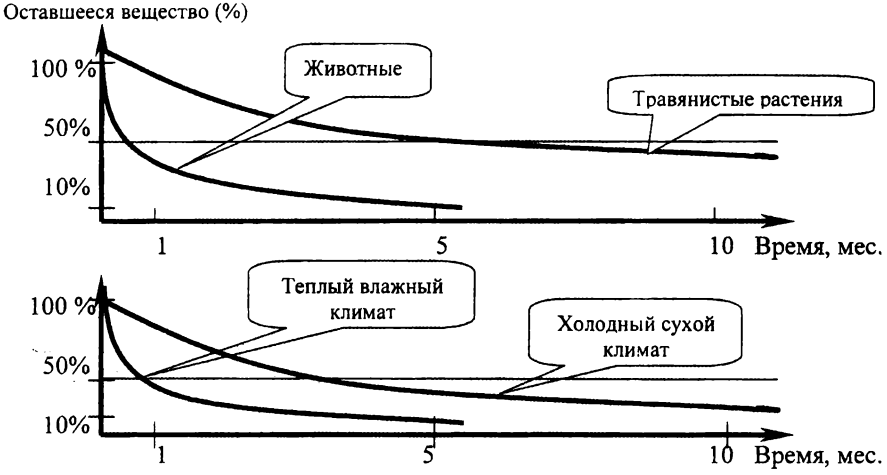


Рис. 4.3. Общий баланс процессов продукции и разложения

Итак, мы с вами рассмотрели три основных трофических уровня - продуценты, консументы и редуценты. Каждый из этих уровней необходим для жизни экосистемы, так как они обеспечивают "тонкую настройку", поддерживающую стабильность экосистемы. Большое значение для биосферы имеет отставание во времени гетеротрофных процессов от автотрофных, поскольку именно отставание обусловило накопление в недрах горючих ископаемых, а в атмосфере - кислорода. В связи с этим крайнюю озабоченность вызывает деятельность человека, которая ускоряет процессы разложения:

- сжигая органическое вещество, накопленное в горючих ископаемых;
- ведя интенсивное сельское хозяйство, ускоряющее процесс разложения гумуса;
- сводя леса во всем мире и сжигая древесину.

В результате этих процессов в воздух выбрасывается CO_2, до этого фик-

сированный в угле, нефти, древесине и в гумусе мощных лесных почв. Процесс этот пока не стал катастрофическим, но с 1900 года концентрация CO_2 постоянно растет, это в свою может привести к глобальным изменениям климата.

4.2.1. Пищевые цепи и экологические пирамиды

В природных экосистемах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого биома. Виды, выполняющие одну и ту же функцию, образуют определенный трофический уровень, а взаимоотношения между видами разных уровней - систему цепей питания.

Цепь питания (трофическая цепь, пищевая цепь) – взаимоотношения между организмами, через которые в экосистеме происходит трансформация вещества и энергии; группы особей, связанные друг с другом отношением пища – потребитель.

Трофический уровень – совокупность организмов, объединенных типом питания. Структура экосистемы с точки зрения трофической структуры (от греческого trophe - питание) экосистему можно разделить на два яруса:

- **верхний автотрофный** (самостоятельно питающийся) ярус, или "зеленый пояс", включающий растения или их части, в которых происходит фиксация световой энергии и преобразование ее в сложные органические соединения;
- **нижний гетеротрофный** (питаемый другими) ярус "коричневый пояс", в котором преобладают процессы трансформации и разложения сложных соединений.

Автотрофные и гетеротрофные процессы очень часто разделены во времени. Большая часть продуцированного материала (листьев, древесины, корневищ, запасов пищи) не потребляются сразу и постепенно переходят в подстилку и почву. Прежде чем будут использованы эти накопленные органические вещества, могут пройти недели, месяцы, годы и тысячелетия (ископаемые виды топлива).

Детальное описание пищевых цепей, образующих трофические цепи экосистемы сопряжено с определенными трудностями. В связи с этим ограничиваются схематичным изображением цепи и рассматривают лишь главные категории: продуценты, первичные консументы, вторичные консументы, деструкторы. Их условно изображают в виде прямоугольников. Помещая эти прямоугольники друг на друга получают своего рода пирамиду.

Переход биомассы с нижележащего трофического уровня на вышележащий связан с потерей вещества и энергии. В среднем считается, что лишь 10% биомассы и связанной с ней энергии переходит с каждого уровня на следую-

щий, вся остальная энергия и биомасса расходуется на подержание жизнедеятельности и процессы роста и развития. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а следовательно, и численность популяций прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням. Эти закономерности впервые были сформулированы Ч. Элтоном в 1927 г, и получили название **экологические пирамиды**. Именно этот механизм выступает в качестве основного ограничителя пищевых цепей.

Люцерна использовала только 0.24% солнечной энергии (рис.4.4). Теленок использует только 8% энергии запасенной люцерной. На развитие и рост ребенка в течение года используется только 0.7% энергии, аккумулированной телятами. В результате чего чуть более одной миллионной доли солнечной энергии, падающей на поле в один гектар, используется для пропитания ребенка в течение одного года.

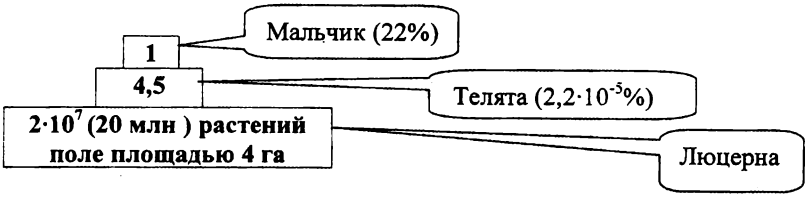
Прямые пищевые связи типа "растение - растительноядные - хищник - паразит" объединяют виды в цепи питания - трофические цепи (рис 4.2.). Все перечисленные выше цепи называют еще цепями выедания, процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ выводятся в отдельный трофический блок деструкторы - в основном бактерии, грибы, получающие энергию либо путем разложения мертвых тканей, либо путем поглощения растворенного органического вещества. В результате деятельности деструкторов высвобождаются неорганические элементы питания, которые в последующем могут использовать продуценты.

Абиотические компоненты подробно рассмотрены во второй главе. Нужно отметить, что живые и неживые части экосистем тесно взаимосвязаны между собой в единый комплекс и разделить их трудно. Большая часть органических соединений встречается не только внутри, но и вне живых организмов, образуя тем самым постоянный обмен веществом между живой и неживой компонентами биогеоценоза. Деление биоценоза на трофические уровни достаточно условно, так как существует большое число видов со смешанным питанием, такие виды одновременно могут относится к разным трофическим уровням.

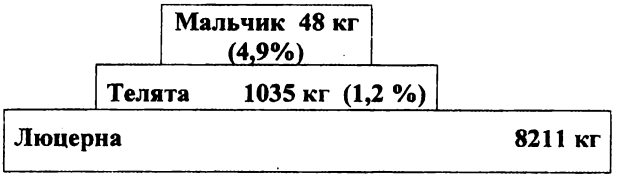
Пирамиды численности (рис.4.4) Их построение связано с подсчетом числа различных организмов на данной территории, сгруппированных по трофическим уровням. Для удобства количество организмов на данном трофическом уровне может быть представлено в виде прямоугольника, длина или площадь которого пропорциональна числу организмов, обитающих на данной площади (или в данном объеме, если это водная экосистема). После таких подсчетов становится очевидным, что численность животных прогрессивно уменьшается при переходе от первого трофического уровня к последующим. Фактически такая система плохо отображает действительность, поскольку

очень неравноценную роль: согласно такой системе, слон среди травоядных животных будет оцениваться так же, как и кузнечик, одной единицей, что явно абсурдно. Столь же абсурдно приравнивать друг к другу дуб, растущий в лесу, и находящуюся на его стволе микроскопическую водоросль. Наиболее приемлема пирамида, основывающаяся на биомассах.

Пирамида чисел



Пирамида биомассы



Пирамида энергии

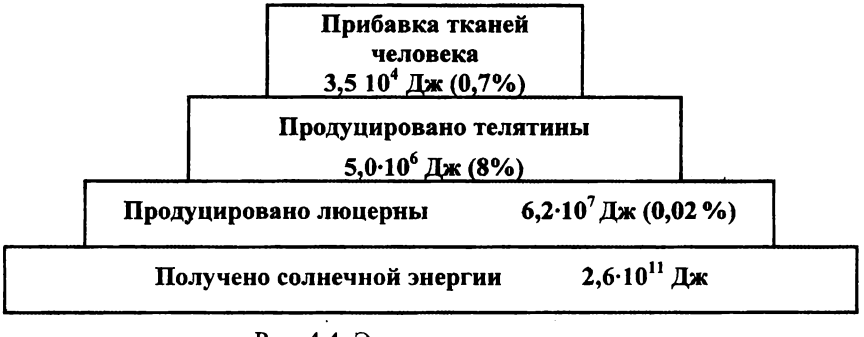


Рис. 4.4. Экологические пирамиды

Пирамиды биомассы (рис.4.4) В них учитывается суммарная масса ор-

Пирамиды биомассы (рис.4.4) В них учитывается суммарная масса организмов (биомасса) каждого трофического уровня. Определение биомасс включает не только учет численности, но и взвешивание отдельных особей, так что это более трудоемкий процесс. Таким образом, прямоугольники в пирамидах биомассы отображают массу организмов каждого трофического уровня, отнесенную к единице площади или объема. Термин "пирамида биомасс" возник в связи с тем, что в огромном большинстве экосистем масса первичных консументов, живущих за счет продуцентов, намного меньше массы продуцентов, а масса вторичных консументов, в свою очередь, значительно меньше массы первичных консументов. Пирамида биомасс, таким образом, складывается из 3-х прямоугольников, уменьшающихся в размерах снизу вверх. Изучение пирамид биомасс позволяет получить интересные сведения о составе и функционировании экосистем. Но подобное описание экосистемы все же остается чисто статистическим, отражает состояние биоценоза в данный момент и не учитывает фактор времени. Например, в водных планктонных сообществах пирамида биомассы иногда бывает перевернута. Фитопланктон иногда потребляется с такой быстротой, что его численность удерживается растительноядным зоопланктоном на низком уровне, таким образом, зоопланктон обладает большей биомассой, чем фитопланктон, которым он питается. Интенсивное выедание фитопланктона снижает его биомассу, но продуктивность (скорость возобновления биомассы) водорослей настолько велика, что при наличии оптимальных условий для роста они нередко могут обеспечивать пищей растительноядных животных, которые превосходят их по массе. Мы пришли к тому, что нас должна больше интересовать не масса на том или ином трофическом уровне, а химическая энергия, которая передается на следующий уровень.

Пирамиды энергии (рис. 4.4). Трофическая цепь в экосистеме - это одновременно энергетическая цепь, т. е. это упорядоченный поток передачи энергии Солнца от продуцентов ко всем остальным звеньям. Любое количество органического вещества соответствует некоторому количеству энергии. Эта энергия высвобождается при разрушении химических связей органических веществ. Академик Станислав Семенович Шварц назвал экосистему " машиной по трансформации вещества и энергии". Таким образом, наиболее идеальным способом отображения связей между организмами на разных трофических уровнях служит пирамида энергии, обладающая рядом преимуществ. Она отражает скорость образования биомассы (продуктивность) в отличие от пирамид численности и биомассы, которые описывают состояние организмов лишь в данный момент времени. Хотя пирамиды энергии наиболее полезны из трех типов экологических пирамид, но получать данные для этих построений труднее всего, т.к. при этом требуется больше измерений.

4.2.2. Видовая структура биоценоза

В биоценозах трофические уровни, как правило, представлены популяциями многих видов, имеющих различную численность. Наиболее многочисленные виды называют **доминантными,** и именно они имеют наибольшую биомассу и значимость для биоценоза. Так, облик лесного, либо степного биоценоза представлен одним или несколькими видами растений. В дубраве - это дуб, в бору - сосна, в ковыльно-типчаковой степи - ковыль и типчак. В лесу, состоящем из десятков видов растений, только один, или два из них дают до 90 % древесины. Виды, живущие за счет доминантов, получили название **предоминанты.** К примеру, в дубовом лесу таковыми являются кормящиеся на дубе насекомые, сойки, мышевидные грызуны.

В биоценозе есть и так называемые **эдификаторы.** Это строители сообщества, т. е. виды, создающие условия для жизни других видов данного биоценоза. Рассмотрим эдификаторную роль ели и сосны. Ель в таежной зоне образует густые, сильно затененные леса. Под пологом ее могут обитать только растения, приспособленные к условиям сильного затенения, повышенной влажности воздуха, кислых оподзоленных почв. Соответственно этим факторам в еловых лесах формируется и специфичное животное население. Следовательно, ель в данном случае выступает в роли мощного эдификатора, обусловливающего определенный биоценоз.

Большая часть видов, составляющих такой биоценоз, малочисленна, и они носят статус - **редкие виды.** Бывают ситуации, когда в биоценозе отсутствуют доминантные виды, а большинство видов, входящих в биоценоз характеризуются промежуточным обилием.

Все виды, слагающие биоценоз, в определенной степени связаны с доминирующими видами и эдификаторами. Внутри биоценоза формируются более или менее тесные группировки, комплексы популяций, зависящие либо от растений - эдификаторов, либо от других элементов биоценоза. Так создаются своеобразные структурные единицы биоценоза - консорции. Наиболее детально учение о консорциях разработали В. Н. Беклемишев и Л. Г. Раменский.

Консорция — это совокупность популяций организмов, жизнедеятельность которых в пределах одного биогеоценоза трофически или топически связана с центральным видом - автотрофным растением. Обычно в роли центрального вида выступает эдификатор - основной вид, определяющий особенности биоценоза. Популяции остальных видов консорции образуют ее ядро, за счет которого существуют виды, разрушающие органическое вещество, создаваемое автотрофами. Примером консорции может служить растение со всеми связанными с ним организмами (эпифиты, паразиты, вредители, симбионты).

Видовая структура характеризуется двумя показателями: **видовое богатство или видовое разнообразие**, отражающее общее число имеющихся видов, **и выровненность,** основанная на относительном обилии или другом показателе значимости вида и положении его в структуре доминирования.

Видовое разнообразие можно подразделить на два типа. **Структурное разнообразие** является следствием зональности, периодичности, пятнистости и других способов ранжирования территорий. **Генетическое разнообразие** обеспечивает поддержание генотипического полиморфизма и другой генотипической изменчивости, которая обусловлена адаптационной необходимостью природных популяций. В настоящее время широко известно, что уменьшение видового и генотипического разнообразия, очень часто происходит вследствие деятельности человека, ставя на грань риска возможность будущих адаптаций популяций входящих в состав как природных, так и искусственных биоценозов.

Человечество на протяжении всей своей истории за счет своей нерациональной деятельности уменьшает число окружающих его видов, увеличивая при этом численность «нужных» человеку видов, за счет распространения на больших площадях высокоурожайных сортов зерновых культур и лесных насаждений, не принимая в расчет, что снижает тем самым видовое и генетическое разнообразие. Для привлечения общественности и государственных органов к проблемам глобального снижения разнообразия создаются различные международные программы. Например, в программе, принятой в США, говорится о том, что «Биологическое разнообразие животных растений и микроорганизмов представляет собой фактор фундаментальной важности для выживания человечества. Термин «генетические ресурсы» можно определить как генетическое разнообразие, играющее решающую роль во все времена и для удовлетворения всех нужд общества».

Видовое богатство оценивается посредством индекса видового богатства, индекса Симпсона и индекса Шеннона.

Видовое разнообразие увеличивается с севера к экватору. Для северных широт и областей с четко выраженными сезонными явлениями характерно малое количество промежуточных или доминантных видов, представленных большим числом особей, и много редких видов, представленных малым числом особей. Во влажных тропиках, где практически нет смены сезонов, обычно насчитывается множество видов с низким относительным обилием (рис. 4.5). Число видов также возрастает при увеличении площади и вероятно также с увеличением эволюционного времени, в течение которого происходило видообразование на данной территории.

Увеличение разнообразия обусловлено также «краевыми эффектами», возникающими на границах между двумя контрастирующими по физическим

свойствам территориями, которые в конечном итоге определяют уникальность растительного покрова и животного мира.

Однако, как известно, видовая структура биоценоза характеризуется не только числом видов, входящих в его состав, но и их количественным соотношением - выровненность распределения относительной численности особей различных видов. Например, если в двух сравниваемых биоценозах растения представлены двумя видами и в каком-то из них 90 % особей принадлежит одному виду, тогда как в другом на долю особей каждого вида приходится по 50 %, то эти биоценозы будут сильно отличаться друг от друга.

Выровненность оценивают, как правило, посредством индекса выровненности Пиелу. Выровненность, как правило, высока и стабильна среди птиц, а различия этого показателя в разных сообществах и географических зонах определяются главным образом видовым богатством. У растений и фитопланктона выровненность в среднем низка, и оба компонента подвержены значительным изменениям.

Рис. 4.5. Широтный градиент числа видов гнездящихся птиц (Fischer, 1960)

Основная трудность при изучении видового разнообразия отчасти состоит в том, что часто исследователи имеют дело только с частью сообщества с какой-либо систематической группой или в лучшем случае с одним трофическим уровнем, сложностью выявления таксономического статуса вида и тем, что обычно удается проанализировать только небольшую выборку организмов. Для оценки разнообразия всего сообщества необходимо ввести «весовые» коэффициенты для каждого вида, например, по потокам энергии.

4.2.3. Пространственная структура биогеоценоза

Первоначальное заселение организмами той или иной территории определяется ее экологическими характеристиками и, прежде всего атмосферы, подстилающих горных пород, почвы и воды. Видовые популяции, входящие в состав биогеоценоза, располагаются не только на горизонтальной плоскости, но и по вертикали, благодаря чему любой биогеоценоз занимает трехмерное пространство. В ходе длительного эволюционного преобразования, приспосабливаясь к определенным абиотическим и биотическим условиям, живые организмы в итоге так разместились в биогеоценозе, что практически не мешают друг другу, т. е. их распределение носит ярусный характер.

Ярусность - это явление вертикального расслоения биоценозов на разновысокие структурные части. Ярус можно рассматривать как структурную единицу биоценоза, отличающуюся от других частей его определенными экологическими условиями и набором растений, животных и микроорганизмов. В каждом ярусе складывается своя система взаимоотношений составляющих компонентов.

Наиболее четко она выражена в растительных сообществах (фитоценозах). Благодаря ярусности различные растения, особенно их органы питания (листья, окончания корней), располагаются на разной высоте (или глубине) и поэтому легко уживаются в сообществе. Это способствует увеличению числа организмов на единицу площади, значительному ослаблению конкуренции между ними, более полному и разностороннему использованию условий среды.

Фитоценоз приобретает ярусный характер, при наличии в нем растений, различающихся по высоте. В лесу, например, нередко выделяется до 6 ярусов: I - деревья первой величины (ель, сосна, дуб, береза, осина); II - деревья второй величины (рябина, черемуха); III - подлесок из кустарников (лещина, бересклет, шиповник); IV - подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); V - низкие кустарнички и мелкие травы (водяника, клюква, кисличка); VI - мхи, напочвенные лишайники, печеночники.

Ярусно располагаются и подземные части растений. Корни у деревьев, как правило, проникают на большую глубину, чем у кустарников, ближе к поверхности располагаются корни мелких травянистых растений, а непосредственно на ней - ризоиды мхов. При этом в поверхностных слоях почвы корней значительно больше чем в глубинных.

Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат создают определенную среду для специфичных животных. В конечном итоге возникают группировки растений и животных - популяции тесно связанных между собой

организмов. В почвенном ярусе леса, заполненном корнями растений, обитают бактерии, грибы, насекомые, клещи, черви. В лесной подстилке среди разлагающихся растительных остатков, мхов, лишайников и грибов живут насекомые, клещи, пауки, множество микроорганизмов. Более высокие ярусы - травостой, подлесок - занимают растительноядные насекомые, птицы, млекопитающие и другие животные. При этом даже птицы, свободно передвигающиеся, обычно придерживаются строго определенного яруса. Особенно ярко это проявляется в гнездовой период.

Следовательно, ярусы в биоценозе различаются не только высотой, но и составом организмов, и той ролью, которую они играют в жизни всего сообщества. Одни и те же виды в одном сообществе в силу возрастных различий особей или частичного угнетения могут находиться весьма кратковременно в разных ярусах. Например, всходы ели, пока они маленькие, располагаются в нижних ярусах леса. Но по мере роста при благоприятных условиях ель займет свое место верхнем ярусе. Однако, зная экологию ели, ее даже в молодом возрасте нельзя относить к растениям нижних ярусов.

Следует отметить, что имеются и внеярусные организмы. Это лианы, различные эпифиты, паразиты, а так же многие животные, свободно переходящие из одного яруса в другой. Они затрудняют четкое выделение ярусов, что особенно выражено во влажных тропических лесах, структура которых чрезвычайно сложна.

Виды животных и растений разных ярусов в большинстве случаев существенно различаются по своему отношению к условиям среды. Закономерно, что растения каждого нижележащего яруса более теневыносливы, чем расположенные над ними. Связано это с тем, что освещение при переходе от верхних ярусов к нижним все более ослабевает и для световых растений становится недостаточным. При этом виды различных ярусов в биоценозе находятся в тесном взаимоотношении и взаимозависимости. Сильное разрастание верхних ярусов сообщества соответственно уменьшает густоту нижних, нередко вплоть до полного исчезновения слагающих их растений. Вместе с ними исчезает и животное население. С другой стороны, разреживание верхнего яруса по тем или иным причинам способствует усиленному развитию растений нижних ярусов, благодаря улучшению режима света влаги, тепла, а также повышению содержания минеральных веществ в почве. Не всегда верхний ярус доминирует над нижними. На верховом болоте, например, господствующая роль принадлежит сфагновому покрову.

Вертикальное распределение организмов в биоценозе обусловливает и определенную структуру в горизонтальном направлении. Такие структурные части биоценоза получили название **синузий.** Они образуются потому, что растения, распределяясь неравномерно, создают то большие, то меньшие скоп-

ления (сгущения), придают растительному покрову своеобразный мозаичный характер. Между ярусами (если они четко выражены, и в них ясно прослеживается специфичная система взаимоотношений слагающих его компонентов) и синузиями много общего.

В геоботанике **синузия рассматривается как структурная часть фитоценоза, характеризующаяся определенным видовым составом и эколого-биологическим единством входящих в нее видов.** Это, например, синузия сосны, синузия брусники, синузия зеленых мхов и другие синузии лесной зоны.

В лесу неравномерность древесного полога особенно сильно отражается на нижележащих ярусах - на их животном населении, почве, лесной подстилке, микробном составе, а также на климате. В этом случае синузии называются парцеллами. **Парцеллы** — это структурные части горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. В отличие от синузии и яруса, преимущественно геоботанических понятий, парцелла - комплексная единица, так как на правах участников обмена веществ и энергии в нее входят растения, животные, микроорганизмы, почва, атмосфера.

4.2.4. Экологические ниши

Как уже говорилось, каждый вид представлен в биоценозе конкретной популяцией. Ее положение в составе экосистемы определяется, с одной стороны, набором требований к абиотическим условиям, а с другой - комплексом связей с популяциями иных видов и формой участия в общих функциях биоценоза. Длительное существование в составе единого многовидового сообщества привело к эволюционному становлению такой системы взаимоотношений, при которой каждый вид пространственно и функционально занимает определенное положение в составе биоценоза. Это его положение рассматривается как **экологическая ниша вида**.

Представление об экологической нише было впервые высказано американским зоологом Дж. Гриннелом (1914), который подходил к этому понятию преимущественно с позиций места, занимаемого видовой популяцией в пространстве ("пространственная ниша" в более поздней терминологии), и в некоторой степени его биологических потребностей. Такой подход соответствовал натуралистическому, описательному аспекту экологических исследований того времени и представляет, по сути дела, аутэкологическую концепцию, мало связанную с изучением экосистемного уровня организации.

Гораздо более известна концепция Ч. Элтона (1927), который под понятием "экологическая ниша" подразумевал тип питания вида, т. е. его место в трофических цепях. Современное представление о трофической нише связано

именно с трактовкой Ч. Элтона.

В настоящее время общепринятой и наиболее полно отражающей суть экологической ниши является определение Дж. Хатчинсона (1957), который сформулировал это понятие как представление о всей сумме связей организмов данного вида с абиотическими условиями среды и с другими видами живых организмов. Согласно этой концепции - экологическая ниша представляет собой многомерное пространство ("гиперпространство"), по каждой из многочисленных осей которого отложены пределы требований вида к отдельным экологическим факторам. Объем многомерного пространства, соответствующего требованиям вида к среде, Дж. Хатчинсон назвал **фундаментальной нишей**, а реальное положение видовой популяции в конкретной экосистеме - **реализованной нишей**. Реализованная ниша, как правило, меньше фундаментальной, поскольку в каждом биоценозе часть подходящих для вида условий либо отсутствует, либо не может быть реализована в первую очередь из-за всегда имеющих место конкурентных взаимоотношений.

Во многих исследованиях понятие об экологической нише рассматривается с позиций выявления конкурентных отношений, а иногда даже как мера конкурентности. В частности, изучается проблема перекрывания ниш, а иногда и само понятие ниши связывается с "экологическим пространством" вида, в котором он не имеет конкурентов (А.М. Гиляров, 1978).

Жизненные формы организмов, занимающих одинаковые экологические ниши, могут быть причиной морфологического сходства представителей таксономически неродственных видов. Классический пример такого сходства "ихтиозавр - тунец - дельфин" объединяет быстро плавающих обитателей водных пространств.

Сложность общей структуры биоценоза ("количество ниш" в нем) существенно зависит от степени разнородности абиотической среды. Для животных аналогичное значение имеет и степень сложности фитоценоза - его видовой состав, ярусность и др. Чем сложнее условия, тем большее количество отличающихся по биологическим особенностям видов могут освоить данный биотоп. Соответственно возрастает биологическое разнообразие биоценоза, т. е. число занятых экологических ниш. Как правило, такое возрастание биологической сложности состава экосистем связано с уменьшением объема экологических ниш, т. е. с повышением экологической специализации видов. Иными словами, повышение уровня биологического разнообразия выражается в возрастании числа видов, из которых строится биоценоз, а уменьшение объема ниш каждого вида ведет к ограничению их численности. Немецкий эколог А. Тинеманн обобщил эту закономерность, отметив, что в благоприятных условиях высоко число видов, но каждый из них представлен относительно небольшим числом особей; в неблагоприятных условиях это соотношение меня-

ется на обратное ("правило числа видов и числа особей"). Аналогичная картина может возникать и в результате длительного эволюционного становления биоценозов: эволюция на снижение конкурентных отношений связана с возникновением специализации, т. е. с уменьшением объема ниши каждого вида и соответствующим снижением численности специализированных видов. Например, относительно молодые (сформировались в послеледниковый период) биоценозы тайги представлены древостоями немногих видов с огромным числом отдельных деревьев каждого вида, тогда как тропические леса отличаются обширным набором видов, каждый из которых насчитывает относительно малое число особей. То же относится к животному населению этих типов биоценозов. Известно выражение Уоллеса о том, что в тропических лесах легче за день поймать по одной бабочке ста видов, чем сто бабочек одного вида. Следует отметить, что "нишевая" структура биоценозов открывает возможность некоторой свободы в формировании сообщества: биологически сходные виды могут в известной степени замещать друг друга в разных экосистемах. Степень "жесткости" видового состава биоценозов, возможность замещения сходных ниш разными видами зависит от возраста данной экосистемы и связанного с ним становления сложных облигатных взаимосвязей между конкретными видами.

4.2.5. Пограничный эффект

Одним из важнейших признаков структурной характеристики биоценозов является наличие границ сообществ. Однако они очень редко бывают четкими. Обычно соседние биоценозы постепенно переходят один в другой. В результате образуется довольно обширная пограничная зона, отличающаяся особыми условиями. Например, границы между лесом и лугом, лесом и болотом, между лесами с различными видами - эдификаторами выражены хорошо. Однако когда озеро окружено болотом, переходящим в сухой лес, границы между озером и болотом, болотом и лесом передвигаются в связи с влажностью, которая обычно в течение сезона меняется. И даже, независимо от сезонного изменения условий, границы между этими биогеоценозами не будут резкими, поскольку растения и животные, характерные для каждого из них, проникают на соседние территории, создавая специфическую «опушку», пограничную полосу, называемую **экотоном.**

Пограничная зона между двумя биоценозами занимает промежуточное между этими сообществами положение, так как отличается от них температурным режимом, влажностью, освещенностью. В ней как бы переплетаются типичные условия соседствующих биоценозов. Иными словами, в переходной полосе произрастают растения, характерные для обоих биоценозов. Обилие их

привлекает сюда и разнообразных животных, так что пограничная зона, как правило, более богата жизнью, чем каждое из смежных сообществ.

Для экотонов характерны так называемые краевые воздействия примыкающих друг к другу биогеоценозов. Они возникают при взаимопроникновении сообществ. Данное явление получило название опушечного эффекта. На опушках наблюдается более быстрая смена растительности, чем в стабильном биоценозе. Так, на вырубках происходит порослевое восстановление леса, а часто полная перестройка растительного сообщества. Освободившиеся экологические ниши захватываются активно прорастающими растениями, вызывая обострение конкуренции между отдельными видами. В результате интенсивность животной и растительной жизни на опушках настолько возрастает, что колебания численности популяций выражены здесь гораздо резче, чем в девственном лесу. На опушках выше и плотность популяций по сравнению с соседними стациями.

4.3. Естественные и искусственные экосистемы

4.3.1. Экосистемы пруда и луга

Один из лучших способов начать изучение экологии - исследовать маленький пруд, лужайку или заброшенное поле, на примере которых удобно проанализировать основные черты экосистем и сравнить природу водных и наземных экосистем.

Абиотические вещества. Основные абиотические компоненты - это неорганические и органические соединения и отдельные элементы, например, вода, двуокись углерода, кислород, соли кальция, азота, серы и фосфора, аминокислоты, гуминовые кислоты и т. д. Небольшая часть жизненно важных элементов питания находится в растворе и непосредственно доступна организмам, но значительное их количество держится в запасе в виде нерастворенных частиц вещества, а также в самих организмах. По словам Хейеса (Hayes, 1951), пруд или озеро - это «не водная масса, содержащая элементы питания, как можно было бы думать, а равновесная система из воды и твердой фазы, причем при обычных условиях почти все элементы питания находятся в твердой фазе». Практически то же можно сказать и о комплексе почва – вода - биомасса, существующем в наземной экосистеме.

Скорость высвобождения элементов питания в раствор, поступление солнечной энергии, а также температурный цикл, долгота дня и другие климатические условия - таковы самые важные переменные, ежедневно регулирующие интенсивность функционирования всей экосистемы.

Продуценты. Продуцентов пруда можно подразделить на два главных типа: 1) укорененные или крупные плавающие растения (макрофиты), обычно

встречающиеся только на мелководье, и 2) мелкие плавающие растения, как правило, водоросли, называемые фитопланктоном (от греч. phyton - растение, plankton – блуждающий), которые распространены в толще воды на глубину проникновения света. При изобилии фитопланктона вода становится зеленоватой, в других случаях продуценты не заметны, случайный наблюдатель и неспециалист не подозревают об их присутствии. Тем не менее в больших глубоких прудах и озерах (а также в океанах) фитопланктон играет гораздо большую роль в производстве первичной продукции для всей экосистемы, чем укорененная растительность. В лугопастбищном, да и во всех наземных сообществах дело обстоит иначе: в них преобладают укорененные растения, но на почве и стеблях высших растений встречаются мелкие фотосинтезирующие организмы, такие, как водоросли, мхи и лишайники. Там, где эти субстраты увлажнены и освещены, микропродуценты вносят значительный вклад в органическую продукцию.

Макроконсументы. Первичные макроконсументы, или растительноядные животные питаются непосредственно живыми растениями или их частями. В пруду имеются два типа первичных макроконсументов: зоопланктон и бентос (донные формы), соответствующие двум типам продуцентов. В лугопастбищной экосистеме растительноядные животные также делятся на две размерные группы: мелкие - растительноядные насекомые и другие беспозвоночные и крупные - травоядные грызуны и копытные млекопитающие. Вторичные консументы, или плотоядные, такие как хищные насекомые и хищные рыбы в пруду и хищные насекомые, пауки, птицы и млекопитающие на лугу, питаются первичными консументами или другими вторичными консументами (становясь тем самым третичными консументами). Еще один важный тип консументов представлен детритофагами, которые существуют за счет «дождя» органического детрита, падающего из верхних автотрофных ярусов. Вместе с растительноядными детритофаги служат пищей для плотоядных. Многие, а возможно, даже и все детритоядные животные получают большую часть пищи, переваривая микроорганизмы, заселившие частицы детрита.

Сапротрофные организмы. Бактерии, жгутиковые и грибы распространены повсеместно, но особенно многочисленны эти организмы на поверхности раздела ила и воды (в пруду) и на границе подстилки и почвы в луговых экосистемах. Некоторые грибы и бактерии патогенны, т. е. поражают живые организмы, вызывая у них разные болезни, однако большинство поселяется только на мертвых организмах. Важную группу микроорганизмов составляют формы, образующие с растениями взаимно выгодные ассоциации; часто эти организмы становятся неотъемлемой частью корней и других органов растения. При благоприятных температурных условиях первые стадии разложения проходят быстро. Мертвые животные и растения сохраняются недолго и вско-

ре распадаются на части в результате совместного действия детритофагов и микроорганизмов. Часть содержащихся в них элементов питания высвобождается для повторного использования.

Структура и функции водных и наземных экосистем в принципе сходны, однако видовой состав и размеры трофических компонентов этих экосистем различны. Как уже отмечалось, наиболее резкое различие между экосистемами - в размерах зеленых растений. Наземные автотрофы обычно не так многочисленны, но они значительно крупнее водных (больше как размеры отдельных особей, так и биомасса на единицу площади). Контраст особенно разителен, если сравнить океан, где фитопланктон еще мельче, чем в пруду, и лес с его огромными деревьями. Сообщества мелководий прудов, озер, океанов, а также лугов и пустынь образуют переход между этими двумя крайностями. Фактически и всю биосферу можно рассматривать как широкий градиент экосистем от глубоких океанов до больших лесов.

Наземные автотрофы используют значительную часть своей производительной энергии на построение опорной ткани, которая необходима в связи с тем, что плотность (а значит, и поддерживающая способность) воздуха значительно меньше, чем воды. В опорных тканях в большом количестве содержится целлюлоза и лигнин (древесина), а поскольку на их поддержание требуется мало энергии, они почти не используются консументами. В соответствии с этим наземные растения играют большую роль в общей структуре наземной экосистемы, чем водные в воде, а интенсивность их метаболизма в расчете на единицу объема или массы намного ниже.

Благодаря массивной структуре наземные растения образуют большие количества устойчивого волокнистого детрита (листовой спад, отмершая древесина), скапливающегося в гетеротрофном ярусе. В фитопланктонной системе, наоборот, «дождь детрита» состоит из мелких частиц, которые легче разлагаются и потребляются мелкими животными. Поэтому следует ожидать, что популяции обитающих в почве сапротрофных микроорганизмов будут многочисленнее, чем в донных осадках под открытой водой.

4.3.2. Искусственные экосистемы

4.3.2.1. Город как гетеротрофная экосистема

В современных условиях деятельность человека преобразует природные биогеоценозы. На смену им приходят посевы и посадки культурных растений. Так формируются особые вторичные агробиогеоценозы, количество которых на Земле увеличивается. Вторичными экосистемами являются не только сельскохозяйственные поля, но и полезащитные лесные полосы, пастбища, пруды и водохранилища, каналы и т.д. Они отличаются от естественных экосистем следующими особенностями:

- пониженным разнообразием входящих в них видов, но высокой их численностью;
- вторичные экосистемы поддерживаются человеком посредством больших энергетических затрат, природные экосистемы таких дополнительных вложений энергии не получают;
- в естественном биогеоценозе действуют механизмы, поддерживающие количественное соотношение особей разных видов. В результате устанавливается динамическое равновесие, поддерживающее наиболее выгодные количественные пропорции составляющих его компонентов. В искусственных агроценозах нет подобных механизмов, там человек полностью взял на себя заботу по регулированию взаимоотношений между видами (искусственный отбор).

Город, особенно промышленный, - неполная гетеротрофная экосистема, получающая энергию, пищу, волокнистые соединения и другие вещества с больших площадей, находящихся за его пределами. Город отличается от природной гетеротрофной экосистемы:

- гораздо более интенсивным обменом веществ, для чего требуется большой приток концентрированной энергии извне (в наше время поступающей в виде горючих ископаемых);
- большими потребностями в поступлении веществ извне, например, металлов для торговли и промышленности, не считая тех металлов, которые необходимы для поддержания жизни;
- более мощным и более ядовитым потоком отходов, многие из которых - синтетические соединения, более токсичные, чем естественное сырье, из которого они получены.

Сейчас даже в засушливых районах большинство городов имеет широкий зеленый пояс или включает в себя автотрофный компонент: деревья, кустарники, травяные газоны, а часто озера и пруды; органическая продукция этого зеленого компонента не играет заметной роли в снабжении механизмов и людей, столь плотно населяющих город. Без огромных поступлений пищи, горючего, электричества и воды механизмы (автомобили, фабрики и т.д.) прекратили бы работу. Люди бы вскоре погибли от голода, либо покинули город. Конечно, городские леса, луга и парки представляют собой огромную эстетическую и рекреационную ценность; они смягчают колебания температуры в городе, уменьшают шумовое и другие загрязнения, предоставляют местообитания певчим птицам и другим мелким животным.

Рост городов в последние полвека изменил лик земли, по-видимому, сильнее, чем все другие виды деятельности человека за всю историю. Даже в развивающихся странах города растут гораздо быстрее, чем общая численность населения. Площадь суши, занятая городами, не так уж велика - всего 1 -

5 % в разных районах мира. Но, воздействуя на свои обширные среды на входе и выходе, города изменяют природу водных путей, лесов и полей, не говоря уж об атмосфере и океанах. Город может влиять на удаленный от него лес не только непосредственно загрязнением воздуха или изъятием продуктов леса, но и косвенно, заменяя принципы естественного лесоводства. Например, большой спрос на бумагу и изделия из нее оказывает очень сильное экономическое давление, под действием которого естественные леса, состоящие из деревьев разных пород и разного возраста, превращаются в плантации деревьев одного вида и возраста, специально предназначенные для переработки в бумажную массу.

Образующиеся в результате функционирования города тепло, пыль и другие вещества, загрязняющие воздух, заметно изменяют климат городов по сравнению с климатом окружающей местности. Как правило, в городах теплее, в них повышена облачность, меньше солнечного света, больше тумана, чем в прилежащей сельской местности.

Слабозаселенные, удаленные от города районы могут подвергаться сильному их влиянию, т.к. из таких районов в города поступают продукты питания, вода и другие материалы. Кроме того, влияние загрязнения воды и воздуха может ощущаться очень далеко от города.

В развивающихся странах города характеризуются менее интенсивным обменом веществ, соответственно меньшим потреблением энергии и менее обширными средами на входе и выходе. Но отсутствие в этих городах очистных сооружений для бытовых и промышленных стоков часто приводит к более сильному воздействию на окружающую природу, чем это наблюдается в окрестностях городов в технически развитых районов мира.

Современный город - паразит своего сельского окружения. При существующем способе хозяйствования город не производит или почти не производит пищи или других органических веществ, не очищает воздух и почти не возвращает в круговорот воду и неорганические вещества. Город теоретически находится в симбиотических отношениях с окружающей местностью, поскольку производит товары и услуги, деньги и культурные ценности, обогащая всем этим сельское окружение и получая взамен так же товары и услуги.

Город не имеет, какой то особой "экологии", ограниченной от экологии окружающей сельской местности. Социологи слишком часто полагают, что экология города как наука занимается изучением взаимодействия человека и среды только в застроенной части города. Это слишком узкое понимание. Т.к. город можно считать экосистемой в полном смысле слова только в том случае, если мы учитываем его обширные среды на входе и на выходе. Одно из имеющихся препятствий для такого разумного подхода - давно укоренившееся политическое разделение между городом и сельской местностью.

4.3.2.2. Агроэкосистемы

Агроэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы), как и экосистема города, зависят в своих энергетических потребностях от удаленных от них районов, и отходы этих систем также могут влиять на удаленные районы. В отличие от городов неотъемлемую часть агроэкосистем составляет автотрофный компонент, или зеленый пояс. Агроэкосистемы отличаются от естественных, таких как озера, леса и т.д., в основном тремя особенностями:

- они получают находящуюся под контролем человека вспомогательную энергию, дополняющую солнечную; эта вспомогательная энергия поступает в виде мышечных усилий человека и животных, удобрений, работы машин, действующих на горючем и т.д.;
- разнообразие организмов резко снижено, чтобы максимизировать выход какого-то одного продукта (пищевого и т.д.)
- доминирующие виды растений и животных подвергаются действию искусственного, а не естественного отбора. Как при любом интенсивном землепользовании определенным выгодам сопутствуют и некоторые потери: эрозия почвы, загрязнение из-за сноса удобрений в водоемы, высокая стоимость горючего, повышенная чувствительность к изменениям погоды или вредителям.

Примерно 10 % свободной ото льда суши - это пахотные земли, в основном бывшие природные степи, прерии и леса и в меньшей степени пустыни и болота. Еще 20 % суши занимают пастбища, предназначенные для производства не растительной, а животной пищи. Таким образом, сельское хозяйство занимает около 30 % площади суши. Анализ продовольственной ситуации в мире приводит к выводу, что сейчас используются все лучшие земли, т.е. земли, легче всего подверженные обработке при современном состоянии техники. Дополнительное использование менее пригодных земель потребует очень больших затрат и возможно разработки новых типов агроэкосистем.

Другими словами, агроэкосистемы организуются и управляются таким образом, чтобы направлять как можно больше энергии солнечного света или какой-либо другой на производство продуктов питания. Однако следует отметить, что даже хорошо приспособленные системы не могут производить достаточно избыточных продуктов питания, чтобы прокормить огромные города; это возможно только при обширных сельскохозяйственных площадях и высокой эффективности средств доставки, сохранения и складирования пищи. Кроме того, как может засвидетельствовать любой опытный садовод-любитель, сам производящий для себя продукты питания (с небольшим излишком для угощения соседей, продажи или обмена), такие системы требуют затраты большого количества "человеко-часов". Таким образом, не индустриализованное сельское хозяйство эффективно сберегает энергию, но оно менее

продуктивно в пересчете на количество продуктов питания, производимых одним фермером, и, как правило, дает меньший урожай на единицу площади, чем интенсивное механизированное сельское хозяйство. Т.е. выигрывая в чем-то одном, мы проигрываем в другом, ничто не дается нам даром. Механизированное земледелие выгодно использует сравнительно недорогое топливо, удобрения и другие химические соединения, достижения науки и техники. Урожай таких агроэкосистем, которые занимают 40% пахотных земель мира, дал хотя бы временную передышку в отчаянной гонке между ростом численности населения и производством пищи. Но стоимость энергоресурсов растет, и растет число стран, неспособных прокормить себя и вынужденных ввозить продукты питания из нескольких стран мира, имеющих излишки для экспорта, так что положение начинает становиться угрожающим.

Думая о давлении человека на окружающую среду и ресурсы, нельзя забывать, что сельскохозяйственных животных в мире гораздо больше, чем людей, и они потребляют примерно в пять раз больше калорий, чем люди. Отношение численности сельскохозяйственных животных к численности населения наиболее велико в Новой Зеландии - около 37 животных на душу населения. Таким образом, хотя демографы приводят Новую Зеландию как пример страны с низкой плотностью населения, люди, содержа большие стада овец, наносят значительный ущерб природным экосистемам.

4.4. Энергетическая классификация экосистем и их продуктивность

Поскольку энергия - исходная движущая сила всех экосистем, как сконструированных человеком, так и природных, логично принять энергию за основу для классификации экосистем. На этой основе выделяют 4 типа экосистем:

1. Природные системы, движимые Солнцем, не субсидируемые. Приток энергии в такие системы составляет приблизительно (1 000 - 10 000 ккал/м^2)

Они совсем или почти не получают дополнительной энергии, помимо солнечного света. К числу таких экосистем можно отнести открытые океаны, высокогорные леса. Все они получают мало энергии и имеют низкую продуктивность. Хотя мощность природных экосистем, относящихся к этой категории, не очень впечатляет, и они не способны поддерживать высокую плотность населения, но такие экосистемы крайне важны, т.к. занимают огромные площади (одни лишь океаны покрывают 70 % земного шара). Именно здесь ежедневно очищаются большие объемы воздуха, возвращается в оборот вода, формируются климатические условия и т.д. Кроме того, в качестве побочного продукта без всяких затрат со стороны человека здесь производится некоторая доля пищи и волокнистых материалов, необходимых человеку. Кроме того, не

поддается учету эстетическая ценность беспредельного океанического пейзажа и величие нетронутого леса, а также потребность в зеленых открытых пространствах.

Если, помимо солнечного света, могут быть использованы дополнительные источники энергии, мощность экосистемы может быть значительно повышена. Дополнительная энергия (энергетическая субсидия) - это энергия из вспомогательного источника, сокращающая расходы на само поддержание экосистемы и тем самым увеличивающая то количество солнечной энергии, которое может быть превращено в органическую продукцию. Источники дополнительной энергии могут быть естественными или искусственными. Соответственно выделяют два типа экосистем, движимых Солнцем с естественными и искусственными энергетическими субсидиями.

2. Природные, движимые Солнцем, субсидируемые другими естественными источниками (дождевые леса). (10 000 – 40 000 ккал/м^2).Это природные высокопродуктивные экосистемы, которые производят излишки органического вещества, которое может выноситься в другие системы или накапливаться

Прибрежная часть эстуария (некоторые тропические леса) - пример природной экосистемы с дополнительной энергией приливов, прибоя и течений. Организмы здесь приспособились использовать энергию приливов, поэтому эстуарии более плодородны, чем, например, прилегающий к ним участок суши или пруд, не имеющий таких преимуществ.

3. Движимые Солнцем и субсидируемые человеком
(10 000 - 40 000 ккал/м^2).

Человек давно научился изменять природу и использовать вспомогательные источники энергии для получения собственной выгоды. Наземные и водные агроэкосистемы - примеры систем, движимых солнцем и субсидируемых человеком. Высокие выходы продукции поддерживаются большими поступлениями энергии топлива (а при более примитивных системах сельского хозяйства - энергией мышечных усилий человека и животных). Эта энергия тратится на возделывание, орошение, удобрение, селекцию, борьбу с вредителями. Как удачно выразился Одум (1971), хлеб, рис, кукуруза и картофель, которые человечество использует в пищу, "частично сделаны из нефти". Вот почему горючее или другая аналогичная вспомогательная энергия совершенно необходимы для производства продуктов питания.

4. Индустриально-городские, движимые топливом (ископаемым или ядерным) (100 000 - 3 000 000 ккал/м^2) .Экосистема, движимая топливом, называется также индустриально-городской. Здесь высококонцентрированная потенциальная энергия топлива не просто дополняет, а заменяет солнечную энергию. При современных методах ведения городского хозяйства солнечная

энергия в самом городе не только не используется, но становится дорогостоящей помехой, т.к. она нагревает бетон, способствует образованию смога. Подавляющую часть пищи в эти экосистемы ввозят извне. По мере роста цен на горючее города могут в большей степени использовать солнечную энергию. Возможно, возникнет новый тип экосистемы - экосистема города, движимого солнцем с вводом вспомогательной энергии горючего. Наиболее важное свойство экосистем, движимых горючим - это огромная потребность в энергии плотно населенных индустриально-городских районов; она, по меньшей мере, на 3 порядка больше того потока энергии, который поддерживает жизнь в естественных или полуестественных экосистемах, движимых Солнцем. Вот почему множество людей могут жить на небольшой площади города. Подсчитано, например, что в США на домашнее хозяйство, промышленность, торговлю, транспорт и другие виды деятельности человеком расходуется в 86 раз больше энергии, чем требуется для физиологических нужд (т.е. для функционирования организма).

Изучая продуктивность в экосистемах, мы имеем дело с потоками энергии между ее различными компонентами. Консументы, питаясь органическим веществом продуцентов, получают от них энергию, частью идущую на построение собственного тела и связывающуюся в молекулах соответствующих химических соединений, а частью расходующуюся на дыхание, теплоотдачу, выполнение движений в процессе поиска пищи, спасения от врагов и т.д. Т. о. в экосистеме имеет место непрерывный поток энергии, заключающийся в передаче ее от одного пищевого уровня к другому. В силу второго закона термодинамики, этот процесс связан с рассеянием энергии на каждом последующем трофическом уровне, т.е. с ее потерями. Это рассеяние все время компенсируется поступлением энергии от Солнца. В процессе жизнедеятельности сообщества создается и расходуется органическое вещество. Это значит, что каждая экологическая система обладает определенной продуктивностью (рис. 4.6). **Продуктивность** - скорость образования биомассы (вещества). **Первичная (основная) продуктивность** экосистемы - скорость образования органического вещества (накопления энергии) продуцентами в процессе фотосинтеза. Например, если за год в результате фотосинтеза растительные организмы леса образовали 5 т органического вещества на 1 га, то это и будет общая, или, как говорят, валовая первичная продуктивность. Однако в процессе жизнедеятельности растений часть созданного вещества расходуется на дыхание, и, следовательно, в единицу времени на единице площади накапливается меньше биомассы, чем ее было создано. Скорость накопления органического вещества за вычетом того вещества, которое израсходовано на дыхание (и другие процессы жизнедеятельности растений), называется **чистой первичной продуктивностью**. Эта энергия, которую могут использовать организмы следующих тро-

фических уровней.

При поедании одних организмов другими пища (вещество и энергия) переходит с одного трофического уровня на следующий, непереваренная часть пищи выбрасывается (экскременты). Животные, как и растения, теряют часть

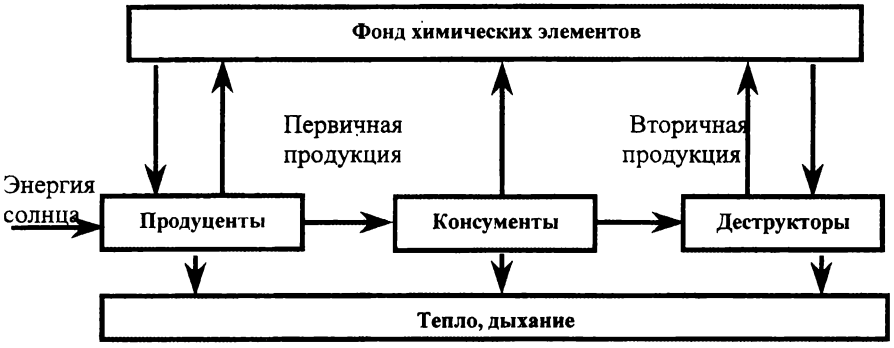


Рис.4.6. Схема круговорота вещества и энергии в экосистеме

энергии при дыхании. Энергия, оставшаяся после потерь, связанных с процессами дыхания, пищеварения и экскреции, идет на рост, поддержание жизнедеятельности и размножение. Количество органического вещества, накопленного гетеротрофными организмами, называется I вторичной продуктивностью. В каждом звене пищевой цепи часть энергии теряется (рис. 4.3). Т.о., длина пищевой цепи определяется размерами этих потерь. Вторичная продуктивность очень низка: при передаче от каждого предыдущего звена трофической цепи к последующему теряется 90-99 % энергии. Энергия, теряющаяся при дыхании, не передается другим организмам. Энергия, заключенная в отходах обмена веществ, передается детритофагам и редуцентам и таким образом не теряется для экосистемы. Детритные пищевые цепи начинаются с мертвых организмов и отмерших частей растений (опавших листьев, ветвей). Доля чистой первичной продукции, переходящей прямо в детрит и в пищевые цепи редуцентов в разных экосистемах неодинакова.

В лесной экосистеме большая часть первичной продукции поступает в детритные цепи, а не в пастбищные. Однако в морских экосистемах и на интенсивно используемых пастбищах больше половины первичной продукции может поступать в пастбищную пищевую цепь.

Чем же определяется продуктивность экосистемы? От каких процессов

она зависит?

В любой экосистеме происходит образование биомассы и ее разрушение, причем эти процессы всецело зависят и определяются жизнедеятельностью растений-продуцентов. Все остальные организмы только потребляют уже созданное растениями органическое вещество, и, следовательно, от них не зависит общая продуктивность. Что касается растительных организмов, то в зеленых тканях осуществляется два параллельных, но противоположных процесса - фотосинтез и дыхание. При фотосинтезе вещество создается, энергия накапливается, а при дыхании часть накопленных веществ и энергии расходуется.

Понятно, что если в экосистеме процессы накопления вещества преобладают над процессами дыхания (или др. процессами жизнедеятельности), то биомасса и энергия возрастают. Если же в процессе жизни или потребления последующими звеньями пищевой цепи расходуется больше вещества, чем создается растениями, то запасы биомассы убывают. В водных экосистемах толща воды сильнее препятствует проникновению солнечных лучей, чем атмосферный воздух. По мере увеличения глубины процессы фотосинтеза ослабляются и постепенно уравниваются с процессами дыхания (пирамида биомассы здесь имеет перевернутую форму).

Продуктивность различных экосистем неодинакова и зависит от ряда факторов, в первую очередь от климатических (температура, влажность). Это учитывается при освоении территорий, например, под сельскохозяйственное пользование. Наиболее продуктивны экосистемы в пределах приливно-отливных зон (их называют эстуариями), в устьях рек, а также заливных лугов. Минимально продуктивны экосистемы пустынь, для которых дефицит влаги лимитирует развитие низшего трофического уровня, а также открытые воды океанов, где при избытке воды объем органических веществ сравнительно низок.

Одна из причин, которые побуждают изучать поток энергии, проходящий через экосистему, - это возможность применения полученных знаний для удовлетворения потребностей человека в пище и энергии. Научный анализ позволяет оценивать эффективность традиционных методов агротехники и вносить в них усовершенствования с целью повышения выхода продукции.

Поскольку на каждом трофическом уровне происходит потеря энергии, ясно, что для всеядных организмов (и в том числе для человека) наиболее эффективный способ извлечения энергии из экосистемы - потребление растительной пищи. Однако необходимо учитывать и другие факторы, к примеру, животный белок содержит больше незаменимых аминокислот, хотя некоторые бобовые культуры (например, соя) лишь незначительно уступают ему по своей ценности. Кроме того, растительный белок переваривается труднее, чем животный, т.к. прежде чем извлечь его необходимо разрушить жесткие клеточ-

ные стенки. Наконец, существует немало экосистем, где животные добывают пищу на большой территории, где было бы трудно выращивать культурные растения или собирать их урожай (таковы, например неплодородные земли, на которых пасутся овцы в Британии, северные олени в Шотландии, канны в Восточной Африке).

4.5. Основные типы природных экосистем и их энергетика

Биом – (от греческого bios – жизнь и лат. oma – совокупность), совокупность различных групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно – географической зоне, например, в тундре, в лиственных лесах и т.д.

Живая оболочка Земли непрерывно поглощает энергию. Наиболее сложный путь солнечной энергии лежит через живую материю, где ей приходится выступать в форме энергии химических реакций и биологических процессов. Но рано или поздно через любые преобразования солнечная энергия, пришедшая на Землю, уходит в мировое пространство в виде тепла, И только непрерывная деятельность Солнца обеспечивает жизнь на Земле.

Наземные биомы:

Тундра: арктическая и альпийская; бореальные хвойные леса; листопадные леса умеренной зоны; степь умеренной зоны; тропические саванны; чапараль - районы с дождливой зимой и засушливым летом; пустыни; вечнозеленые тропические леса

Пресноводные экосистемы:

Стоячие воды (озера, пруды); текучие воды (реки, ручьи), заболоченные угодья (болота и болотистые леса)

Морские экосистемы:

Открытый океан; воды континентального шельфа (прибрежные воды); прибрежные заливы, проливы, бухты.

Рис. 4.5. Классификация экосистем по биомам

4.5.1. Биомасса и первичная продукция естественных фитоценозов

Биомасса - это выраженное в единицах массы или энергии количество живого вещества живых организмов, приходящееся на единицу площади или объема. Для сопоставимости параметров биомассы разных организмов ее выражают в единицах сухого вещества. Совокупная масса организмов, присутствующих в различных экосистемах Земли (наземных и водных), приведена ни-

же.

Потоки энергии от некоторых естественных и антропогенных процессов (приведенные данные - средние значения за длительное время для всей поверхности Земли).

Источник энергии	кВт/м^2
Поток энергии от Солнца, падающий на поверхность Земли	$1{,}4 \cdot 10^6$
Мощность солнечного излучения, поглощаемого Землей	$1{,}5 \cdot 10^5$
Испарения и конвекция	$1 \cdot 10^5$
Мощность, выделяемая в центре циклона	$2 \cdot 10^4$
Потребление энергии в крупном промышленном районе (Рурский бассейн, ФРГ)	$2 \cdot 10^4$
Фотораспад озона	$1{,}0 \cdot 10^4$
Уровень производства энергии, при котором температура поверхности Земли повысится на 1	$5 \cdot 10^3$
Потребление энергии в стране с высокой плотностью промышленных предприятий (данные по Японии)	$2 \cdot 10^3$
Фотораспад молекулярного кислорода в атмосфере с образованием озона	200
Фотосинтез	200
Поток тепла из недр Земли	60
Потребление энергии искусственного происхождения	20
Свечение ночной атмосферы	3
Землетрясения	0,3
Извержение вулканов	0,3
Образование связанного азота в природе (деятельность бактерий)	0,240
Промышленное производство связанного азота	0,120
Образование горючих ископаемых в недрах Земли	0,030
Поддержание естественного количества окиси азота в атмосфере	0,003
Электрический ток в атмосфере	0,001

Еще одним важнейшим показателем автотрофного звена экосистем является первичная продукция, представляющая собой биомассу подземных и надземных органов, а также энергию и летучие биогенные вещества, произведенные автотрофной растительностью на единицу площади за единицу времени. Выражается обычно в граммах биомассы на 1 га за год. Первичной валовой продукцией называют суммарную продукцию фотосинтеза (суммарную ассимиляцию), включающую, следовательно, и вещество, сжигаемое при дыхании за период наблюдения. Чистая первичная продукция, или видимый

за период наблюдения. Чистая первичная продукция, или видимый фотосинтез - это скорость накопления создаваемого органического вещества сверх того, которое затрачено на дыхание; чистая продукция - вещество, которое можно взвесить при уборке урожая.

4.6. Круговорот вещества и энергии в экосистеме

Процессы фотосинтеза органического вещества из неорганических элементов продолжаются сотни миллионов лет. Но поскольку Земля - некоторое конечное физическое тело, то любые химические элементы (в чистом виде или в виде соединений) также физически конечны. За миллионы лет их ассимиляции фотосинтетиками они должны, казалось бы, оказаться исчерпанными, полностью связанными в мертвой органике, превратиться в косную материю. Однако этого не происходит. Более того, человек постоянно стремится к интенсификации этого процесса, повышая продуктивность создаваемых им экологических систем.

Таблица 2

Биомасса основных экосистем земного шара, кг/м^2

Экосистема	Площадь, 10^6, км^2	Колебания, кг/м^2	В среднем, кг/м^2	Мировая величина, кг/м^2
Пустыни и полупустыни	18,0	0,1-4	0,7	13
Сухие пустыни, скалы, пески, ледники и т. п.	24,0	0-0,2	0,02	0,5
Культивируемые земли	14,0	0,4-12	1	14
Болота	2,0	3-50	15,0	30
Озера и водотоки	2,0	0-0,01	0,02	0,05
Материковые экосистемы в целом	149		12,3	1837
Открытый океан	332,0	0-0,005	0,003	1
Зоны апвеллинга	0,4	0,005-0,1	0,02	0,1
Континентальный шельф	26,6	0,001-	0,01	0,27
Заросли водорослей и рифы	0,6	0,04	2	1,2
Эстуарии	1,4	0,04-4	1	1,4
Морские экосистемы в целом	361	0,01-6 -	0,01	3,9
Общая биомасса Земли	510	-	3,6	1841

Как писал В.Р. Вильямс, единственный способ придать чему-то конечному свойства бесконечного - это заставить конечное вращаться по замкнуто-

му циклу, т.е. вовлечь его в круговорот. Действительно, все вещества на нашей планете находятся в процессе биохимического круговорота. Выделяют два основных круговорота: большой (геологический) и малый (биотический). Большой круговорот длится сотни тысяч или миллионы лет. Он заключается в том, что горные породы подвергаются разрушению, выветриванию, а продукты выветривания, в том числе растворимые в воде питательные вещества, сносятся потоками воды в Мировой океан. Здесь они образуют морские напластования и лишь частично возвращаются на сушу с осадками, с извлеченными человеком из воды организмами. Крупные медленные геотектонические изменения, процессы опускания материков и поднятия морского дна, перемещения морей и океанов в течение длительного времени приводят к тому, что эти напластования возвращаются на сушу, и процесс начинается вновь.

Малый круговорот, являясь частью большого, происходит на уровне биогеоценоза. Он заключается в том, что питательные вещества почвы, вода, углерод аккумулируются в веществе растений, расходуются на построение тела и жизненные процессы как их самих, так и организмов - консументов. Продукты распада органического вещества почвенной микрофлорой и мезофауной (бактерии, грибы, черви, моллюски, насекомые, простейшие и др.) вновь разлагаются до минеральных компонентов, опять-таки доступных растениям и вновь вовлекаемых ими в поток вещества.

Круговорот химических веществ из неорганической среды через растительные и животные организмы обратно в неорганическую среду с использованием солнечной энергии химических реакций носит название **биогеохимического цикла.**

Таким образом, круговороты всех биогенных элементов происходят в природе на уровне биогеоценоза. От того, насколько регулярно осуществляется круговорот любого элемента, зависит продуктивность биогеоценоза, что имеет особое значение для сельскохозяйственного производства и выращивания лесов. Так, в кислых средах, характерных для торфяных почв, фосфор связывается в комплексы с алюминием, железом, марганцем и становится недоступным для растений. В этом состоит причина низкой продуктивности торфяных почв. В сельском хозяйстве применяется известкование почв с целью снижения их кислотности, повышения доступности фосфора растениям.

Вмешательство человека так или иначе нарушает процессы круговорота. Например, вырубка лесов или повреждение ассимиляционного аппарата растений промышленными выбросами приводит к снижению интенсивности усвоения углерода. Избыток органических элементов в воде вследствие поступления в нее промышленных стоков приводит к эвтрофикации водоемов и перерасходу растворенного в воде кислорода, что исключает возможность существования здесь аэробных организмов. Сжигая ископаемое топливо, фиксируя атмо-

сферный азот в продуктах производства, связывая фосфор в детергентах, человек как бы замыкает на себя круговорот элементов, что нередко вынуждает его полностью управлять химией окружающей среды.

В отличие от скорости большого (геологического) круговорота скорость круговоротов (или время переноса) биогенных элементов значительно меньше. Считается, что время переноса атмосферного углерода составляет около 8 лет, так как ежегодно в наземных экосистемах в круговорот вовлекается примерно 12 % содержащегося в воздухе диоксида углерода. Общее время круговорота азота оценивается более чем в 110 лет, кислорода - в 500 лет.

4.7. Развитие и эволюция экосистемы

4.7.1. Сукцессия экосистемы

Экосистема испытывает медленные изменения во времени, имеющие последовательный характер. Эти изменения в первую очередь касаются биоценоза (сообщества) т.е. живого компонента экосистемы. Структура сообщества создается постепенно в течение определенного времени.

Пример развития сообщества - заселение организмами обнаженной горной породы на недавно образовавшемся вулканическом острове. Деревья и кустарники не могут расти на голой скальной породе, т.к. здесь нет необходимой для них почвы.

1. Однако водоросли и лишайники разными способами попадают на такие территории и заселяют их, образуя пионерные сообщества.
2. Постепенное накопление отмерших и разлагающихся организмов и эрозия горной породы в результате выветривания приводят к формированию слоя почвы, достаточного, для того чтобы здесь могли поселиться более крупные растения, такие как мхи, папоротники.
3. За этими растениями последуют еще более крупные и требовательные к питательным веществам формы – это семенные растения, включая травы, кустарники, деревья.
4. В животном мире этих сообществ тоже происходит смена одних видов другими, в значительной степени обусловленная сменой растительности (рис.4.8).

Такую последовательную смену одного биоценоза другим называют экологической сукцессией (лат."сукцедо" - следую). Завершающее сообщество - устойчивое, самовозобновляющееся и находящееся в равновесии со средой, называется климаксным сообществом.

Сукцессия, начинающаяся на участке, который прежде не был занят (например, на потоке застывшей лавы), называется первичной сукцессией, тогда как сукцессия, начинающаяся на площади, с которой удалено прежнее сообщество (например, на лесной вырубке или заброшенном поле), называется вторичной

сукцессией. Вторичная сукцессия может начинатся на любом этапе первичной сукцессии, но, как правило, со стадий «травянистые растения» или «древесные кустарники».

Мы уже не раз подчеркивали, что экосистема - это не «сверхорганизм», тем не менее между развитием экосистемы, развитием организмов, а также развитием человеческого общества существует множество параллелей.

Описательные исследования сукцессий на песчаных дюнах, в степях, лесах, на морских берегах или в других местах наряду с более новыми функциональными исследованиями позволили построить ряд теорий, частично объясняющих процесс развития и его причины. Одум и Пинкертон (Odum, Pinkerton, 1955), опираясь на сформулированный Лоткой (Lotka, 1925) «закон максимума энергии в биологических системах», впервые указали на то, что сукцессия связана с фундаментальным сдвигом потока энергии в сторону увеличения количества энергии, направленной на поддержание (дыхание) системы, по мере того, как накапливаются биомасса и органическое вещество.

Позднее Маргалеф (Margalef, 1963, 1968) подкрепил эту концепцию об энергетических основах сукцессии фактическими данными и расширил ее. В последние 15 лет интенсивно обсуждается роль, которую играют межпопуляционные взаимодействия в формировании последовательности смены видов, характерном признаке экологической сукцессии (Connell, Slayter, 1977; Mackintosh, 1980).

Согласно современным представлениям климакс формируется под влиянием всех физических факторов, причем один или несколько из них могут доминировать (например, почва, климат, пожары). Сообщество считается настоящим климаксным если оно устойчиво длительный период времени. К типичным наземным климаксным сообществам относятся листопадные леса. Они отличаются большим видовым богатством (4 тыс. видов). Одна из причин такого богатства - сложная структура лесного сообщества с большим числом ниш и микроместообитаний.

В климаксном сообществе в отличие от развивающихся стадий и других переходных сообществ годовая продукция и «импорт» уравновешиваются годовым потреблением и «экспортом». Удобно, хотя и несколько произвольно, различать для данной области: единственный региональный, или климатический, климакс, находящийся в равновесии с общими климатическими условиями, и различное число локальных, или эдафических, климаксов, которые представляют собой модификации стационарных состояний, соответствующие особым местным условиям субстрата. В тех местах, где рельеф местности, почва, водный режим и регулярные возмущения, например пожары, препятствуют развитию экосистемы до теоретического конечного состояния, сукцессия заканчивается эдафическим климаксом.

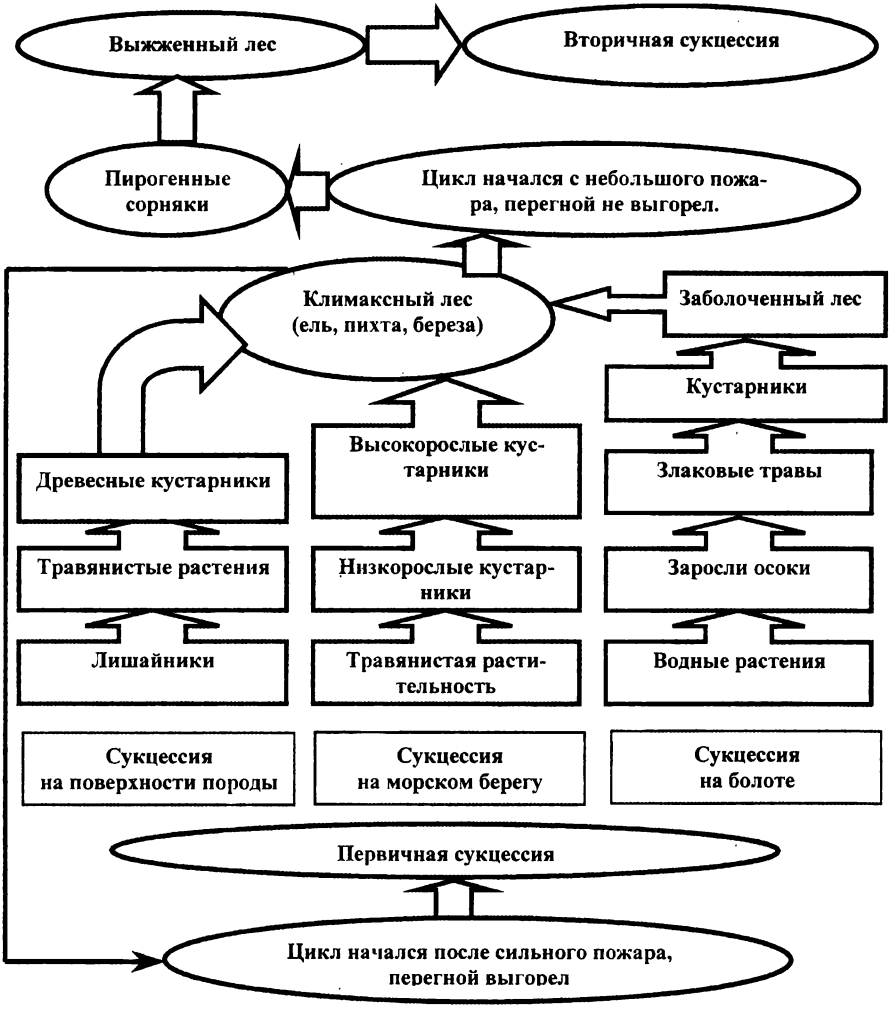


Рис.4.8. Последовательная смена формаций на разных субстратах

Представление о том, что аутогенное развитие неизбежно приводит к стабильному сообществу, широко принято, поскольку оно основано на здравой теории и глубоких наблюдениях. Однако по интерпретации этого представления экологи делятся на две школы. Согласно концепции моноклимакса (восходит к Клементсу), в любой области теоретически возможен лишь один климакс, в направлении которого, хотя и медленно, развиваются все сообщества. Согласно более реалистичной концепции поликлимакса, не следует ожидать, что все сообщества в данной климатической области придут к одному и тому же состоянию, несмотря на все разнообразие физических условий. Нельзя также рассчитывать на то, что под влиянием данного сообщества все местообитания достигнут какого-то единого уровня за приемлемые отрезки времени, сопоставимые с продолжительностью жизни человека (или в несколько раз большими!). Удобный компромисс между этими двумя точками зрения - признание единственного теоретического климатического климакса и разного числа эдафических климаксов, зависящих от изменчивости субстрата.

Концепцию поликлимакса лучше всего проиллюстрировать на частном примере, где присутствуют особенности рельефа и стабильные сообщества, связанные с различными физическими условиями. В равнинных или слабохолмистых местностях с хорошо дренированной, но влажной почвой терминальная стадия сукцессии представлена кленово-буковым сообществом (доминирующие растения - сахарный клен и бук). Так как этот тип сообщества в данном регионе можно встретить повсюду, где рельеф и дренирование выражены умеренно, сообщество клена и бука можно произвольно принять за климатический климакс региона. Там, где, несмотря на деятельность сообщества, почва более влажная или более сухая, чем в норме, мы встречаем несколько отличные типы терминальных сообществ. Еще большие отклонения от климатического климакса наблюдаются на крутых южных склонах, где микроклимат теплее, или на северных склонах и в глубоких лощинах, где микроклимат холоднее. Эти климаксы часто похожи на климатические климаксы, находящиеся соответственно южнее или севернее. Теоретически, если предоставить лесному сообществу на сухой почве развиваться неопределенно долго, то почва постепенно обогатится органическим веществом и соответственно возрастет ее влагоемкость; со временем это создало бы условия для более влаголюбивого леса, например кленово-букового. Мы не знаем, произойдет ли это на самом деле, так как у нас очень мало данных о такого рода изменениях так как наблюдения в нетронутых областях не проводились в течение достаточно длительного времени, что, по-видимому, было бы необходимо. В любом случае, вопрос этот чисто академический, поскольку задолго до того, как могли бы произойти любые аутогенные изменения, скажется вмешательство климатических, геологических или антропогенных воздействий.

Тенденции изменения основных характеристик экосистемы, которые следует ожидать в ходе аутогенной сукцессии.

Энергетика экосистемы

Возрастают биомасса (B) и количество органического детрита.

Возрастает валовая продукция (P) за счет первичной; вторичная продукция изменяется мало.

Уменьшается чистая продукция.

Увеличивается дыхание (R).

Соотношение P/R приближается к единице (равновесию).

Соотношение B/P возрастает (P/B соответственно уменьшается).

Круговороты биогенных элементов

Круговороты элементов становятся все более замкнутыми.

Увеличиваются время оборота и запас важных элементов.

Возрастает коэффициент цикличности (возобновление/вход).

Удерживается и сохраняется больше биогенных элементов.

Виды и структура сообщества

Меняется видовой состав сообщества (флористические и фаунистические эстафеты).

Возрастает богатство как компонент разнообразия.

Возрастает выравненность как компонент разнообразия.

r - стратегия в широких масштабах замещаются *K*-стратегиями.

Усложняются и удлиняются жизненные циклы.

Увеличивается величина организмов и (или) их стадий расселения (семян, молоди и т. д.).

В значительной степени развивается взаимовыгодный симбиоз.

Стабильность

Возрастает резистентная устойчивость.

Снижается упругая устойчивость.

Общая стратегия

Возрастает эффективность использования энергии и биогенных элементов.

Человек воздействует на экосистемы, находящиеся на определенных этапах сукцессий, и от этого зависит дальнейшее развитие экосистемы. Например, если вырубается спелый еловый лес, который должен был бы естественно смениться березовым, то и на вырубке естественно возобновленное сообщество будет состоять преимущественно из березы или других лиственных древесных пород. На вырубке или заброшенной пашне в определенной последовательности появляются сначала травянистые растения, далее в результате налета семян - всходы деревьев и кустарников, причем обычно сначала развиваются

светолюбивые и относительно быстрорастущие лиственные породы, и лишь через определенное время под пологом лиственных начинают расти хвойные. Этот процесс лесоводы называют сменой пород и стремятся преодолеть ее, чтобы на вырубке опять росли хвойные, т.к. их древесина считается более ценной, чем лиственных. Понятно, что искусственное лесовосстановление "против" сукцессии - процесс очень энергоемкий сложный и далеко не всегда успешный.

Изменения основных структурных и функциональных характеристик аутогенной сукцессии перечислены выше. Для удобства обсуждения двадцать признаков экологических систем разбиты на пять групп. Начальные и конечные стадии развития характеризуются различными тенденциями. Абсолютная величина изменений, скорость изменений и время, необходимое для достижения стационарного состояния, могут варьировать не только в различных климатических и физико-географических ситуациях, но и для разных признаков экосистемы в одной и той же физической среде. При наличии хороших исходных данных кривые скорости изменений имеют обычно выпуклую форму (причем в начале изменения происходят быстрее). Известны также двухвершинные или периодические кривые.

4.7.2. Гомеостаз и устойчивость экосистемы

Естественные экосистемы - например, леса, степи, водоемы, существуют в течение десятков лет, т.е. обладают определенной стабильностью во времени и пространстве. Для поддержания стабильности системы необходима сбалансированность потоков вещества и энергии, процессов обмена веществ между организмами и окружающей средой. Конечно, ни одна экосистема не бывает абсолютно стабильной: например периодически увеличивается численность популяций одних видов животных и растений, но уменьшается численность других. Подобные процессы имеют периодичность и не выводят систему из равновесия. Схематически различные типы состояний равновесия экосистем представлены на рис. 4.9.

Состояние подвижно-стабильного равновесия экосистемы носит название гомеостаза (от «gomeo» - одинаковый, «stasis» - состояние). Гомеостатичность - важнейшее условие существования любой экосистемы. В естественной экосистеме гомеостаз поддерживается тем, что такая система открыта, т.е. непрерывно получает информацию из окружающей среды. Сюда поступает непрерывно солнечная энергия и поток химических веществ. Накопление вещества сопровождается его постоянным распадом.

Для того, чтобы искусственная экосистема сохраняла режим своей работы, человек сам вынужден поддерживать гомеостаз, т.е. управлять им.

Устойчивость - это внутренне присущая системе способность вы-

держивать изменение, вызванное извне, или восстанавливаться после него. Оно присуще любой системе.

Устойчивость сообществ вызывает интерес по двум причинам: 1. Практическая - современное человечество день ото дня все интенсивнее нарушает природные сообщества. Поэтому совершенно необходимо знать, как они реагируют на подобные воздействия, и в каком направление следует ожидать изменений в экосистеме в будущем. 2. Общетеоретическая – исследование механизмов, посредством которых экосистемы поддерживают свою жизнеспособность и сохраняют свои основные свойства во времени.

Рис.4.9. Различные типы состояний равновесия экосистем

Наше стремление к поддержанию постоянства в природе и обеспечение устойчивости естественных сообществ вполне понятно. Постоянство климатических факторов, ресурсов, уровня хищничества, конкуренции снижает расходы на поддержание существования (гомеостаза) и повышает долю энергии и питательных веществ, которые можно затратить на создание продукции.

Степень происходящих в сообществе флуктуаций определяется тремя группами факторов.

1. Постоянство и предсказумость физической среды

Для живых организмов важное значение имеют несколько основных факторов среды - температура, влажность и освещенность суточные, сезонные и многолетние колебания которых отражают регулярные изменения активности жизненных циклов, происходящие за счет изменений среды. Каждая популяция, как мы говорили раньше, приспособлена к вполне конкретному уровню изменения внешних условий (толерантность). Известно, что в тропиках физические условия среды более постоянны, чем в умеренных и арктических зонах. В тропиках круглый год тепло, и климат достаточно влажный. Однако эта картина может оказаться весьма обманчивой. В некоторых тропических областях в засушливый сезон дождей выпадает меньше, чем в самые сухие месяцы во многих умеренных областях.

Помимо суточных, сезонных и многолетних колебаний внешних условий, иногда наблюдаются их резкие изменения, при этом если в первом случае гомеостатические механизмы справлялись с такими воздействиями, то во вто-

ром запаса их толерантности недостаточно. В результате этого могут произойти необратимые процессы. К подобным событиям, которые носят характер катастроф, относятся ураганы, вихревые шквалы, пожары, затопления, очень низкие зимние или очень высокие летние температуры.

Происходящие в природе катастрофы, как правило, нарушают структуру сообщества. Их восстановление происходит постепенно на протяжении длительной сукцессии.

Многие нарушения возникают в результате деятельности человека, могут приводить к столь же катастрофическим последствиям, выходящим за пределы устойчивости организмов, что часто может стать причиной полного разрушения сообществ.

2. **Гомеостатические механизмы** отдельных организмов и ростовые реакции популяций как субъединиц устойчивости сообщества. Устойчивость экосистем во многом определяется устойчивостью как популяций отдельных видов, входящих в состав сообщества, так и отдельными живыми организмами, входящими в состав отдельных популяций. При этом можно выделить основные элементы их устойчивости.

3. Размер особи. Для крупных организмов характерно наибольшее отношение площади поверхности тела к его объему, поэтому их внутренняя среда в меньшей степени зависит от состояния внешней среды, чем это наблюдается у более мелких организмов.

4. Возраст. Организмы, не достигшие зрелости, в общем случае более чувствительны к изменениям среды, чем взрослые.

5. Размер популяции. Чем выше численность популяции и ниже скорость обновления особей, тем в большей степени она может сглаживать колебания среды.

6. Время реакции популяции на воздействия. Мелкие организмы размножаются быстрее, чем крупные, и поэтому их популяции могут быстрее реагировать на изменения среды. Кроме того, спектр приспособлений у них значительно шире, чем у крупных. Высокое разнообразие и сложность организации сообщества снижает средний размер популяции, например, у тропических видов и повышает тем самым вероятность их вымирания. Следовательно, тропические сообщества по своей природе менее стабильны, чем сообщества умеренной или арктической зон. Эти факторы, конечно, могут уравновешиваться низкой изменчивостью внешних условий. Но и этот вопрос до сих пор остается открытым.

7. Разнообразие, трофическая структура и устойчивость сообщества. В настоящее время принято считать, что высокое разнообразие приводит к снижению численности популяций отдельных видов, а значит, и к снижению устойчивости сообщества. В то время как разнообразие и сложность трофиче-

ской организации повышает устойчивость сообщества. Этот принцип можно сформулировать проще: там, где хищники или травоядные могут питаться многими видами жертвы, они очень быстро могут переключаться в питании на те виды, которые в данный момент наиболее многочисленны.

4.7.3. Помехи в экосистемах

Как было показано, все компоненты экосистемы находятся в постоянном взаимодействии между собой. Обмен веществом организмов между собой и с окружающей средой можно рассматривать как процессы передачи информации и энергии. Уравновешенность, устойчивость экосистем обеспечиваются механизмами обратной связи. Например, рассмотрим простую экосистему, состоящую только из двух трофических уровней: "олень - волк". В этой системе волки - хищники поедают оленей - жертв. Если численность жертвы постоянно растет, то хищник, который только этой жертвой и питается, тоже имеет возможность увеличивать свою численность (увеличить объем популяции.) В этом проявится положительная обратная связь, которая стремится вывести систему из равновесия. Но поскольку хищник ест оленей, то он естественно снижает численность популяции оленя. В этом проявляется отрицательная обратная связь, которая компенсирует отклонения и возвращает систему в исходное состояние. Если число волков почему-либо резко увеличивается, то соответственно снижается и количество оленей, а в условиях недостатка пищи численность волков сокращается естественным путем. То же самое можно наблюдать и в отношении насекомых, питающихся листьями. Пока биомасса листьев в избытке, могут размножаться и насекомые (положительная связь). Но резкое нарастание численности насекомых приведет к снижению биомассы листьев (обратная связь) и вызовет ослабление самих насекомых из-за нехватки пищи и их массовую гибель.

В естественной экосистеме все время поддерживается равновесие, исключающее необратимое уничтожение тех или иных звеньев в трофических цепях. Численность популяций волка и оленя всегда будет держаться на определенном уровне. Волки не могут съесть всех оленей, но и не каждый олень способен убежать от волка, что является следствием длительного эволюционного процесса, который Ч. Дарвин назвал естественным отбором. Сколь бы ни была сложна экосистема, она всегда сбалансирована, устойчива и поэтому продуктивна. Понятно, что если бы волки могли съесть всех оленей, то они вымерли бы сами.

При некоторых условиях обратная связь может быть нарушена. Например, на оленей стал охотиться какой-то другой хищник и стал мешать в этом отношении волку или в среде оленей возникла инфекционная болезнь. При этом происходит нарушение сбалансированной системы, которое может быть

обратимым или необратимым. В каналах обратной связи между популяциями волка и оленя появились помехи. Роль помех могут играть и абиотические факторы среды, например погода. Засуха может снизить продуктивность растений и ограничить пищу для оленя, что немедленно почувствует на себе волк. Кроме того, ослабленный недостатком пищи волчий организм потеряет устойчивость к инфекционным заболеваниям. Воздействия помех носят случайный характер. Те особи, для которых помехи оказались непреодолимыми, погибнут или не дадут потомства, а более стойкие выживут, передав наследственную информацию своим потомкам. Происходит естественный отбор под влиянием помех, которые таким образом являются положительными, полезными и выступают как фактор эволюции (Шмальгаузен, 1968).

Многочисленные исследования показали, что экологические системы тем стабильнее, чем они сложнее, чем более сложна экосистема, тем больше имеется в ней перекрещивающихся трофических цепей. Таким образом, стабильность экосистемы определяется числом связей между видами в цепях питания. При появлении некоторых помех, носящих стрессовый характер, но находящихся в определенных пределах, станет меньше оленей, но и меньше волков. Стабильность экосистемы в целом не нарушится, но объем трофических уровней в цепи изменится, сохранив, однако в соответствии законам термодинамики соотношение предшествующих и последующих звеньев этой цепи. При этом новый уровень стабильности экосистемы опять будет обеспечиваться механизмами обратной связи.

Понятно, что давление помех не может быть беспредельным. При определенной степени стрессового фактора, например при нашествии других хищников, или массовой гибели одного из компонентов из-за болезней, экосистема не может за счет отрицательной обратной связи компенсировать отклонения, вызванные положительной обратной связью. Тогда данная система прекращает свое существование. Компенсаторные регуляторы не способны сохранить гомеостатичность системы, как правило, при резких антропогенных воздействиях или при естественных воздействиях на структурно упрощенные искусственные системы, например, агросистемы. В этом случае человек сам должен компенсировать нарушения, выполняя роль естественного регулятора, например, защищая культуры от вредителей и болезней, внося удобрения и т. д.

4.7.4. Деятельность человека как источника помех

Антропогенная деятельность всегда направлена на экосистемы, вне которых нет жизни на Земле. Экосистема - это элементарная структурная единица биосферы. Таким образом. природа - это совокупность биогеценозов т.е. биосфера. Человек всегда взаимодействует со сложно организованными и развивающимися по определенным законам структурными единицами биосферы -

биогеоценозами.

Воздействия человека на экосистемы могут проявляться в виде введения в экосистему новых компонентов, например, загрязняющих веществ, отстрела некоторой части растительноядных копытных, вырубки части деревьев, загрязнения абиотических составляющих экосистем. Причем далеко не всегда эти воздействия ведут к распаду всей системы, к нарушению ее стабильности.

Однако сохраненная экосистема может измениться. В настоящее время на Земле практически не осталось экосистем, не подверженных влиянию человека. Своей деятельностью человек создает направленные помехи в механизмах обратной связи между компонентами, которые отличны от естественных. Они не являются инструментом отбора, так как в процессе эволюции организмы к ним не приспособились, и приспособиться, как правило, не успевают. Отклонения от нормы некоторых параметров среды выходят в таких случаях за пределы, отвечающие нормам реакции организмов на эти параметры. Так, применение гербицидов (веществ, уничтожающих сорняки) вносит помехи в экосистему в целом. Трава, являющаяся и продуцентом и средообразователем, источником энергии для последующих трофических уровней (например, насекомых), погибает. С гибелью травы исчезают экологические ниши насекомых. Все это сказывается на их популяциях: нарушается режим обитания, питания, часть особей погибает, а оставшаяся оказывается в новых условиях, неблагоприятных для размножения, возможность свободного обмена генетической информации. И на уровне отдельной особи происходят необратимые изменения: часть насекомых гибнет из-за ядовитости гербицида, часть оказывается устойчивой к нему, а у части отмечаются изменения в хромосомах, мутации, меняющие наследственность. Соответственно наблюдаются и разрывы в каналах обратной связи при передаче информации от особи к популяции, а от нее - к биоценозу.

Помехи можно разделить на **частичные и предельные**. Например, борьба с насекомыми-вредителями в лесу при помощи ядохимикатов, отстрел части диких животных, вылов рыбы - помехи частичные, т.к. они разрушают лишь звенья в отдельных трофических цепях и не затрагивают пищевых сетей в целом. К полной деградации всей экосистемы они обычно не приводят.

Выброс в атмосферу химических веществ (оксидов серы, азота, углеводородов) меняет соотношение газов в атмосфере и создает помехи реакциям фотосинтеза, а в некоторых случаях просто убивает листву. В индустриальных районах повышение содержания в почве марганца, хрома, никеля, меди, свинца снижает урожайность сельхозкультур (пшеницы, картофеля, свеклы). Подобного рода помехи ведут к разрушению экосистемы в целом, т.к. уничтожается основной трофический уровень - продуценты. Вырубка леса или распашка целинной степи полностью ликвидирует экосистемы и в лучшем случае при-

водит к возникновению на их месте новых, а в худшем - к эрозии почв. За разрушением экосистем может последовать и разрушение биосферы в целом или намного снизится ее продуктивность. Т.к. вырубка лесов, эрозия почв, строительство городов снижает общую биомассу фотосинтетиков, делают прерывным биотический круговорот на значительных территориях. Помехи могут действовать не только быстро, но и постепенно, прерывая поток информации между отдельными звеньями пищевых цепей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. Т.1,2. М.: Мир, 1989.
2. Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.:МГУ. 1985. 158 с.
3. Вернадский В.И. Биосфера. М.: Наука, 1967. 376 с.
4. Миланова Е.В., Рябчиков А.М. Использование природных ресурсов и охрана природы. М.: Высшая школа, 1986. 279 с.
5. Миллер Т. Жизнь в окружающей среде. М.: Пангея. 1993, -256 с.
6. Одум Ю. Экология. В 2 т. Т.1,2. М.: Мир, 1986.
7. Равель П., Равель Ч. Среда нашего обитания. в 4.т. Т.1,2,3,4. М.: Мир. 1994.
8. Реймерс Н.Ф. Экология. Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Россия молодая, 1994. 367 с.
9. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология. М.: Высшая школа, 1988. 272 с.
10. Струкова Л.В. Основы общей экологии (текст лекций). Екатеринбург: УГТУ, 1994. 44 с.
11. Сытник К.М. Брайон А.В. Гордецкий А.В. Биосфера, экология, охрана природы. Киев: Наукова думка, 1987. 523 с.
12. Охрана и рациональное использование окружающей среды: Учебное пособие для вузов Г. Д. Харлампович, В.Г. Березюк, И.Н. Липунов, О.В. Евтюхова, А.М. Черняев. Екатеринбург: УрГУ, 1993. 183 с.
13. Основы экологии: Учебное пособие Г.П. Ясников, А.В. Островская, З.Н. Кутявин, В.И. Лобанов, С.Е. Щеклеин. Екатеринбург: УГТУ, 1996. 158 с.

Олег Антонович Жигальский
Ольга Ринатовна Белан

Основы экологии

Редактор издательства О.В. Андреевских
Компьютерный набор О.А. Жигальского

ЛР №020315 от 23. 12. 1996 г.

Подписано в печать			Формат 60·84 1/16
Бумага типографская	Офсетная печать		Усл. п.л. 6,39
Уч. – изд. л. 7,4	Тираж	Заказ	Цена «С»

Издательство УГТУ – УПИ
620002, Екатеринбург, ул. Мира, 19

Название, адрес типографии