

Л. Г. Наумова Б. М. Миркин
Основы общей экологии



Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова
Основы общей экологии. Учебник

От авторов

На рубеже тысячелетий слово «экология» превратилось в одно из самых расхожих клише, которым стали пользоваться не только ученые, но и экономисты, политики и даже домохозяйки. Если с самого начала признать неправомерность использования этого клише для обозначения состояния окружающей среды («плохая экология», «хорошая экология»), то все равно им будут обозначаться многие науки, в той или иной мере связанные с изучением отношений организмов и окружающей среды.

В момент своего официального рождения в середине XIX столетия экология была биологической наукой. «Придумавший» экологию Э. Геккель определил ее объем следующим образом: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие ... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособляться к среде... Каждый организм имеет среди остальных своих друзей и врагов, таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае относятся к данной категории органических условий существования» (Haeckel, 1866; цит. по: Шилов, 1998, с. 6).

К концу XX века экология утратила первоначальный «биологический» объем и разрослась в широкий междисциплинарный комплекс из многих наук. Большая часть наук этого комплекса изучает последствия влияния на окружающую среду всего одного биологического вида – *Homo sapiens* (Человек разумный). Разнообразие форм и масштабы

его влияния на природу не имеют прецедентов и создали реальные предпосылки для самоуничтожения Человека в результате истощения ресурсов и загрязнения среды обитания. Осознание этой ужасной перспективы отодвинуло на второй, и даже третий, план изучение взаимоотношений всех других видов и условий среды их обитания. Экологи стали лихорадочно искать пути предотвращения надвигающегося экологического кризиса.

Как итог на книжных прилавках появилось море учебной литературы по различным аспектам прикладной (о рациональном природопользовании и охране природы) и социальной (об отношениях общества и природы) экологии, а интерес к центральной науке комплекса – общей (биологической) экологии – резко спал. И это несмотря на то, что общая экология служит теоретическим фундаментом для разработки системы урегулирования отношений человека и окружающей среды и этот предмет входит в состав учебных планов подготовки студентов-биологов и географов университетов и педагогических институтов, преподается студентам многих специальностей сельскохозяйственных и медицинских вузов.

Учебной литературы по общей экологии для высших учебных заведений, опубликованной за последние десять лет, мало. Это учебник Н.М. Черновой и А.М. Быловой «Экология» (1991) для студентов педагогических институтов, учебное пособие А.М. Гилярова «Популяционная экология» (1990) для студентов университетов и учебник И.А. Шилова «Экология» (1998) «для студентов биологических и медицинских факультетов и специальностей высших учебных заведений».

Из числа зарубежных учебников, переведенных на русский язык, нельзя не отметить современный и очень полный (но очевидно избыточный для студента-биолога, если он не специализируется по общей экологии) двухтомник М. Бигона с соавторами «Экология: особи, популяции, сообщества» (1989). В оригинале этот учебник выдержал 5 изданий.

Авторы поставили задачу заполнить возникший вакуум учебной литературы по общей экологии и написать учебник достаточно полный по кругу обсуждаемых вопросов, лаконичный и популярный по стилю изложения. Учебник задуман как составная часть учебно-методического обеспечения общебиологического образования и ориентирован на студентов-биологов, географов, «аграрников» и медиков.

Вопросы социальной и прикладной экологии в учебнике не рассматриваются. Тем не менее, в соответствии с широким пониманием экосистемы (как совокупности организмов и условий среды их обитания, вне зависимости от того, естественна ли она или создана человеком, обладает она способностью к саморегуляции состава и структуры или нет), в учебнике в самом общем плане рассматриваются и экосистемы, созданные человеком (городские, сельскохозяйственные).

В соответствии с традиционной структурой экологии главы книги объединены в три части: аутэкологию (экологию видов, включая характеристику факторов среды их обитания, главы 2–6), экологию популяций (главы 7–8) и экологию экосистем (включая биосферу как самую большую экосистему, главы 9–12). Основному содержанию предпослана глава 1, в которой дан краткий исторический очерк экологии.

По остроумной классификации в.Н. Тутубалина (Тутубалин и др., 2000) экологи разделяются на «пророков», «апостолов» и «приходских священников». В соответствии с этим «табелем о рангах» авторы относят себя к «приходским священникам»: они «читают проповеди прихожанам», то есть преподают экологию студентам. В основу учебника положены не оригинальные концепции, а целенаправленно выполненные компиляции трудов экологических «апостолов» и «пророков».

Авторы благодарят редактора учебника члена-корреспондента РАН Г.С. Розенберга и рецензента профессора А.Д. Булохова. Особую благодарность они выражают профессору А.М. Гилярову, который неоднократно консультировал авторов при написании учебника и очень помог им своей рецензией со скрупулезным анализом рукописи.

Глава 1. Краткий очерк истории экологии

Обычная житейская ситуация – сначала ребенок рождается, потом ему дают имя – многократно повторялась и в истории развития знания: большинство наук обрело свое лицо до того, как получало имя. Это относится и к экологии. Если ее «имя» появилось около полутора веков назад благодаря Э.Геккелю (1866), то рождение экологических идей датируется значительно более ранним временем.

Круг вопросов, очерченных Геккелем, интересовал любого пользователя природой, так как жизнь консумента-человека была невозможна без растений и животных. И потому даже до начала цивилизации человек не мог не интересоваться тем, в каких условиях обитают интересующие его ресурсные виды живых организмов.

Первые сведения об экологических представлениях человека датируются теми же годами, что и появление письменности (Розенберг и др., 1999). Зачатки будущей науки содержались в самых ранних письменных памятниках культуры древности – в египетских «текстах пирамид» (XXV–XX вв. до н.э.), в Аккадской мифологии Вавилона (XXII–XVIII вв. до н.э.), в индийских эпических поэмах «Махабхарата» и «Рамаяна» (VI–IV вв. до н.э.). Первыми экологами Г.С. Розенберг считает древнегреческих поэтов и философов – Гомера, Фалеса, Эмпедокла, Гиппократ, Демокрита, Платона, Аристотеля, Теофраста и римских прагматиков – Варрона, Сенеку, Плиния Старшего и многих других. В особенности велик вклад «отца ботаники» Теофраста, который стоял у истоков учения об адаптивных типах растений (жизненных формах) и о географической зональности.

К первым экологами периода Возрождения, который наступил после длительной «средневековой научной пустыни», Г.С. Розенберг отнес всех значительных естествоиспытателей и философов – Леонардо да Винчи, Ф. Бэкона, Р. Бойля, Х. Менцеля, Ф. Реди, Дж. Рея. Однако все перечисленные философы и естествоиспытатели представляют младенческий период науки, о более или менее серьезном вкладе в ее развитие можно говорить, лишь анализируя научное наследие XVIII–XIX вв. С этого времени начинается развитие экологии, которое можно разделить на три периода.

1.1. Предыстория

XVIII–XIX вв. были временем появления тех ростков экологии, которые пышно расцвели в следующем столетии. В эти годы формируются представления об адаптациях (приспособлениях) организмов к условиям среды, зарождаются идеи популяционной экологии и представления о биогенном круговороте веществ (экосистемный подход). Зарождение экологии связано с рядом крупных исторических фигур, которые создали предпосылки для ее расцвета в XX в.

К. Линней (1707–1778). Великий натуралист, посвятивший свою жизнь идее создания системы знаний о разнообразии живых организмов. При описании видов Линней указывал их связь с условиями среды и сведения о распространении, то есть был одним из первых аутэкологов. В работах Линнея упоминаются растительные сообщества, которые позднее будут использоваться как маркеры границ экосистем.

Линней развивал представления об «экономии природы». Он считал, что в природе существует созданное Богом равновесие, которое достигается взаимными отношениями всех естественных тел. Для поддержания этого равновесия наряду с размножением и существованием организмов необходимо и их разрушение. По Линнею, гибель одного организма делает возможным существование других. Идея равновесия входит в фундамент теории экологии с той лишь разницей, что современный эколог считает это состояние экосистем формирующимся не «сверху» (Богом), а «снизу» (в результате сложного процесса естественного отбора).

А.Л. Лавуазье (1743–1794). Этот выдающийся химик стоял у истоков экосистемного подхода. В докладе «Круговорот элементов на поверхности земного шара» (1792) Лавуазье обосновал суть биологического круговорота главного элемента органического вещества – углерода, который растения берут из воздуха, а при разложении органического вещества он

вновь возвращается в атмосферу. По существу, он сформулировал представление о трех функциональных группах организмов – продуцентах, консументах и редуцентах (без использования этих терминов).

Спустя 70 лет, Л. Пастер в своем докладе об успехах химических и биологических наук «Роль брожения в природе» специально подчеркнул вклад Лавуазье в понимание сути процесса круговорота веществ (Барбье, 1978). Г.С. Розенберг (Розенберг и др., 1999) по этому поводу заметил, что если бы не гильотина Великой французской революции, которая оборвала жизнь выдающегося ученого, то, возможно, официальное рождение экологии датировалось бы не публикацией работы Э. Геккеля, а докладом А. Лавуазье.

Ж.Б. Ламарк (1744–1829). Выдающийся биолог-эволюционист, который сформулировал представление об адаптациях – приспособлениях организмов к условиям среды. С именем Ламарка связаны истоки концепции биосферы как «глобального результата» переработки организмами неорганического вещества. Ламарк призывал к изучению законов, по которым живет природа, и считал, что человек наносит себе (и природе) зло именно потому, что не знает или игнорирует эти законы.

Ламарк, независимо от Лавуазье, различал две функциональные группы организмов биосферы: продуценты-растения и консументы-животные (разумеется, также без использования этих терминов). А.М. Гиляров (1999) подчеркнул, что Ламарк считал все живые существа способными создавать сложные соединения, но растения в качестве исходного материала используют находящиеся в «свободном состоянии» основные элементы (т.е. неорганические вещества), а животные могут использовать только соединения, изначально образованные растениями (органические вещества). Однако признавая «постоянное разрушение сложных веществ» одним из основных законов природы, Ламарк, в отличие от Лавуазье, не писал о специальных группах разрушающих организмов, считая, что разрушение – это чисто физический процесс.

Таким образом, в работах Ламарка мы видим истоки и аутэкологического (приспособление видов к условиям среды), и экосистемного (круговорот веществ) подходов¹.

Т. Мальтус (1766–1834). Экономист по основной специальности, Мальтус стал основателем популяционного подхода в экологии. Он сформулировал представление об экспоненциальном (т.е. с постоянно возрастающей скоростью) росте численности народонаселения. Хотя его работы имеют значение в первую очередь для социальной экологии (проблема перенаселения), тем не менее, они сыграли большую роль и для развития общей экологии. Последователем Мальтуса был Ч. Дарвин, который именно под влиянием его идеи о способности любого вида к экспоненциальному росту численности и поэтому неизбежности перенаселения сформулировал представления о борьбе за существование и естественном отборе².

¹ Идеи Ламарка о закономерностях адаптивной эволюции в результате заданного Богом порядка вещей по «ступеням прогрессии» лежат в основе гипотезы номогенеза, то есть направленной эволюции по программе, которая неизвестна науке. Представления Ламарка об эволюции являются альтернативой синтетической теории эволюции, связанной с именем Ч. Дарвина, и позволяют лучше объяснить гигантское разнообразие форм органического мира. биоценозом. Этот научный термин был предложен К. Мебиусом в 1877 г. После введения в научный обиход понятия «экосистема» в нем отпала необходимость, так как без условий среды биоценоз существовать не может. Совокупность видов, составляющих живое население экосистемы, можно называть биотой.

² В истории науки вряд ли найдется другая фигура, роль которой оценивалась так неоднозначно, как Мальтус. На основе открытой им экспоненциальной модели роста численности популяций Мальтус дал прогноз неизбежности перенаселения и голода: рост темпов производства продуктов питания в значительной степени отстает от скорости приращения народонаселения. Мальтус сделал вывод, что сохранение человечества возможно только благодаря войнам и болезням (о других более гуманных способах регулирования роста народонаселения через снижение рождаемости в его время еще не знали). Классики марксизма-ленинизма прочно приклеили к фамилии Мальтуса эпитет человеконенавистника, а обвинение в мальтузианстве стало

А. Гумбольдт (1769–1859). Этот великий путешественник внес вклад в аутоэкологию, развив представления Теофраста о жизненных формах и о климатической зональности. Вслед за Ламарком, хотя, видимо, и без влияния его идей, Гумбольдт пришел к понятию биосферы. Он писал о необходимости построения целостной картины мира. Процесс познания природы, по его мнению, может быть достигнут лишь путем объединения знания о всех явлениях и существах, которые предлагает поверхность Земли, поскольку «в этой грандиозной последовательности причин и эффектов ничто не может быть рассмотрено в изоляции» (Humboldt, 1807, цит. по: Гиляров, 1999).

К. Рулье (1814–1858). Профессор Московского университета, практически полностью очертивший круг задач экологии, хотя и не предложивший термина для обозначения этой науки. Он, в частности, писал: «Ни одно органическое существо не живет само по себе; каждое вызывается к жизни и живет только постольку, поскольку находится во взаимоотношении с относительно внешним для него миром» (Рулье, 1850; цит. по: Шилов, 1998).

Ч. Дарвин (1809–1882). Вклад этого выдающегося английского естествоиспытателя в историю экологии вряд ли нуждается в доказательстве. Опираясь на идеи Мальтуса, он создал учение об естественном отборе, который исключает перенаселение в природе за счет дифференцированного выживания и размножения особей и одновременно служит основным механизмом адаптации организмов к условиям среды. Дарвин объяснил отличие естественного отбора от искусственного отбора, который человек ведет исходя из полезности для себя растений и животных. В итоге искусственного отбора культурные растения и животные теряют свою приспособленность к жизни в естественных условиях, оказываются обреченными на сосуществование с человеком и, как правило, не могут вернуться в дикую природу.

Э. Геккель (1834–1919). Как уже отмечалось, Геккелю принадлежит термин «экология». Кроме того, Геккель интуитивно подошел к понятиям экологической ниши и пищевой цепи, и, в частности, описал цепь «пальмы – насекомые – насекомоядные птицы – хищные птицы – клещи – паразитические грибы». Геккелем был предложен и термин «бентос».

В.В. Докучаев (1846-1903). Докучаев рассматривал природный феномен почв как результат взаимодействия комплекса факторов почвообразования, главными из которых являются климат, растительность и материнская порода. По существу, Докучаев подошел к трактовке почвы как основного элемента экосистемы. С его именем связано рождение генетической классификации почв, отражающей явления широтной зональности и вертикальной поясности, вызванные изменениями климата³. Он описал зональный ряд почв от подзолов и серых лесных до черноземов, каштановых и бурых пустынных почв. Ученик Докучаева в.И. Вернадский назвал своего учителя «русским самородком».

Таким образом, в период предыстории экологии в XVIII –XIX вв. были заложены три основных подхода, которые получили развитие в XX в.:

- аутоэкологический (Линней, Ламарк, Гумбольдт, Рулье, Дарвин, Геккель);
- популяционный (Мальтус, Дарвин);
- экосистемно-биосферный (Линней, Лавуазье, Ламарк, Гумбольдт, Геккель, Докучаев).

одним из самых опасных ярлыков, который навешивали на инакомыслящих. Репутации Мальтуса повредило и то, что его идеи были восприняты идеологами фашизма в Германии, которые, опираясь на них, обосновали необходимость уничтожения целых народов, для того чтобы в ограниченном пространстве ресурсов могли безбедно существовать представители «лучшей» арийской расы. Для реабилитации имени Мальтуса в нашей стране много сделал Н.Ф. Реймерс (1989).

³ Следует заметить, что генетическая классификация почв родилась в России в силу значительной меридиональной протяженности евразийского материка и слабого влияния на широтную зональность океана. В США, где на явления широтной зональности и вертикальной поясности в больше мере, чем в Евразии, влияет близость океана, русский генетический подход не прижился.

Контрольные вопросы

1. Какой вклад в экологию внес К. Линней?
2. Чем отличаются представления о круговороте веществ А. Лавуазье и К. Линнея?
3. В чем состоит значение работ Т. Мальтуса для экологии?
4. Расскажите о А. Гумбольдте как экологе.
5. Какой вклад в экологию внес Ч. Дарвин?
6. Назовите русских ученых, которые внесли вклад в развитие экологии?

1.2. История

В XX в. теоретический арсенал экологии быстро пополнялся, формировались экологический лексикон и система представлений об особенностях отношений организмов и условий среды на разных уровнях организации:

- организма;
- популяции (более или менее ограниченной в пространстве совокупности особей одного вида с числом, достаточным для самоподдержания);
- сообщества (совокупности организмов разных видов одной или нескольких систематических групп в пределах одного местообитания);
- экосистемы (совокупности организмов и условий среды, включая и самую большую экосистему Земли – биосферу)⁴.

Для экологии этого периода был характерен «романтический» дедуктивно-гипотетический подход, руководствуясь которым исследователи стремились вывести общие законы отношений организмов и условий среды. В дальнейшем, особенно в новейший период истории экологии, проверка этих «законов» на различных природных объектах показала, что большинство из них не являются универсальными. Тем не менее, костяк теории современной экологии, безусловно, развивался под влиянием достижений экологии рассматриваемого периода, и ее теоретические основы не претерпели каких-либо принципиальных, тем более революционных, изменений до наших дней.

Понятия, принципы и закономерности, родившиеся в этот период, составляют теоретический фундамент экологии и подробно обсуждаются в следующих главах учебника. Поэтому здесь мы ограничимся лишь их перечислением с указанием авторов и ссылок на соответствующие разделы учебника. При этом мы отойдем от хронологической последовательности появления элементов теоретической экологии, которая, учитывая сравнительно небольшую продолжительность периода, не имеет существенного значения.

1. Принципы индивидуальности экологии видов и непрерывного изменения (континуума) состава сообществ (и экосистем) вдоль градиентов среды. Независимо сформулированы россиянином Л.Г. Раменским (1884–1953) и американцем Г. Глисоном (1882–1975). В дальнейшем эти принципы были развиты американскими экологами Дж. Кертисом (1913–1961), Р. Уиттекером (1920–1981) и Р. Макинтошем (см. 3.2).

2. Понятие экосистемы как совокупности сосуществующих видов и условий среды их обитания. Предложено А. Тенсли (1871-1955) (см. 10.1).

3. Концепции экологической сукцессии (процесса изменения состава экосистемы под влиянием жизнедеятельности составляющих ее организмов) и климакса (от англ. *climax*) как устойчивого равновесного с климатом состояния, к которому «стремится» любая экосистема. Сформулированы Ф. Клементсом (1874–1945), в дальнейшем развиты А. Тенсли и Р.

⁴ Совокупность совместно обитающих видов (без условий среды) называется биоценозом. Этот научный термин был предложен К. Мебиусом в 1877 г. После введения в научный обиход понятия «экосистема» в нем отпала необходимость, так как без условий среды биоценоз существовать не может. Совокупность видов, составляющих живое население экосистемы, можно называть биотой.

Уиттекером (см. 12).

4. Концепция экологической ниши как «профессии» вида в экосистеме, которая включает: место «работы»; ресурсы, необходимые для выполнения «работы»; график «работы»; тип выпускаемой «продукции» и характер отношений с другими «работниками», участвующими в совместном «производственном» процессе. Разработана Ч. Элтоном (1900–1991) и Дж. Хатчинсоном (1903–1991) (см. 9).

5. Логистическая (S-образная) кривая роста численности популяции при ограниченных ресурсах со сменой трех фаз: медленного, быстрого и медленного роста. Описана Р. Перлем (1879–1940). В дальнейшем выяснилось, что эта кривая была открыта еще в 1838 г. бельгийским математиком П.Ф. Ферхюльстом (см. 7.3)

6. Математическая модель взаимоотношений «хищник – жертва». Предложена А.Д. Лоткой и В. Вольтеррой (1860–1940). Суть ее заключается в том, что при пульсации численности популяций жертв и хищников пики численности хищников запаздывают по отношению к пикам численности их жертв (см. 8.4).

7. Математические модели конкуренции. Предложены также В. Вольтеррой и А. Лоткой, но подтверждены русским ученым Г.Ф. Гаузе (1910–1986) в экспериментах с инфузориями. Гаузе сформулировал принцип конкурентного исключения: не могут сосуществовать два вида, занимающих одну экологическую нишу (см. 8.2).

8. Концепция К– и r–отбора и соответственно К–стратегов и r–стратегов, различающихся по вкладу в репродуктивное усилие и специализированных для жизни в условиях нестабильных (с флуктуирующими ресурсами) и стабильных местообитаний. Разработана Р. Макартуром (1930–1972) и Э. Уилсоном. Как оказалось, еще в 1887 г. аналогичную систему из двух типов стратегий под названием «капиталисты» и «пролетарии» предложил Дж. Макклиод. Однако работа Макклиода оставалась незамеченной вплоть до начала 90-х гг. XX в. (см. 5.1).

9. Концепция C–, S– и R–стратегий, отражающих отношения организмов к благоприятности условий среды и интенсивности нарушений. Предложена Л.Г. Раменским в 1935 г., свои ценобиотические типы он назвал виолентами, пациентами и эксплерентами. Спустя 40 лет, эти типы были переоткрыты Дж. Граймом и получили приведенные буквенные обозначения. (см. 5.2)

10. Функциональный подход к экосистеме как «энергетической установке». Связан с именами Р. Линдемана (1915–1942), предложившего «правило 10%» для оценки эффективности перехода энергии с одного трофического уровня на другой, и Г.Г. Винберга (1905–1987) – автора основного метода измерения биологической продукции водных экосистем (см. 10.4).

11. Теория «островной биогеографии». Разработана Р. Макартуром и Э. Уилсоном, которые рассматривали число видов на острове как результат формирования равновесия между процессами вселения на остров новых видов и вытеснения уже прижившихся. В дальнейшем как острова стали рассматривать любые экосистемы-изоляты (массив леса среди пашни, высокогорная тундра, озеро и т.д.) (см. 10.7).

12. Концепция биосферы как «живой оболочки» планеты. Наиболее полно разработана В.И. Вернадским (1864–1945), обосновавшим геологическую роль жизни на Земле. Близкие представления сформулировал Дж. Лавлок в концепции Геи (Гея – богиня Земли) (см. 13).

Все перечисленные «краеугольные камни» фундамента теории экологии, за исключением принципа индивидуальности экологии видов, в той или иной мере тяготеют к «мифу» о высоком уровне целостности экологических явлений и наличии достаточно «жестких» связей между особями, популяциями, экосистемами и условиями среды. Этот подход (методология) получил название органицизма, так как при таком взгляде усматривается сходство явлений надорганизменного уровня с организмами (Гиляров, 1988).

Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть дедуктивно-гипотетического подхода в экологии?
2. Перечислите наиболее важные теоретические достижения экологии в первой половине XX в.
3. Что такое «организмизм» в экологии?

1.3. Современность

Периодом современной экологии считаются последние тридцать лет XX в. (Гиляров, 1995, 1998; Wu, Loucks, 1995; Тутубалин и др., 2000). Главные особенности этого периода хорошо выражают заголовки статей Дж. Лотона (Lawton, 1999) «Есть ли в экологии общие законы?» (с однозначным ответом: таких законов нет) и А.М. Гилярова (Ghilarov, 2001) «Изменение характера экологии XX столетия: от универсальных законов к универсальной методологии». Г.С. Розенберг (Розенберг и др., 1999), характеризуя смену парадигм в экологии, подчеркивает, что экология стала более субъективной, пространство и время перестали быть простыми и «экологический мир» стал динамичным. Впрочем, в последние годы появляются и более оптимистические оценки современного состояния экологии. Так П.В. Турчин (2002) считает, что законы в экологии все-таки существуют, по крайней мере, в популяционной экологии.

В этот период было показано, что большинство перечисленных в предыдущем разделе «романтических» законов экологии имеет ограниченные области экстраполяции. Исключений из этих «законов-правил» оказалось так много, что возникло сомнение в их правомочности. В этом непринятии идеи существования универсальных экологических законов, подобных законам физики, – идеология современной экологии.

Принцип экологической индивидуальности видов и их независимого распределения по градиентам среды в соответствии с симметричной колоколовидной кривой оказался не соответствующим действительности. В ряде случаев кривые распределения были асимметричными и даже полимодальными, что свидетельствовало о зависимости распределений видов друг от друга.

Как оказалось, продуктивными и богатыми видами могут быть не только климаксовые, устойчивые, но и сообщества, которые меняются в направлении климакса. Конвергенция всего разнообразия экосистем природного района в одну климаксовую экосистему просто невозможна, в каждом природном районе есть несколько климаксовых экосистем. Сукцессии, ведущие к климаксу, оказались стохастическими, а не жестко детерминированными процессами, в ходе которых виды сменяют друг друга в четкой последовательности. В ходе сукцессии не обязательно происходит улучшение условий, повышение биологической продукции и видового разнообразия, возможно ухудшение условий среды и соответственно снижение биологической продукции и видового богатства.

Самой «элегантной» математической модели «хищник – жертва» отказались «подчиняться» большинство пар хищников и жертв в реальных экосистемах. Во-первых, хищники, как правило, переключаются на потребление других жертв, что не предусмотрено моделью. Во-вторых, на динамику численности популяций хищников и жертв действует множество других факторов, которые не учтены моделью (паразиты, биологические ритмы и т.д.).

«Число Линдемана» (10%) оказалось слишком приблизительным выражением эффективности перехода энергии с одного трофического уровня на другой. Если такая эффективность наблюдается в звене «растение – фитофаг», то на высших трофических уровнях она может превышать 50%.

Принцип конкурентного исключения, согласно которому в одной экологической нише не могут сосуществовать два вида, также оказался не универсальным. Во многих случаях при наличии сдерживающего фактора (нарушение, абиотический стресс, влияния конкурента и т.д.) виды могут не расходиться по разным нишам. Кроме того, несколько видов могут поочередно занимать одну и ту же нишу.

Далекой от реальности оказалась и модель формирования биоразнообразия на островах. Разные виды имеют разные шансы попасть на разные острова или быть вытесненными из их экосистем.

И так далее.

Не оправдались надежды и на математическое моделирование, которое Р. Макинтош (McIntosh, 1985) назвал «браком экологии и инженерии под дулом пистолета». Как отмечают в.Н. Тутубалин и др. (1999), построенные модели либо «... просто неадекватны и практически бесполезны для развития теоретической биологии (в том числе экологии, Б.М. и Л.Н.), либо полученные с их помощью биологические результаты в достаточной мере тривиальны и были получены и без их применения...» (с. 11). «Всемогущие» компьютеры в ряде случаев также не улучшили, а ухудшили ситуацию, так как стали, по образному выражению Р. Маргалефа (1992), причиной появления «компьютерного опиума в экологии», то есть утери экологами интуиции при оценке экологических закономерностей природы и очевидной переоценки возможностей их математического описания. Все это вело к созданию видимости «большой науки» там, где ее нет.

Стало очевидным, что разнообразие биологических объектов, как популяционного, так и экосистемного уровня, столь велико, что крайне сложно отыскать всеобщие законы, которые бы объясняли происходящие процессы, пространственные закономерности и позволяли прогнозировать их. Для сужения сферы их действия (определения областей экстраполяции) экологами потребовалось ввести понятия биологического пространства и биологического времени.

Первое измерение связано с размером особей и их подвижностью (не может быть одно пространство у тли, зайца и слона), второе – с продолжительностью жизненного цикла (он также различается у планктонной зеленой водоросли, ветвистоусого рачка, плотвы и сома).

Такое многоуровневое биологическое шкалирование сделало представления экологов более реалистичными. Стало ясно, что популяция или фрагмент сообщества, стабильные в одном масштабе, могут быть нестабильными в другом масштабе (нередко стабильность в крупном масштабе является суммой нестабильностей в мелком масштабе). При этом в последние годы усиливаются подходы «макроэкологии» (Brown, Maurer, 1989), т.е. анализа экологических закономерностей в глобальном масштабе, при котором погашаются «шумы», мешающие выявлению наиболее существенных закономерностей.

Для «новых» экологов экологический мир оказался сложно организованной иерархией в осях биологического пространства и биологического времени, стохастичным, с очень «мягкими» связями между особями и популяциями, динамичным, постоянно отклоняющимся от состояния экологического равновесия.

Таким образом, к концу XX в. стала очевидной сложность создания системы «универсальных законов» экологии, и родилась новая «универсальная методология». Внимание исследователей переключилось на изучение более частных пространственных и временных закономерностей, «механизмов» организации популяций и экосистем. Для выполнения этих исследований имелись все необходимые предпосылки: в экологии уже сформировался развитый понятийный аппарат и был накоплен огромный массив эмпирических данных, которые можно сопоставлять с новыми материалами и вовлекать в повторную обработку часто с изменением ранее сформулированных выводов.

Экология стала «полиморфной» (McIntosh, 1980) и «гетерогенной» (Ghilarov, 2001). В ней сохраняется тот плюрализм взглядов и, соответственно, методов исследования, который сформировался к середине XX в.: развиваются аутэкологический, популяционный и экосистемный подходы.

«По-видимому, экологическая теория сможет охватить существующую в природе реальность, только когда перестанет трактовать громадное разнообразие ситуаций, в которых оказываются организмы, популяции, сообщества и экосистемы, как некий «шум», мешающий выявлению наиболее существенных закономерностей, и будет рассматривать его как основной предмет своего изучения и важнейший источник информации» (Гиляров,

19986, с. 82).

Контрольные вопросы

1. В чем заключается основное отличие представлений современных экологов от взглядов ученых периода «золотого века экологии»?
2. Расскажите о понятиях «биологическое пространство» и «биологическое время».
3. Как Вы понимаете «универсальную методологию экологии»?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Предтечи экологии и их вклад в развитие науки.
2. «Золотой век» теории экологии.
3. Современная экология: крушение надежд на создание точной науки.

Часть 1. Аутэкология

Аутэкология, изучающая отношения организмов к условиям среды, – наиболее старый раздел общей экологии. По существу как аутэкологию понимал экологию Э. Геккель. Аутэкологом был и Ч. Дарвин – автор теории приспособления организмов к условиям среды путем естественного отбора.

В состав этого раздела экологии входят характеристика факторов среды (факториальная экология) и способов приспособления (адаптаций) организмов к различным ее условиям. В XX в. аутэкология пополнилась новыми разделами о функциональной роли организмов в экосистеме и их жизненных стратегиях.

Аутэкология исследует отношения организмов к условиям среды на уровне видов, что необходимо как для изучения популяций (это позволяет вынести «за скобки» те признаки, которые характерны для всех популяций одного вида), так и для изучения экосистем, элементами которых являются виды.

Глава 2. Факторы среды

Факторы среды исследуются разными науками: климат – климатологией, рельеф – геоморфологией, почвы – почвоведением, закономерности распределения вод и их качество – гидрологией и гидрохимией и т.д. Однако экология изучает факторы среды не сами по себе, а их влияние на организмы, т.е. предлагает как бы взглянуть на каждый фактор «глазами» разных организмов.

2.1. Классификация факторов среды

Факторы среды делятся на абиотические, то есть факторы неорганической, или неживой, природы, и биотические – порожденные жизнедеятельностью организмов.

Совокупность абиотических факторов в пределах однородного участка называется *эктопом*, вся совокупность факторов, включая биотические, – *биотопом*.

К абиотическим факторам относятся:

1. климатические – свет, тепло, воздух, вода (включая осадки в различных формах и влажность воздуха), ветер;
2. эдафические, или почвенно-грунтовые, – механический и химический состав почвы, ее водный и температурный режим;
3. топографические – условия рельефа.

Климатические и эдафические факторы во многом определяются географическим

положением экотопа – его удаленностью от экватора и от океана и высотой над уровнем моря.

Специфические абиотические факторы в водных экосистемах – глубина водной толщи, характер грунта на дне водоема, химический состав, прозрачность и температура воды, течение (или волны).

Абиотические факторы разделяются на *прямые* и *косвенные*.

Прямые факторы непосредственно влияют на организмы. Их примеры: влажность почвы и воздуха, температура, свет, богатство почвы и воды элементами минерального питания, скорость течения воды и др.

Косвенные факторы действуют на организмы опосредствованно – через прямые факторы. Их примеры: географическая широта и удаленность от океана, рельеф (высота над уровнем моря и экспозиция склона), гранулометрический состав почвы, прозрачность воды.

По градиенту географической широты с севера на юг в силу изменения угла падения солнечного света возрастает количество энергии Солнца, поступающей на единицу поверхности Земли, при удалении от океана – падает количество осадков. Эти закономерности известны с конца XVIII столетия, а в начале XX столетия стали популярными схемы «идеальных материков» с координатами «расстояние от экватора/расстояние от океана» или среднегодовая температура и среднегодовое количество осадков (рис. 1). На «идеальном материке» показано распределение биомов – крупных экологических вариантов экосистем (см. 11.7). Для европейской части России была построена профильная схема изменения экологических факторов от Северного ледовитого океана до зоны пустыни (рис. 2).

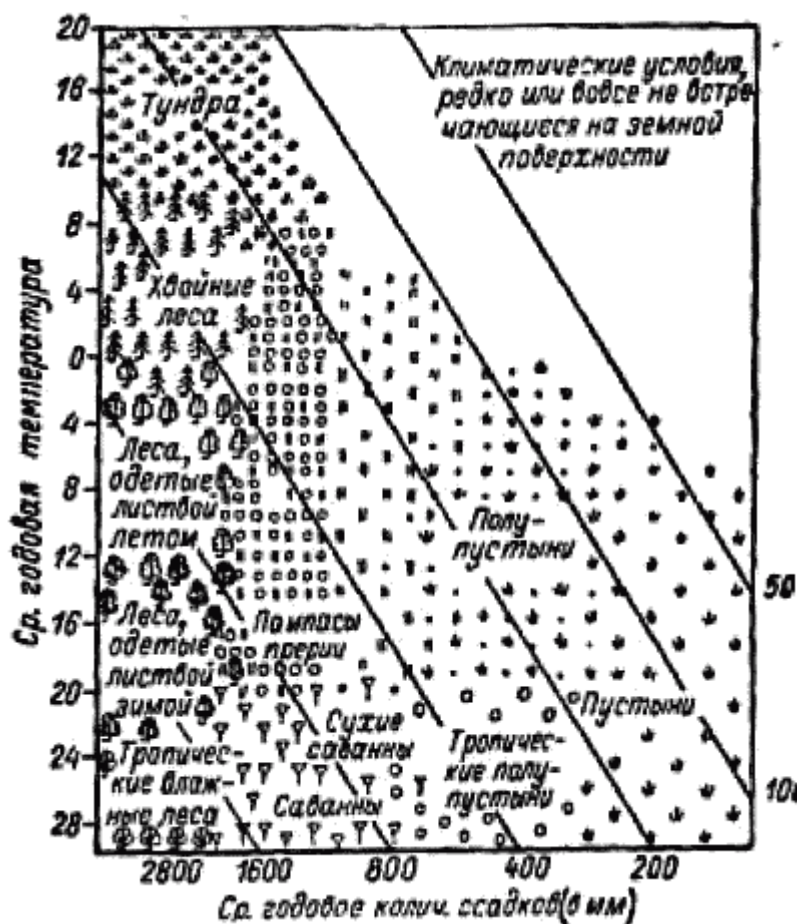


Рис. 1. Схема распределения биомов на «идеальном континенте» в зависимости от основных климатических параметров (по Волобуеву, 1956).

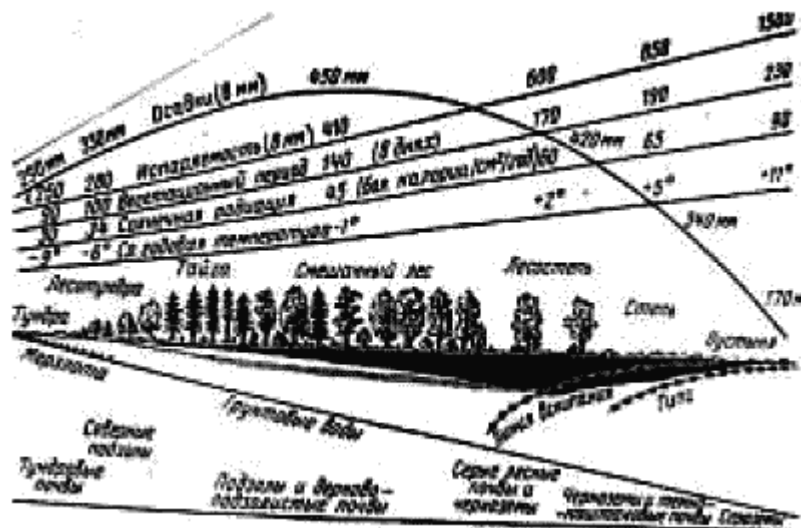


Рис. 2. Схема изменения основных экологических факторов на профиле «тундра – пустыня» в европейской части России.

С подъемом в горы также изменяется климат (количество осадков и температурный режим); экспозиция и крутизна склона влияют на интенсивность прогревания поверхности почвы и режим ее увлажнения. В среднем с повышением высоты над уровнем моря на 100 м среднегодовая температура уменьшается на $0,5^{\circ}\text{C}$, однако изменения климата на этом градиенте зависят от географической широты и удаленности от океана: широтный, долготный и высотный градиенты взаимодействуют.

Так нижняя граница леса в южных районах (Кавказ, Тянь-Шань) проходит на высоте около 2000 м, а в лесной зоне средней полосы лесной пояс начинается «от нуля». Велики различия климата, связанные с экспозицией, от которой зависит интенсивность поступления на поверхность солнечной энергии. Климатические пояса и соответствующие им пояса растительности всегда «наклонены» на север. В степной зоне пояс леса на северных склонах спускается на 100–200 м ниже, чем на южных, а в зоне пустынь по южным склонам леса нет вообще.

В горах Санта-Каталина Р. Уиттекером (1980) было изучено распределение экосистем в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции («градиента топографического увлажнения»). По хорошо прогреваемым южным склонам все типы экосистем поднимаются выше, чем по холодным северным (рис. 3).

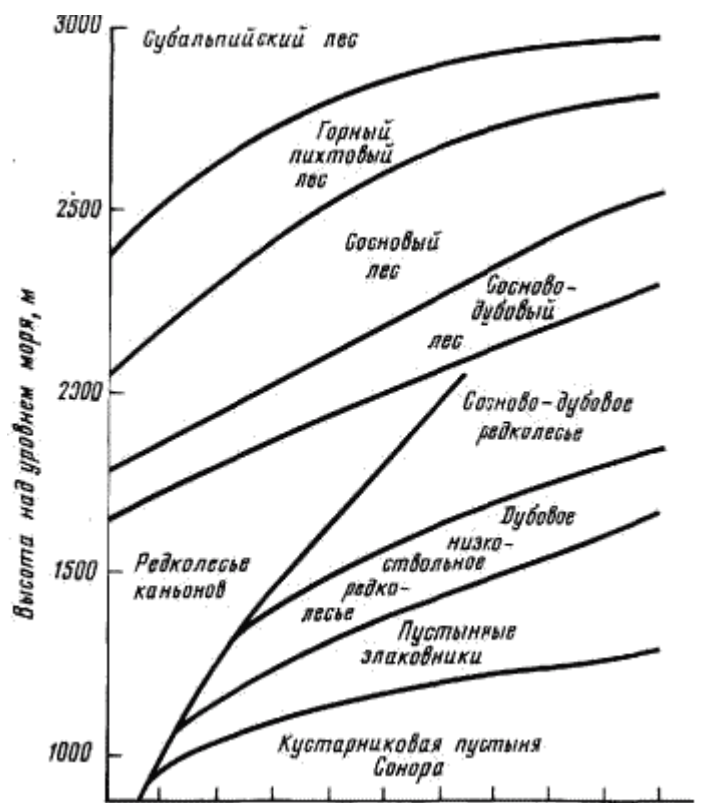


Рис. 3. Распределение основных типов экосистем в зависимости от высоты над уровнем моря и экспозиции в горах Санта-Котлина (по Уиттекеру, 1980).

Гранулометрический состав почвы влияет на растения и почвенную фауну через режим увлажнения и динамику питательных элементов.

Биотические факторы являются следствием взаимоотношений организмов. Для растений – это конкуренция, влияние животных (фитофаги, паразиты, опылители, распространители плодов и семян), грибов (микоризные, паразитические), бактерий (азотфиксирующие и болезнетворные), вирусов. Для животных – это конкуренция, влияние хищников, патогенных микроорганизмов, растений (для фитофагов).

Факторы, связанные с влиянием человека, выделяются в отдельную группу *антропогенных*. К наиболее существенным антропогенным факторам относятся следующие: химическое загрязнение воды, атмосферы и почвы, техногенное нарушение экосистем при разработке полезных ископаемых, выпас скота, рекреационное влияние, промысел животных (включая лов рыбы), заготовка растительного сырья. Особую роль человек играет как агент переселения видов из одного района в другой. Биологические инвазии, спровоцированные человеком, в настоящее время приняли катастрофические масштабы (см. 12.9).

В настоящее время роль антропогенных факторов резко возросла, и потому изучение последствий их влияния и разработка способов регулирования отношений человека и природы являются важнейшими проблемами прикладной экологии (инвайронменталистики).

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные абиотические факторы среды.
2. Расскажите о косвенных экологических факторах.
3. Дайте общую характеристику антропогенным факторам.

2.2. Условия и ресурсы

Прямые абиотические факторы подразделяются на факторы-условия и факторы-ресурсы.

По М. Бигону и др. (1989), условия – это изменяющиеся во времени и пространстве факторы среды обитания, на которые организмы реагируют по-разному, но эти составляющие среды не расходуются: один организм не может сделать их более доступными или недоступными для других. К числу факторов-условий относятся температура, влажность воздуха, соленость воды и скорость ее течения, реакция (рН) почвенного раствора, содержание в воде и почве загрязняющих веществ, которые не используются растениями как элементы питания.

В отличие от факторов-условий, факторы-ресурсы расходуются организмами в процессе жизнедеятельности, и потому один более сильный организм может «съесть» ресурсов больше, а другому, более слабому, их останется меньше.

2.2.1. Ресурсы

Для растений ресурсами являются свет, вода, элементы минерального питания, диоксид углерода, для насекомоопыляемых – насекомые-опылители (ветер как опылитель является фактором-условием). Для животных-фитофагов ресурсом являются растения, для зоофагов (хищников) – живые животные, для детритофагов-сапротрофов и редуцентов (бактерии, грибы) – мертвое органическое вещество. Для большинства организмов необходимым ресурсом является кислород.

Свет. Это основной источник энергии для наземных и водных экосистем. При этом из всех щедрот солнечной энергии, поступающей на Землю, на фотосинтез расходуется сравнительно небольшая часть света. Только культуре микроскопических морских водорослей удалось достичь использования для целей фотосинтеза 4,5%. В наземных экосистемах усвоение солнечной энергии для фотосинтеза не превышает 1–3% (тропические леса) и составляет в лесах умеренных широт 0,6–1,2%, а в посевах сельскохозяйственных культур даже с наиболее плотным пологом растений он не выше 0,6%.

Все экосистемы Земли используют в процессе фотосинтеза не более 0,001% от всего потока энергии, поступающей с солнечным светом на Землю. В 30–40 раз больше растения используют тепловой энергии солнечного света на испарение (транспирацию). В результате транспирации через корни, стебли и листья растений прогоняется раствор элементов питания, необходимый для их жизнедеятельности. Кроме того, это спасает растения от перегрева.

Для фотосинтеза используется лишь часть световых волн – в диапазоне 400–700 нм. Эта часть солнечной энергии составляет около 40% поступающего на Землю света и называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР). Наибольшее значение в составе ФАР имеют оранжево-красные и сине-фиолетовые лучи. При прохождении через большую толщу воды эти части света отфильтровываются, и до глубоких слоев доходят в основном зеленые лучи. Однако если эти лучи плохо усваиваются зелеными растениями, то за счет дополнительных пигментов их могут использовать красные водоросли (Rhodophyta). Бактерии-фототрофы также используют часть света, но с иным диапазоном длины волны – 800–900 нм.

Во многих случаях количество света избыточно, и потому интенсивность фотосинтеза не лимитируется поступающей солнечной энергией. Дефицит света наблюдается в затененных местообитаниях, например под густым пологом древостоя. В таких условиях у теневыносливых растений (сциофитов) выражен специальный синдром признаков теневыносливости, позволяющий усвоить больше света (тонкие листья, высокое содержание хлорофилла). Типичные сциофиты – папоротники, обитающие в расщелинах скал, например, листовика (*Phyllitis scolopendrium*).

Эффективность усвоения света в сообществах растений повышается за счет специальных приспособлений: вертикальное расположение листьев злаков, использующих свет, падающий на лист под острым углом (луга и степи); многослойная крона листьев (леса). Показателем числа слоев листьев, через которые проходит свет, является индекс

листовой поверхности (ИЛП), который определяется как отношение площади листьев к площади поверхности почвы, над которой они находятся. В разомкнутых сообществах пустынь ИЛП составляет доли единицы, в большинстве луговых сообществ – равен 4–6, а в еловом лесу – может достигать 12, то есть на 1 гектар леса приходится 12 гектаров поверхности листьев (Работнов, 1992).

Экологическое значение имеют и невидимые лучи, т.е. не воспринимаемые глазом человека. Так самые короткие ультрафиолетовые лучи при высокой интенсивности ослабляют иммунную систему животных, в особенности человека, при умеренной интенсивности они способствуют образованию витамина D в животных организмах. Инфракрасные (тепловые) лучи влияют на температурный режим теплокровных животных, при повышении их интенсивности снижается активность окислительных процессов.

Свет является неисчерпаемым ресурсом, который постоянно поступает на Землю в результате солнечной радиации.

Вода. Необходимым фактором жизни любого организма является его обводнение, так как именно вода является средой, в которой протекают все основные метаболические процессы. Ни один организм не обладает надежной системой сохранения воды, содержащейся в его клетках, и потому этот ресурс нуждается в постоянном пополнении. Вода – важнейший ресурс, участвующий в фотосинтезе, хотя основная ее часть, которая всасывается корнями растений, расходуется на испарение, что связано во многом с процессом поглощения через устьица диоксида углерода для фотосинтеза (мембран, которые способны «впускать» углекислый газ и «не выпускать» воду, нет).

Специальные приспособления характерны для растений, обитающих в условиях дефицита влаги (см. 4.4.3), и растений избыточно увлажненных местообитаний (у водных растений проводящая система замещена воздухоносной тканью – аэренхимой).

Нет необходимости говорить о различиях водных и наземных животных. Среди наземных животных существуют виды с разной потребностью в воде. Так животные пустыни, где постоянно ощущается дефицит воды, значительное количество воды получают при разложении жиров, которые выступают запасниками потенциальной влаги. «Депозит» жиров у тушканчиков, песчанок находится в хвосте, у верблюда – в горбе.

Степень доступности воды накладывает ограничения на распространение многих видов животных и на потребление ими других ресурсов. Не только домашний скот, но и дикие копытные животные могут разрушить травостой в результате перевыпаса только близ водоемов, хотя радиусы пастбы у них значительно больше, чем у коров или овец. По этой причине отдаленные от воды участки злаковника или саванны оказываются лучше сохранившимися.

Круговорот воды в биосфере делает ее неисчерпаемым (возобновимым) ресурсом, однако под влиянием человека этот круговорот изменился (см. 13.2.2). Кроме того, во многих районах вода сильно загрязнена, что ограничивает возможность использования ее организмами многих видов, включая человека.

Диоксид углерода. Этот ресурс необходим для фотосинтеза, но его содержание в атмосфере столь велико, что в естественных условиях он не лимитирует процесс синтеза органического вещества. Аналогично не лимитирует интенсивность фотосинтеза водных растений содержание диоксида углерода в воде.

Диоксид углерода является не только прямым фактором-ресурсом, но и косвенным фактором, влияющим на климат. В результате сжигания больших количеств топлива, содержащего углерод, концентрация диоксида углерода в атмосфере повышается. В итоге происходит потепление климата (см. 13.2.1).

Элементы питания. Элементы, необходимые для жизни организмов, называются биогенными. Из 54 элементов периодической таблицы, которые встречаются в природе, около половины их важны либо для животных, либо для растений. Основные биогены называются макроэлементами, шесть из них нужны всем живым существам и в больших количествах. Чтобы запомнить их, экологи составили из латинских букв, соответствующих

химическим символам, смешное слово CHNOPS («ЧНОПС»: С – углерод, Н – водород, N – азот, O – кислород, P – фосфор, S – сера).

Из других макроэлементов важны: кальций, калий, магний, причем кальций в больших количествах необходим позвоночным и моллюскам для построения скелета или раковин, а магний – растениям, так как он входит в состав молекулы хлорофилла.

Остальные элементы нужны организмам в меньших количествах и называются микроэлементами. Растениям необходимы 10 микроэлементов, в том числе для фотосинтеза – марганец, железо, хлор, цинк, ванадий; для азотного обмена – молибден, бор, кобальт, железо; для прочих метаболических реакций – марганец, бор, кобальт, медь, кремний. Все эти элементы, кроме бора, нужны и животным. Кроме того, животным необходимы селен, хром, никель, йод, фтор, олово, мышьяк.

У разных растений отмечаются свои «пристрастия» к микроэлементам. Так некоторым папоротникам для нормального развития необходим алюминий, диатомовым водорослям – кремний, а некоторым зеленым водорослям – селен. Для успешного симбиоза азотфиксирующих бактерий и бобовых (см. 8.6) необходим кобальт.

Кислород. Этот элемент необходим для дыхания подавляющему большинству организмов, однако его дефицит наблюдается только в водных экосистемах и переувлажненных почвах, что связано с низкой растворимостью кислорода в воде. Если в 1 л воздуха содержится 210 см³ кислорода, то в воде его содержание не превышает 10 см³ л, причем растворимость кислорода снижается при повышении температуры и солености. Это делает кислород фактором, ограничивающим возможности жизни многих обитателей водоемов. Они гибнут летом при повышении температуры и зимой при заморозках, когда вода изолирована от атмосферы слоем льда и весь кислород израсходован организмами.

Пополнение запаса кислорода в воде происходит за счет его поступления из воздуха, причем этот медленный процесс может ускорить сильный ветер. Кислород выделяют водные растения, в первую очередь фитопланктон, в процессе фотосинтеза. По этой причине содержание кислорода связано с количеством света, который проникает в водную толщу, что в свою очередь зависит от прозрачности воды. Поэтому, чем вода прозрачнее, тем выше в ней содержание кислорода. Все это объясняет сложную динамику содержания кислорода в воде в зависимости от типа водоема, времени суток и времени года.

В подтапливаемых почвах, т.е. с близким уровнем грунтовых вод, корни древесных растений избегают глубоких пересыщенных водой горизонтов. В зоне дефицита кислорода они практически не всасывают воду и растворенные в ней элементы минерального питания.

Пространство. Физическое пространство является ресурсом, потому что любые факторы-ресурсы, которые потребляются организмами, занимают определенную территорию. Растения, чтобы проходить нормальный жизненный цикл, должны получить определенную площадь «под солнцем» и некоторый объем почвы для потребления воды и элементов минерального питания (площадь питания). Животным-фитофагам нужен «участок пастбища» (для тли это будет часть листа, для косяка лошадей – десятки гектаров степи, для стада слонов – десятки квадратных километров), плотоядным животным – охотничьи наделы.

Сравнительно редко физическое пространство может быть ресурсом само по себе вне зависимости от того, какие «съедобные» ресурсы с ним связаны. Такое возможно лишь в тех случаях, когда возникает острый дефицит жизненного пространства. Например, при нехватке места одни луковички крокусов выталкивают другие из земли. В поселениях мидий раковины так плотно прижаты друг к другу, что между ними не могут втиснуться новые претенденты поселиться на том же камне.

Дефицит пространства (как резервуара ресурсов) является фактором, который во многом определяет характер взаимоотношений между особями одного вида или разных видов. Об этом еще предстоит специальный разговор (см. 8.2), тем не менее отметим, что дефицит пространства (чрезмерно высокая плотность использующих его особей) снижает рождаемость, повышает смертность (в первую очередь у растений) и способствует миграции

подвижных организмов (животных) на более свободные территории.

Организмы как пищевые ресурсы. Использование организмов как пищевых ресурсов возможно в трех вариантах:

1. *хищничество* – съедание организма-ресурса в живом состоянии. Организм-ресурс при этом может быть убит (как заяц волком) или съеден по частям при сохранении его живым (поедание растений фитофагами, питание оводов и слепней сельскохозяйственными животными);

2. *паразитизм* – длительное использование живого организма-ресурса как среды жизни и источника пищи;

3. *детритофагия* – поедание мертвого организма.

Особенности организмов, которые используют эти способы гетеротрофного питания, будут рассмотрены в разделе 10.2. Познакомимся с питательными качествами (химическим составом и усвояемостью) разных организмов как ресурсов.

Растения и животные резко различаются как пищевые ресурсы. Клеточные оболочки растений образованы целлюлозой и лигнином, по этой причине количественное соотношение углерода и азота (C:N) в растительных тканях составляет от 20:1 до 40:1. У животных, клетки которых лишены «целлюлозного чехла», содержание углерода гораздо ниже, и это соотношение составляет от 8:1 до 10:1.

У фитофагов нет ферментов, позволяющих переваривать целлюлозу, поэтому усвоение растительной пищи всегда очень низкое. Чтобы разрушить оболочки клеток, фитофаги тщательно измельчают (пережевывают) пищу. Тем не менее, разложение целлюлозы выполняют живущие в пищеварительном тракте фитофагов прокариоты и низшие животные, которые обладают целлюлозолитическими ферментами (они связаны с фитофагами отношениями мутуализма, см. 8.6). Животные-детритофаги стремятся поедать растительный детрит не в «свежем состоянии», а когда он уже заселен микроорганизмами-редуцентами.

Разные ткани растений имеют разный химический состав: концентрация азота и других элементов минерального питания выше в меристематических тканях, клетки которых делятся, а углеводов – в сидовидных трубках флоэмы и в некоторых запасающих тканях (в клубнях, семенах), которые являются самыми питательными частями растений. Самые высокие концентрации целлюлозы и лигнина – в старых отмерших тканях, например в древесине.

Различия химического состава служат причиной специализации насекомых-фитофагов для поедания разных тканей (например, разных видов дубовых галлиц, личинки которых питаются молодыми и старыми листьями, вегетативными почками, мужскими цветками, тканями корня и т.д.). Большинство насекомых-фитофагов, тем не менее, избегает потребления старых одревесневших тканей.

Зоофаги измельчают свою пищу незначительно и часто вообще заглатывают ее целиком. Как подчеркивают М. Бигон и др. (1989) проблем с пищеварением у них нет, «...да и по строению своего пищеварительного аппарата они различаются довольно мало; их заботит скорее то, как добычу отыскать, изловить, умертвить и съесть» (с. 155).

Контрольные вопросы

1. На каком принципе основывается различие факторов-ресурсов и факторов-условий?
2. Какая доля солнечной энергии усваивается растениями при фотосинтезе?
3. Что такое ФАР?
4. Как определяется индекс листовой поверхности (ИЛП)?
5. В каких условиях свет может быть лимитирующим фактором?
6. Расскажите об экологической роли невидимых лучей.
7. Какую роль играет вода в жизни растений?
8. Как влияет обеспеченность водой на потребление животными других ресурсов?

9. Охарактеризуйте диоксид углерода как прямой и косвенный экологический фактор.
10. Что означает слово «CHNOPS»?
11. Каково соотношение азота и фосфора в биомассе?
12. Какие элементы питания растений и животных называются микроэлементами?
13. В каких экосистемах кислород является лимитирующим фактором?
14. Чем объясняется взаимообусловленность освещенности и содержания в воде кислорода в водных экосистемах?
15. Расскажите о пространстве как факторе-ресурсе.
16. Какие варианты использования организмов как ресурсов Вы знаете?
17. Сравните растительные и животные организмы как пищевые ресурсы.
18. Почему животным трудно переваривать растительную пищу?

2.2.2. Условия

Температура. Этот фактор-условие наиболее важный и сложный по «многоканальности» воздействия на организмы. Температура изменяется в связи с географической широтой, высотой над уровнем моря и долготой (расстоянием от океана, которое определяет степень континентальности климата), в сезонными и суточными циклами. Кроме того, на нее влияют микроклиматические особенности экотопа: разная степень прогревания склонов разной экспозиции, стекание горного холодного воздуха в долины, а в водных экосистемах – глубина. В глубоких слоях водоема температура более низкая и стабильная, а поверхностные воды в теплое время года прогреваются.

Климатологи исследовали вклад каждого из этих факторов в формирование температурного режима. Так выяснено, что самые высокие температуры отмечаются не на экваторе, а в средних широтах (при высокой континентальности), где с подъемом на каждые 100 м высоты над уровнем моря средняя годовая температура падает на 0,5–1°C. С увеличением глубины водоема колебания температуры в суточных и разногодичных циклах смягчаются и т.д. На температуру воды влияет и степень перемешивания разных слоев: если его нет, то различия между теплыми приповерхностными и холодными глубинными водами будут велики, при перемешивании они сглаживаются.

Экологов интересуют в первую очередь не чисто физические параметры температурного режима, а их экологическое (физиологическое) влияние на различные организмы, как экотермные (холоднокровные), так и эндотермные (теплокровные, см. 4.4.1).

Для эктотермных организмов большое значение имеет «физиологическое время», измеряемое в «градусо-днях» – произведении средней температуры на число дней, которые характеризовались превышением «порога развития» (температуры, начиная с которой организм оживает).

Яйца кузнечиков начинают развиваться после того, как средняя дневная температура превысит 16°C. Если температура будет на уровне 20°C, то развитие потребует 17,5 суток, а если она поднимется до 30°C – сократится до 5 суток. Разумеется, если температура превысит верхний порог, при котором возможно существование того или иного организма, то он погибнет.

Для оценки скорости развития микроорганизмов возможно использование «градусо-часов», о чем знает любая хозяйка, имеющая дело с дрожжевыми грибами. При более высокой температуре они размножаются более интенсивно, и потому тесто или квас будут готовы быстрее, чем при низкой температуре. Температура влияет и на интенсивность размножения молочнокислых бактерий: молоко, подолгу сохраняющее свежесть в холодильнике, в теплом помещении скисает в течение нескольких часов.

Принцип определения «градусо-дней» лежит в основе используемого в сельском хозяйстве показателя «сумма положительных температур за период со средней дневной температурой выше 10°C» (для холодостойких крестоцветных, например рапса или редьки –

5°C). Этот показатель является важнейшей характеристикой климата, по которому определяется возможность возделывания той или иной сельскохозяйственной культуры.

В таблицах 1 и 2 показаны значения сумм положительных температур для некоторых наиболее важных в сельскохозяйственном отношении районов России и потребность в этом параметре климата основных сельскохозяйственных культур.

Таблица 1 *Агроклиматические условия некоторых районов РФ*

Метео-станция	Продолжительность периода (дни) с температурой выше		Безморозный период	Сумма температур за период выше	
	5°C	10°C		5°C	10°C
Воронеж	190	153	157	2900	2600
Липецк	182	144	147	2650	2350
Астрахань	210	175	183	3750	3450
Элиста	213	176	175	3750	3400
Ставрополь	222	178	180	3575	3200
Краснодар	230	190	200	3300	3000
Екатеринбург	162	119	100	2123	1800
Пермь	162	119	115	2178	1849
Ижевск	164	126	128	2310	1913
Челябинск	165	125	110	2300	2000
Омск	161	121	100	2150	1850
Новосибирск	157	120	110	2175	1900
Барнаул	165	130	112	2350	2100

Таблица 2 *Минимально необходимая сумма положительных температур (за период с температурой выше 10°C) для основных сельскохозяйственных культур в средней полосе РФ (по Кирюшину, 1996)*

Культура	Сумма положительных температур
Пшеница яровая	1200-1700
Ячмень	950-1450
Овес	1000-1600
Просо	1400-1950
Кукуруза на зерно	2100-2900
Кукуруза на силос	1800-2400
Гречиха	1300
Горох	1300
Картофель	1600
Сахарная свекла	2000

Примечание: указан диапазон при возделывании разных сортов (ранне-, средне- и позднеспелых).

Температурные пределы, т.е. самые высокие и самые низкие температуры, которые могут выносить разные организмы в активном состоянии, различны. Кроме того, они зависят от влажности воздуха. Так растения во влажной атмосфере легче переносят стресс высоких температур. Влияние низких температур тем более губительно, чем оно более продолжительно. В состоянии покоя организм наиболее устойчив как к низким, так и к высоким температурам: сухие пшеничные зерна сохраняют всхожесть при прогревании до температуры 90°C в течение 10 минут, но если их замочить – гибнут при температуре 60°C. Чемпион по переживанию низких температур – лиственница: переносит морозы именно за счет способности переходить в состояние покоя.

Температура – важнейший фактор, влияющий на метаболизм организмов и определяющий их распространение. Однако для различных видов важными оказываются разные составляющие температурного режима: среднегодовая температура, средняя температура летних месяцев, минимальная температура в разные сезоны года и т.д. Кроме того, нередко температура влияет на организмы косвенно, например, при повышении температуры воды в ней снижается содержание кислорода.

Относительная влажность воздуха. Этот фактор-условие обычно тесно взаимодействует с температурой, и риск обезвоживания растений, насекомых или других животных при высоких температурах тем выше, чем ниже влажность воздуха. Разные виды растений и животных имеют разные возможности противодействовать потерям воды, в частности растения, приспособленные к стрессу засухи (ксерофиты), удерживают воду даже при низкой влажности воздуха (см. 4.4.3).

Влажность воздуха может меняться в разных частях экосистемы: быть достаточно высокой внутри травостоя злаковника и низкой – над его поверхностью. При высокой влажности и очень сухих почвах этот фактор может становиться ресурсом. Выпадение росы, к примеру, играет роль в обеспечении влагой пустынных растений, в частности знаменитое растение пустыни Намиб вельвичия (*Welwitschia mirabilis*) использует в качестве ресурса воды только росу туманов (дожди там вообще не выпадают). Обитающие в этой пустыне жуки-чернотелки также используют воду, оседающую из росы на его холодном теле.

pH воды и почвы. Концентрация ионов водорода в воде влияет на организмы непосредственно (при pH ниже 3 происходит повреждение протоплазмы клеток корня у большинства сосудистых растений) и косвенно, определяя концентрацию ионов питательных элементов и токсичных веществ. При этом косвенное влияние pH сильнее: при кислой

реакции среды почва насыщается токсичными подвижными соединениями алюминия и железа, в щелочных почвах резко падает доступность фосфатов и многих микроэлементов.

При понижении pH (например, в результате выпадения кислотных дождей) нарушаются метаболические процессы в организмах: осморегуляция, работа ферментов и газообмен через дыхательные поверхности. Кроме того, повышается концентрация токсичных элементов (в первую очередь алюминия) в результате катионного обмена с донными осадками. Кроме того, снижается количество пищевых ресурсов для животных обитателей экосистем (число видов растений и животных). При подкислении воды в озерах резко замедляется рост диатомовых водорослей.

Подзолистые и серые лесные почвы имеют слабокислую реакцию в результате выщелачивания кальция разлагающейся подстилкой. По этой причине кислотные дожди в этой зоне особенно губительны – снижают плодородие почвы и ограничивают возможности возделывания культур, для которых оптимальна нормальная реакция почвенного раствора (пшеницы, кукурузы и др.). В то же время эти дожди наносят сравнительно малый ущерб черноземам степной зоны, которые имеют слабощелочную реакцию и хорошо нейтрализуют выпадающие кислоты. Более того, содержащиеся в кислых дождях оксиды азота могут быть азотным удобрением и повышать урожай.

Соленость воды. Большая часть воды, которая имеется на земле – соленая морская. В среднем в морской воде содержится около 3,5% солей, причем, 2,7% – это хлористый натрий, а остальные 0,8% – соли магния, кальция и калия. Из катионов, кроме хлора, в составе морских солей принимают участие ионы сульфата, соды и брома.

Для большинства обитателей моря соленость – чрезвычайно важный фактор. Многие из них изотоничны: концентрация солей во внутренней среде организма примерно такая же, как и в морской воде. Поэтому у них нет проблем с удержанием воды, которая при гипотоничности (т.е. низкой концентрации солей в организме) могла бы быть «вытянута» из организмов под действием осмотических сил. Однако среди обитателей моря много и гипотоничных организмов, например морских рыб, которые затрачивают энергию на удержание в теле воды. Особую экологическую группу составляют проходные рыбы, совершающие нерестовые миграции из морей в реки (осетровые, лососевые, сельдевые) и из рек в моря (некоторые бычки, речной угорь, тропические виды сомов). Эти виды адаптированы к перепадам солености воды и перед миграциями накапливают резервные вещества (главным образом жир), которые необходимы им для перестройки метаболизма.

Такие же проблемы характерны и для растений, произрастающих на засоленных почвах. В этих условиях растут только виды, адаптированные к высоким концентрациям солей в почвенном растворе (галофиты), другие растения – погибают.

Разные ионы по-разному влияют на организмы. Так для растений наименее токсичен сульфат-ион и наиболее токсичен ион гидрокарбоната натрия – HCO_3^- . Ионы хлора имеют среднюю токсичность. По этой причине, если засоление почвы оценивается только по общему содержанию солей, т.е. сухому остатку, который получается после выпаривания водной вытяжки из почвы, и не учитывается состав солей, которые обусловили засоление, экологическая оценка этого фактора будет неполной. Один сульфат-ион в пять раз менее токсичен, чем ион хлора, и в десять раз – чем ион HCO_3^- .

Засоление почв характерно для лесостепной, степной и пустынной зон и меняется с севера на юг по ряду: сульфатное – сульфатно-хлоридное – хлоридно-содовое. В любой зоне возможны все варианты уровня засоления – от слабого (содержание солей составляет доли процентов) до солончака (несколько процентов солей от общего веса почвы), хотя площадь солончаков возрастает с севера на юг.

Большинство сельскохозяйственных растений неустойчиво к засолению, что сдерживает возможность возделывания их на почвах даже со слабым засолением. Исключение составляет лишь сахарная свекла, предок которой – свекла морская (*Beta maritima*) – связан с засоленными почвами Средиземноморья. Поэтому свеклу можно возделывать на слабо солончаковых почвах, что даже повышает содержание сахара в ее

корнях. На знании этой особенности сахарной свеклы основан прием повышения ее урожайности и одновременного уничтожения сорняков внесением невысоких доз поваренной соли. (Однако этот прием опасен для остальных культур севооборота, в котором возделывается свекла: для них повышение содержания натрия в почвенном растворе нежелательно.)

Течение. Этот прямодействующий физический фактор играет большую роль при определении видового состава растений и животных, в первую очередь в речных экосистемах. В быстротекущих реках состав биоты представлен организмами, участвующими в обрастании камней (т.е. перифитона), прежде всего нитчатыми водорослями, а также разнообразными беспозвоночными, обитающими под камнями. В медленно текущих реках формируются богатые видами высокопродуктивные экосистемы с участием разнообразных растений-макрофитов. Экосистемы прибрежий таких рек по составу биоты напоминают озера, в которых вообще отсутствует течение.

Течение влияет на состав водных экосистем также как косвенный фактор через концентрацию в воде кислорода, являющегося важным ресурсом. Чем быстрее течение воды, тем содержание в ней кислорода выше.

Не меньшую роль, чем в пресноводных экосистемах, течение играет в жизни морских экосистем. Морские течения переносят теплые и холодные массы воды и тем самым посредством температуры влияют на условия жизни в море. Теплую воду несут Гольфстрим и Северо-Атлантическое течение, холодную – Калифорнийское течение (по этой причине на побережье Калифорнии обычны туманы). Кроме поверхностных ветровых течений, существуют и глубоководные перемещения водных масс. По этой причине в морских экосистемах, как правило, не бывает недостатка кислорода, что достаточно обычно для озерных экосистем.

В жизни водных экосистем большую роль играет также вертикальное перемещение водных масс. В пресноводных водоемах перемешивание выравнивает градиент температуры от поверхности до глубоководий и повышает содержание кислорода во всей водной толще. Особую же роль явление перемешивания вод играет в океанах, где происходит подъем больших масс холодной и обогащенной элементами питания воды к поверхности, что называется апвеллингом.

Морские течения, кроме того, являются «машинами климата», т.е. косвенным фактором, который через изменение температуры и влажности влияет на наземные экосистемы.

Загрязняющие вещества. Повышение концентрации загрязняющих веществ в воде, атмосфере и почве во многом связано с хозяйственной деятельностью человека, и потому характер загрязнения зависит от типа производства (хотя возможно загрязнение атмосферы сернистым газом и по естественным причинам, например при извержении вулканов). Основными источниками веществ, загрязняющих атмосферу, являются предприятия топливно-энергетического комплекса и транспорт, а загрязняющих воду – предприятия химической промышленности (табл. 3). Загрязняющие атмосферу оксиды серы и азота с кислотными дождями попадают в водные и наземные экосистемы. Предприятия горнодобывающей и металлургической промышленности сбрасывают в водоемы соединения меди, свинца, цинка и других тяжелых металлов. Загрязнение почв тяжелыми металлами (в первую очередь свинцом) происходит при использовании транспортом этилированного бензина.

Таблица 3 *Десять основных веществ, загрязняющих биосферу*

Вещество	Краткая характеристика
Углекислый газ	Образуется при сгорании всех видов топлива. Увеличение его содержания в атмосфере приводит к повышению ее температуры, что чревато пагубными геохимическими и экологическими последствиями.
Оксид углерода	Образуется при неполном сгорании топлива. Может нарушить тепловой баланс атмосферы.
Сернистый газ	Содержится в дымах промышленных предприятий. Вызывает обострение респираторных заболеваний, наносит вред растениям. Разъедает известняк и некоторые ткани.
Оксиды азота	Создают смог и вызывают респираторные заболевания и бронхит у новорожденных. Способствуют чрезмерному разрастанию водной растительности.
Фосфаты	Содержатся в удобрениях. Главный загрязнитель вод в реках и озерах.
Ртуть	Один из опаснейших загрязнителей пищевых продуктов, особенно морского происхождения. Накапливается в организме и вредно действует на нервную систему.

Вещество	Краткая характеристика
Свинец	Добавляется в бензин. Действует на ферментативные системы и обмен веществ в живых клетках.
Нефть	Приводит к пагубным экологическим последствиям. Вызывает гибель планктонных организмов, рыбы, морских птиц и млекопитающих.
ДДТ и другие пестициды	Очень токсичны для ракообразных. Убивают рыб и организмы, служащие для них кормом. Многие являются канцерогенами.
Радиация	В дозах, превышающих допустимые, приводит к злокачественным новообразованиям и генетическим мутациям.

Большую опасность для водных экосистем представляет поступление в них биогенов – фосфатов, соединений азота и др., которые вызывают эвтрофикацию экосистем (см. 12.7). Если в экосистему попадают высокотоксичные элементы, такие как ртуть, то происходит

подрыв ее биологической продуктивности и гибель большей части организмов.

Устойчивость организмов разных видов к действию загрязняющих веществ различна, что позволяет по составу биоты оценивать уровень загрязнения экосистемы (использовать методы биологической индикации). В популяциях многих видов могут быть устойчивые к загрязняющим веществам экотипы, которые активизируются при их появлении (см. 4.2).

Контрольные вопросы

1. Какие факторы влияют на температуру в наземных и водных экосистемах?
2. Расскажите о понятии «градусо-дни».
3. Какую роль играет показатель «сумма положительных температур» для экологически ориентированного сельского хозяйства?
4. От каких факторов зависят температурные пределы выносливости организмов?
5. Приведите примеры косвенного влияния температуры на организмы.
6. В каких условиях влажность воздуха может стать ресурсом?
7. Охарактеризуйте рН среды как прямой и косвенный фактор.
8. Почему соленость воды не опасна для морских организмов?
9. Какой из ионов, вызывающих засоление почвы, наиболее токсичен?
10. Какой вид сельскохозяйственных растений, выращиваемых в Средней полосе, устойчив к засолению почвы и почему?
11. Какую роль играет течение в жизни пресноводных экосистем?
12. Расскажите о влиянии течений на экосистемы океана.
13. Перечислите основные вещества, загрязняющие атмосферу.

2.5. Комплексные градиенты

Группа экологических факторов, которые изменяются сопряженно, называется *комплексным градиентом*.

Р. Уиттекер (1980) писал, что экологических факторов, которые не объединялись бы в комплексные градиенты, нет.

Комплексные градиенты, как правило, формируются косвенными факторами, подобными высоте над уровнем моря, географической широте или расстоянию от океана. Могут взаимодействовать и объединяться в комплексные градиенты и прямодействующие экологические факторы. Например, повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение почвы, а на влажных почвах в степных районах – и их засоление за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы. Изменение увлажнения влияет на биохимические процессы, протекающие в почве, и на активность различных групп почвенной фауны и микроорганизмов, которые осуществляют гумификацию или минерализацию органического вещества.

Изменение температуры почвы также может вызвать цепную реакцию процессов изменения режима увлажнения и физико-химических преобразований.

Весьма интересный вариант комплексного градиента, который связывает воедино такие разные факторы, как свет и эдафические (почвенные) факторы, описал А. Тилман (Tilman, 1990): при крайней скудности почвенных ресурсов (сухость, низкое содержание элементов питания, высокая концентрация токсичных солей) растения не испытывают недостатка в свете, так как растут редко и не затеняют друг друга. При изобилии почвенных ресурсов растения образуют густые заросли – деревья в дубово-липовом или буковом лесу, тростник в низовьях рек субаридной зоны, канареечник на богатых прирусловых наилках в поймах рек лесной зоны, и в дефиците оказывается свет, так как растения затеняют друг друга. Этот градиент будет рассмотрен в разделе 8.2.

Комплексные градиенты, которые влияют на состав и структуру экосистем в большей

степени, чем другие, называются *ведущими*. В составе таких ведущих градиентов всегда есть лимитирующий фактор, т.е. условие, или ресурс, которое находится в минимуме или максимуме и в большей степени, чем другие условия, влияет на состояние организмов, популяций или состав целой экосистемы (см. 3.3).

Контрольные вопросы

1. Что такое «комплексный градиент»?
2. Приведите примеры комплексных градиентов, формируемых прямыми и косвенными факторами.
3. Расскажите о комплексном градиенте, описанном Д. Тилманом.

2.6. Основные среды жизни

Рассмотренные факторы и комплексные градиенты формируют жизненные среды – водную, наземно-воздушную, почвенную. Кроме того, для многих организмов жизненной средой являются другие организмы.

Водная среда жизни. Это самая древняя среда, в которой жизнь возникла и долго эволюционировала еще до того момента, как первые организмы появились на суше. По составу водной среды жизни различаются два ее основных варианта: пресноводная и морская среды.

Водой покрыто более 70% поверхности планеты. Тем не менее, за счет сравнительной выравненности условий этой среды («вода всегда мокрая») разнообразие организмов в водной среде намного меньше, чем на суше. Лишь каждый десятый вид царства растений связан с водной средой, разнообразие водных животных несколько выше. Общее соотношение числа видов «суша/вода» – около 1:5.

Плотность воды выше плотности воздуха в 800 раз. И давление на населяющие ее организмы также много выше, чем в наземных условиях: на каждый 10 м глубины оно возрастает на 1 атм. Одно из основных направлений приспособления организмов к жизни в водной среде – повышение плавучести за счет увеличения поверхности тела и формирования тканей и органов, содержащих воздух. Организмы могут парить в воде (как представители планктона – водоросли, простейшие, бактерии) или активно перемещаться, как рыбы, формирующие нектон. Значительная часть организмов прикреплена к поверхности дна или перемещается по ней. Как уже отмечалось, важным фактором водной среды является течение.

Основу продукции большинства водных экосистем составляют автотрофы, использующие солнечный свет, пробивающийся через толщу воды. Возможность «пробивания» этой толщи определяется прозрачностью воды. В прозрачной воде океана в зависимости от угла падения солнечного света автотрофная жизнь возможна до глубины 200 м в тропиках и 50-ти м в высоких широтах (например, в морях Северного Ледовитого океана). В сильно взмученных пресноводных водоемах слой, заселенный автотрофами (его называют *фотическим*), может составлять всего несколько десятков сантиметров.

Наиболее активно поглощается водой красная часть спектра света, поэтому, как отмечалось, глубоководья морей заселены красными водорослями, способными за счет дополнительных пигментов усваивать зеленый свет. Прозрачность воды определяется несложным прибором – диском Секки, который представляет собой окрашенный в белый цвет круг диаметром 20 см. О степени прозрачности воды судят по глубине, на которой диск становится неразличимым.

Важнейшей характеристикой воды является ее химический состав – содержание солей (в том числе биогенов), газов, ионов водорода (рН). По концентрации биогенов, особенно фосфора и азота, водоемы разделяются на олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные. При повышении содержания биогенов, скажем, при загрязнении водоема стоками, происходит

процесс эвтрофикации водных экосистем (см. 12.7).

Содержание кислорода в воде примерно в 20 раз ниже, чем в атмосфере, и составляет 6–8 мл/л. Оно снижается при повышении температуры, а также в стоячих водоемах в зимнее время, когда вода изолирована от атмосферы слоем льда. Снижение концентрации кислорода может стать причиной гибели многих обитателей водных экосистем, исключая особо устойчивые к дефициту кислорода виды, подобные карасю или линю, которые могут жить даже при снижении содержания кислорода до 0,5 мл/л.

Содержание углекислого газа в воде, напротив, выше, чем в атмосфере. В морской воде его может содержаться до 40–50 мл/л, что примерно в 150 раз выше, чем в атмосфере. Потребление углекислого газа фитопланктоном при интенсивном фотосинтезе не превышает 0,5 мл/л в сутки.

Концентрация ионов водорода в воде (рН) может меняться в пределах 3,7–7,8. Нейтральными считаются воды с рН от 6,45 до 7,3. Как уже отмечалось, с понижением рН биоразнообразие организмов, населяющих водную среду, быстро убывает. Речной рак, многие виды моллюсков гибнут при рН ниже 6, окунь и щука могут выдержать рН до 5, угорь и голец выживают при понижении рН до 5–4,4. В более кислых водах сохраняются лишь некоторые виды зоопланктона и фитопланктона. Кислотные дожди, связанные с выбросами в атмосферу больших количеств оксидов серы и азота промышленными предприятиями, стали причиной подкисления вод озер Европы и США и резкого обеднения их биологического разнообразия.

Наземно-воздушная среда жизни. Воздух отличается значительно более низкой плотностью по сравнению с водой. По этой причине освоение воздушной среды, которое произошло много позже, чем зарождение жизни и ее развитие в водной среде, сопровождалось усилением развития механических тканей, которые позволили организмам противостоять действию закона всемирного тяготения и ветра (скелет у позвоночных животных, хитиновые панцири у насекомых, склеренхима у растений). В условиях только воздушной среды ни один организм постоянно жить не может, и потому даже лучшие «летуны» (птицы и насекомые) должны периодически опускаться на землю. Перемещение организмов по воздуху возможно за счет специальных приспособлений – крыльев у птиц, насекомых, некоторых видов млекопитающих и даже рыб, парашютики и крылышки у семян, воздушные мешки у пыльцы хвойных пород и т.д.

Воздух – плохой проводник тепла, и потому именно в воздушной среде на суше возникли эндотермные (теплокровные) животные, которым легче сохранить тепло, чем эктотермным обитателям водной среды. Для теплокровных водных животных, включая гигантов-китов, водная среда вторична, предки этих животных когда-то жили на суше.

Для жизни в воздушной среде потребовались более сложные механизмы размножения, которые исключали бы риск высыхания половых клеток (многоклеточные антеридии и архегонии, а затем семязачатки и завязи у растений, внутреннее оплодотворение у животных, яйца с плотной оболочкой у птиц, пресмыкающихся, земноводных и др.).

В целом возможностей для формирования разнообразных сочетаний факторов в условиях наземно-воздушной среды много больше, чем водной. Именно в этой среде особенно ярко проявляются различия климата разных районов (и на разных высотах над уровнем моря в пределах одного района). Поэтому разнообразие наземных организмов много выше, чем водных.

Почвенная среда жизни. Большая часть суши покрыта тонким слоем (по сравнению с толщей земной коры) почвы, названной в.И. Вернадским биокосным телом. Почва представляет собой сложный многослойный «пирог» из горизонтов с разными свойствами, причем состав и толщина «пирога» в разных зонах различны. Общеизвестны зональный (от подзолов и серых лесных до черноземов, каштановых и бурых почв) и гидрогенный (от влажно-луговых до болотно-торфянистых) ряды почв. В южных районах почвы могут быть, кроме того, засолены на поверхности (солончаковатые почвы и солончаки) или в глубине (солонцы).

Любая почва представляет собой многофазную систему, в состав которой входят:

- минеральные частицы – от тончайшего ила до песка и гравия;
- органическое вещество – от тел только что умерших животных и отмерших корней растений до гумуса, в котором это органическое вещество подверглось сложной химической обработке;
- газовая (воздушная) фаза, характер которой во многом определяется физическими свойствами почвы – ее структурой и соответственно плотностью и порозностью. Газовая фаза почвы всегда обогащена углекислым газом и парами воды и может быть обеднена кислородом, что сближает условия жизни в почве с условиями водной среды;
- водная фаза. Вода в почве также может содержаться в разных количествах (от избытка до крайнего дефицита) и в разных качествах, быть гравитационной, т.е. свободно перемещающейся по капиллярам и наиболее доступной для корней растений и животных организмов, гигроскопической, т.е. входящей в состав коллоидных частиц, и газовой, т.е. в форме пара.

Эта многофазность почв делает их среду наиболее насыщенной жизнью. В почвах сконцентрирована основная биомасса животных, бактерий, грибов, в ней расположены корни растений, живущих в наземно-воздушной среде, но извлекающих из почвы воду с элементами питания и поставляющие в «темный мир» почвы органическое вещество, накопленное в процессе фотосинтеза на свету. Почва – это главный «цех по переработке» органического вещества, через нее протекает до 90% углерода, возвращаемого в атмосферу.

Гигантское разнообразие жизни в почве включает не только те организмы, которые живут в ней постоянно – позвоночные (кроты), членистоногие, бактерии, водоросли, дождевые черви и т.д., но и те организмы, которые связаны с ней лишь в начале своей «биографии» (саранчовые, многие жуки и т.д.).

Адаптация растений к некоторым вариантам экстремальных почвенных условий (засуха, засоление) будут рассмотрены в следующей главе.

Организмы как среда жизни. Нет ни одного вида многоклеточных организмов, который не был бы заселен другими организмами, и в первую очередь паразитами. Разные организмы и разные их органы, ткани и клетки имеют свою специфику как жизненные среды и свое паразитарное население, которое в разной степени опасно для хозяина, предоставившего им «жилплощадь со столом». Тем не менее, есть общие особенности этой среды жизни: в ней смягчены колебания внешних условий, и практически не ограничены ресурсы пищи.

Далеко не всегда хозяин, который заселен паразитами, оказывается беспомощным перед «назойливыми квартирантами». В этом случае паразитам приходится преодолевать неблагоприятные условия, формируемые в результате защитных реакций хозяина. По этой причине лучшая среда жизни для многих паразитов – это старые ослабленные особи.

Организмы как среду жизни, кроме паразитов, могут использовать многие виды, которые полезны организму-хозяину, т.е. находятся с ним в отношениях взаимовыгодного сотрудничества – мутуализма (см. 8.6).

Контрольные вопросы

1. Расскажите об основных параметрах водной среды жизни.
2. Как организмы адаптируются к жизни в водной среде?
3. Какие факторы определяют способность света «пробивать» водную толщу?
4. Как изменяется спектр солнечного света при прохождении через водную толщу?
5. Какие факторы являются лимитирующими в водной среде?
6. Приведите примеры влияния pH водной среды на организмы.
7. Расскажите об основных отличиях наземно-воздушной и водной сред жизни.
8. Какие изменения в строении организмов произошли в связи с освоением наземно-воздушной среды?

9. Чем можно объяснить более высокий уровень разнообразия организмов, обитающих в наземно-воздушной среде по сравнению с водной средой жизни?
10. Охарактеризуйте почвенную среду жизни как многофазную.
11. Расскажите о разнообразии жизни в почвенной среде.
12. Опишите основные особенности организма как среды жизни.

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Главные комплексные градиенты, определяющие характер экосистем конкретного региона (где живет студент).
2. Свет как фактор-ресурс.
3. Вода как незаменимый фактор жизни организмов.
4. Макро– и микроэлементы в питании растений и животных.
5. Организмы как пищевые ресурсы.
6. Температура как экологический фактор.
7. Характеристика температурного режима конкретного региона (где живет студент).
8. Засоление воды и почвы как экологический фактор.
9. Экологическая роль горизонтального и вертикального перемещения водных масс.
10. Экологическое значение загрязняющих веществ в конкретном регионе (где живет студент).
11. Главные комплексные градиенты в конкретном регионе (где живет студент).
12. Сравнение водной и наземно-воздушной сред жизни.
13. Сравнение водной и почвенной сред жизни.

Глава 3. Основные принципы аутэкологии

В любой таксономической группе (среди насекомых, ракообразных, мхов, голосеменных и др.) виды разнообразны по требованиям к условиям среды и способности переносить неблагоприятные условия. Тем не менее, есть несколько экологических правил – принципов аутэкологии, которые проявляются в любой группе, хотя из этих правил всегда возможны исключения.

3.1. Принцип экологического оптимума

На градиенте любого экологического фактора распространение вида ограничено пределами толерантности (рис. 4). Между этими пределами есть отрезок, на котором условия для конкретного вида наиболее благоприятны и потому формируется самая большая биомасса и высокая плотность популяции. Это его экологический оптимум. Слева и справа от оптимума условия для жизни вида менее благоприятны. Это зоны пессимума, т.е. угнетения организмов, когда падает плотность популяции и вид становится наиболее уязвимыми к действию неблагоприятных экологических факторов (включая и влияние человека).



Рис. 4. Схема распределения вида на градиенте среды (по Шилову, 1998). 1 – степень благоприятствования условий среды для организма, 2 – величина энергозатрат на поддержание жизнедеятельности.

В зоне оптимума жизнь организма наиболее комфортна, и он затрачивает на ее поддержание минимальное количество энергии. В зонах пессимума для поддержания жизнедеятельности приходится тратить энергии много больше и включать специальные «механизмы выживания». Например для согревания в холоде теплокровные животные затрачивают энергию, накопленную в жировых тканях. Растения в условиях пессимума затрачивают большую часть продуктов фотосинтеза на дыхание и медленно растут.

Симметричная колоколовидная кривая, показанная на рисунке 4, является достаточно схематизированным приближением к реальной картине отношений видов к факторам среды. Часто распределения видов имеют асимметричный характер, т.е. кривая распределения более пологая с одной стороны и более крутая – с другой. Кроме того, иногда распределения могут быть двухвершинными или даже многовершинными, так как на некоторых отрезках градиента вид может быть подавлен более сильными конкурентами.



Рис. 5. Варианты отношения видов к факторам среды (по Шилову, 1998). 1 – эврибионтный вид, 2 – стенобионтный вид.

Разные виды имеют различные амплитуды распределения по градиентам факторов среды. Виды с узкой амплитудой называются *стенобионтными*, с широкой – *эврибионтными* (рис. 5). Так стенотермные и эвритермные организмы – это виды соответственно неустойчивые и устойчивые к колебаниям температуры. К эвритермным относятся многие насекомые (муравьи, жуки-ксилофаги и др.). Пример стенотермности в животном мире – веслоногий рачок (*Corilla mirabile*), который не выдерживает изменений температуры за пределами 23–29°C (Шилов, 1998). Стенотермными являются деревья тропического леса, которые выдерживают колебания температуры в интервале 5–8°C. Классический пример эвритермности – Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii*), которая в Якутии выдерживает колебания температуры от плюс 30 до минус 70 градусов. Большинство видов деревьев средней полосы Европы выдерживает колебания температуры в пределах 60

градусов. Эта эвритермность во многом связана со способностью деревьев переживать холодное время года в состоянии покоя.

Большой опыт изучения отношения видов к разным факторам среды накоплен ботаниками. Они определяли диапазоны распределения видов по отношению к увлажнению, богатству почвы элементами минерального питания, интенсивности пастбищной нагрузки и т.д. с целью последующей оценки характера экотопов по составу видов растительных сообществ.

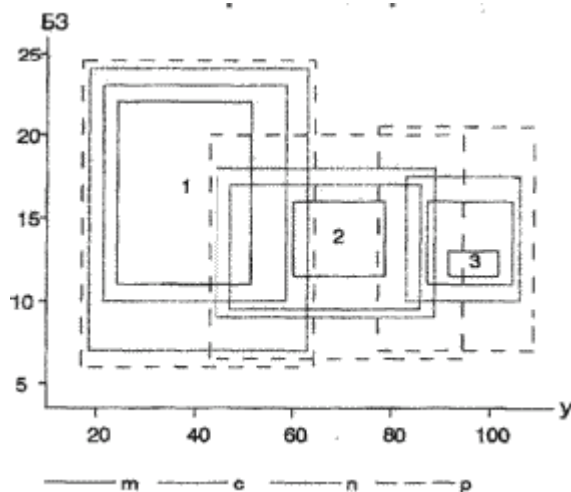


Рис. 6. Экологические ареалы трех видов растений по отношению к факторам увлажнения (Y) и богатства почвы элементами минерального питания (БЗ, по Раменскому и др., 1956). Градации проективного покрытия: m — более 8%, c — 8–2,5%, n — 2,4–3 %, p — 0,2–0,1 %.

На рис. 6 показаны экологические ареалы трех видов растений разной экологии, связанных с сухими местообитаниями — типчака (*Festuca valesiaca*, 1), условиями умеренного увлажнения — овсяницы луговой (*Festuca pratensis*, 2) и переувлажненными почвами — осоки лисьей (*Carex vulpina*, 3). Рисунок иллюстрирует общеизвестные экологические закономерности:

- при уменьшении обилия расширяется экологическая амплитуда вида;
- кривые распределения видов по градиентам факторов среды могут налагаться друг на друга при невысоком обилии, но оказываются разомкнутыми при высоком обилии.

Контрольные вопросы

1. На какие градации делится градиент фактора среды между пределами толерантности вида?
2. Какие формы может иметь кривая распределения вида на градиенте экологического фактора, кроме колоколовидной?
3. Приведите примеры стенобионтных и эврибионтных видов.

3.2. Принцип индивидуальности экологии видов

Каждый вид индивидуально распределяется по экологическим факторам, кривые распределений разных видов перекрываются, но их оптимумы различаются.

По этой причине при изменении условий среды в пространстве (например, от сухой вершины холма к влажному лугу) или во времени (при пересыхании озера, при усилении выпаса, при зарастании скал) состав экосистем изменяется постепенно. Известный российский эколог Л.Г. Раменский сформулировал этот закон образно: «Виды — это не рота солдат, марширующих в ногу».

Индивидуальность экологии видов – это то свойство, которое «крайне неудобно» для практического использования данных о связи видов и условий среды. По этой причине для удобства использования в практике (т.е. из прагматических соображений) знание об индивидуальных особенностях видов упрощается (редуцируется) до системы экологических групп. Такие группы объединяют не тождественные по экологии виды, а виды с близким отношением к одному или нескольким факторам среды.

Для выделения экологических групп градиент среды разбивается на некоторое число классов, и к одной экологической группе относятся виды, которые имеют зоны оптимума в этом классе. Количество классов зависит от задачи, которая была поставлена при выделении экологических групп, и полноты знаний о распределении видов по градиенту экологического фактора, и потому экологические группы видов могут быть выделены в более крупном и более мелком масштабе.

Так например, по отношению к фактору увлажнения почвы все виды растений можно разбить на три группы:

1. ксерофиты – виды сухих местообитаний;
2. мезофиты – виды нормально увлажненных местообитаний;
3. гидрофиты – виды переувлажненных местообитаний.

Однако этот ряд может быть разбит на 5 градаций за счет двух дополнительных переходных групп и тогда примет следующий вид:

1. ксерофиты,
2. ксеромезофиты,
3. мезофиты,
4. мезогидрофиты,
5. гидрофиты.

При наличии более обширного материала о распределении видов вдоль градиентов среды этот ряд может быть увеличен до 7 групп за счет дополнительных переходных групп между мезофитами и гидрофитами. Кроме того, наряду с гидрофитами (типичными водными растениями), можно выделить группу гигрофитов – растений переувлажненных почв, которые покрыты водой лишь часть вегетационного сезона или не заливаются вообще, а увлажнены только за счет приближенных к поверхности грунтовых вод.

Задача выделения экологических групп имеет множество аналогий в практической жизни. К примеру, форма и размер стопы человека индивидуальны, тем не менее, из соображений удобства обувь шьется по системе размеров. Поскольку разделение любой совокупности индивидуальных объектов на группы противоречит их природе, периодически возникают ситуации, когда трудно определить принадлежность объекта к группе: один размер обуви еще мал, а следующий – уже велик. Условность отнесения видов к экологическим группам еще больше. Решить вопрос о том, к какой группе относится вид – ксеромезофитам или мезоксерофитам, гигромезофитам или мезогигрофитам – часто бывает очень сложно.

Важным следствием принципа индивидуальности экологии видов является постепенность изменения состава растительных сообществ и экосистем вдоль градиентов среды. Такие постепенные изменения называются континуумом (непрерывностью). По этой причине конкретные сообщества и экосистемы выделяются также условно, как и экологические группы видов.

Концепция континуума была сформулирована в начале XX в. независимо двумя учеными – россиянином Л.Г. Раменским и американцем Г. Глизоном (Н. Gleason). Во второй половине XX в. наибольший вклад в ее развитие внесли Р. Уиттекер (R. Whittaker), Дж. Кертис (J. Curtis), Р. Макинтош (R. McIntosh) и М. Остин (M. Austin).

Различают континуумы двух типов: экоклин и экотон. Экоклин – это абсолютный континуум, внутри которого на градиенте не выделяется зон быстрого и медленного изменений видового состава сообществ. Этот тип континуума преобладает в тех случаях, когда изменение состава сообществ происходит без смены жизненной формы растений, т.е.

меняется травяная или лесная растительность. Пример экоклина приведен на рис. 7, из него очевидно, что смена растительных сообществ на градиенте происходит постепенно и провести границы сообществ, соответствующих разным условиям засоления почвы, можно только условно.

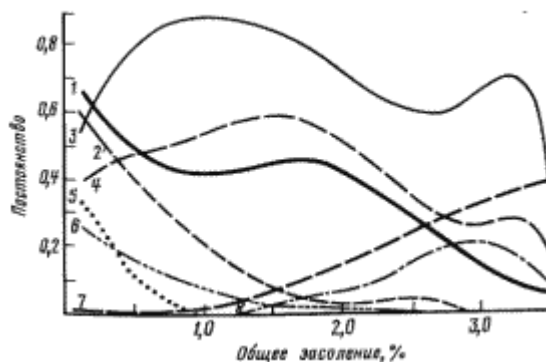


Рис. 7. Экоклин травяной растительности поймы нижней Волги по градиенту общего засоления (список видов сокращен, по Golub, Mirkin, 1986). 1 – *Phalaroides arundinacea*, 2 – *Bolboschoenus borodinii*, 6 – *Argusia sibirica*, 7 – *Atriplex litoralis*, 8 – *Tripolium vulgare*.

Экотон – это тип континуума, при котором на градиенте формируются более или менее однородные сообщества, связанные зоной быстрого и видимого на глаз перехода. Типичный пример экотона – растительность опушки (рис. 8), т.е. зоны контакта леса и злаковника (луга или степи).

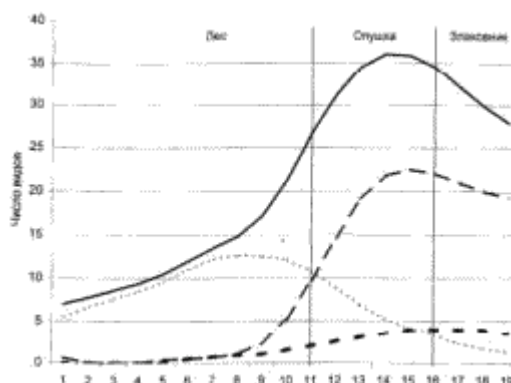


Рис. 8. Экотопный эффект в растительности лесной опушки (по Кучеровой, 2001). Число видов: 1 – общее, 2 – злаковников, 3 – лесных, 4 – опушечных.

Аналогичные континуумы типов экоклин и экотон проявляются и в характере изменения гетеротрофной биоты, в первую очередь насекомых и почвенных животных.

Контрольные вопросы

1. Объясните содержание принципа индивидуальности экологии вида.
2. Что такое экологические группы видов, с чем связана их условность?
3. Расскажите об истории развития и содержании концепции континуума.
4. Чем отличаются экоклин и экотон?

3.3. Принцип лимитирующих факторов

Суть этого принципа, связанного с именем Ю. Либиха, заключается в том, что наиболее важным для распределения вида является тот фактор, значения которого находятся в минимуме или в максимуме.

Как уже отмечалось, наличие в составе комплексного градиента лимитирующего фактора делает этот градиент ведущим, т.е. в большей степени, чем другие, определяющим состав и продуктивность экосистем и состояние популяций формирующих их видов. Так в зоне тундры основу ведущего комплексного градиента составляет количество тепла, так как влаги там достаточно, а обеспеченность элементами минерального питания также зависит от тепла: чем теплее субстраты, тем активнее идет в них процесс минерализации органического вещества и меньше накапливается неразложившихся остатков растений.

В зоне тайги лимитирующим фактором является обеспеченность почв питательными элементами. Почвы, формирующиеся на карбонатных породах, которые богаты кальцием и другими минеральными элементами, позволяют формироваться очень продуктивным сообществам. Однако в условиях тайги, особенно в южной ее части, возрастает роль второго ведущего комплексного градиента, связанного с увлажнением.

В лесостепной и степной зонах ведущий комплексный градиент формируют экологические факторы, связанные с лимитирующим фактором увлажнения, так как почвы в этих зонах (черноземы) богаты питательными элементами. Особенно остро влияние лимитирующего фактора проявляется в годы засух. На этот комплексный градиент может накладываться влияние выпаса (как отмечалось, выпас – это также комплексный градиент), а в южной части степной зоны – комплексного градиента засоления почвы.

В водных экосистемах для большинства входящих в их состав организмов лимитирующими факторами являются содержание кислорода и фосфора, а для растений, кроме того, – свет.

Для многих животных в условиях умеренного климата лимитирующим фактором является глубина снежного покрова. Свободное перемещение по глубокому снегу свойственно сравнительно небольшому числу видов, имеющих «лыжи» (заяц-беляк, заяц-русак, белая куропатка) или отличающихся «длинноногостью» (лось). Глубокий снег является препятствием для перемещения волка и кабана. Этот фактор определяет границы коневодства с круглогодичным содержанием животных на пастбищах. При глубоком снеге (в период зимнего выпаса – тебеневки) лошади не могут использовать корм.

Контрольные вопросы

1. Кто является автором принципа лимитирующих факторов, какие факторы называются лимитирующими?
2. Приведите примеры лимитирующих факторов в наземных экосистемах разных природных зон.
3. Какие факторы являются лимитирующими в водных экосистемах?

Темы докладов на семинарском занятии

1. Для чего и как выделяют экологические группы видов?
2. Концепция континуума: история и значение для экологии.
3. Роль лимитирующих факторов в определении состава биоты экосистем.

Глава 4. Адаптации к абиотическим факторам

Единство организмов с условиями среды их обитания, которое достигается за счет адаптаций (приспособлений), является прописной истиной и составляет основу учения Ч. Дарвина. В этой главе будут рассмотрены общие вопросы природы адаптаций и несколько конкретных примеров адаптации разных организмов к разным условиям среды.

4.1. Определение понятия

Адаптация – это приспособление организма к определенным условиям среды, которое достигается за счет комплекса признаков – морфологических, физиологических, поведенческих. В результате адаптаций возникают организмы, приспособленные к различным условиям среды. Адаптациями объясняется различный состав экосистем разных экологических условий.

И.А. Шилов (1998) подчеркивает, что в эволюции крупных таксонов адаптация к лимитирующим факторам определяла наиболее крупные изменения морфологии и физиологии. Так выход позвоночных животных на сушу был невозможен без преодоления двух лимитирующих факторов – малой плотности среды и низкой влажности. В результате произошла замена «парящей» локомоции на развитие конечностей рычажного типа, способных обеспечить поступательное движение (возникновение «четвероногих») и активный полет птиц.

При выходе растений на сушу эти же лимитирующие факторы привели к возникновению высших растений. В условиях воздушной среды (исключая ту часть растений, которая сохранила связь с водной средой обитания) растения должны были решить комплекс адаптационных задач:

- не засохнуть (развить проводящую систему, корневую систему, покровные ткани с устьицами);
- не упасть (развить механические ткани, способные противостоять гравитационной силе и ветру);
- не умереть с голоду (сформировать мощную листовую поверхность для фотосинтеза и увеличивать всасывание корнями элементов минерального питания за счет симбиоза с грибами и бактериями);
- обеспечить условия для размножения – сформировать защищенные от высыхания органы бесполого и полового размножения – многоклеточные спорангии и гаметангии.

Как высшая форма адаптации к жизни в условиях наземной среды возникли семенные растения с «маленьким шедевром эволюции» – семенем (Тахтаджян, 1978) и объединением спорофита и гаметофита в единый организм.

Адаптации животных к переживанию неблагоприятных условий в целом более разнообразны, чем у растений. Их можно свести к трем основным направлениям:

- уход от неблагоприятных условий (миграция птиц, кочевка оленей и других копытных в поисках корма, зарывание в песок, почву или снег и др.);
- переход в состояние анабиоза – резкого снижения активности процессов жизнедеятельности (покоящиеся стадии у беспозвоночных животных, прекращение активности рептилий при низких температурах, зимняя спячка млекопитающих и др.);
- развитие приспособлений для жизни в неблагоприятных условиях (шерстный покров и подкожный жир у животных в условиях холодного климата, экономное использование воды у пустынных животных и т.д.).

Растения «заякорены», т.е. ведут прикрепленный образ жизни, и потому у них возможны лишь два варианта адаптаций: снижение интенсивности процессов жизнедеятельности в неблагоприятные периоды (сбрасывание листьев, перезимовывание в стадии погребенных в почву органов – луковиц, корневищ, клубней, а также семян и спор, полный криптобиоз у моховидных) или повышение устойчивости к неблагоприятным факторам за счет специальных физиологических механизмов.

Разнообразие физиологических механизмов переживания неблагоприятных абиотических (засуха, засоление, дефицит света, холод) и биотических (влияние фитофагов, конкуренция с другими растениями) факторов компенсирует отсутствие у растений способности к миграциям в более благоприятные экологические условия.

Впрочем, наблюдаемые изменения в поведении организмов часто связаны не с адаптациями, а с преадаптациями – «скрытыми» приспособлениями, которые проявились и оказались полезными при появлении нового фактора. Преадаптациями объясняется

устойчивость некоторых экотипов сорных растений к действию гербицидов и некоторых видов деревьев к загрязнению атмосферы промышленностью и транспортом.

Экологи используют также понятие «экзаптация» (Gould, Vrba, 1982; Гиляров, 2003), которое обозначает приспособление, первоначально возникшее для одной цели, но затем оказавшееся полезным для решения другой задачи (например, перья у птиц возникли как адаптация для защиты от холода, но в дальнейшем оказались полезными для полета).

Экзаптациями объясняются некоторые «странные» явления природы, переток элементов питания из растения одного вида в другой по микоризе. Микоризным грибам «выгодно» сотрудничать с несколькими видами деревьев, и переток элементов питания является побочным следствием этой адаптации.

Контрольные вопросы

1. Что такое адаптация?
2. Расскажите об адаптации растений к наземному образу жизни.
3. Расскажите об адаптации животных к наземно-воздушной среде жизни.
4. Чем различаются адаптации к неблагоприятным условиям среды у растений и животных?
5. Что такое преадаптация и экзаптация?

4.2. Адаптивные комплексы

Как уже отмечалось, адаптация любого организма к условиям среды достигается за счет комплекса признаков, при этом набор адаптивных признаков бывает достаточно разнообразным. Поэтому разные организмы используют лишь часть потенциально возможных адаптивных признаков. Так переживание животными экстремальных условий в пустыне (высокие температуры, дефицит воды) возможно как за счет физиологических (запас жира с получением воды путем его расщепления), так и поведенческих адаптаций (зарывание в песок). Для переживания холода животные могут сжигать некоторое количество жира, сохранять тепло за счет густого шерстного или перьевого покрова, снижать активность жизнедеятельности (впадать в спячку), зарываться в снег (временно, или зимовать под снегом).

Принцип множественности адаптаций к переживанию стрессов достаточно хорошо изучен физиологами растений. К примеру, реакция на повышение концентрации почвенного раствора (засоление) может включать в себя изменение толщины и химического состава клеточных стенок, количества и изоферментного состава мембранных транспортных насосов и каналов, увеличение низкомолекулярных органических и неорганических осмопротекторов, торможение роста, изменение соотношения надземная часть/корень (Усманов и др., 2001). К этому можно добавить способность снижать концентрацию солей в клеточном соке путем их выделения на поверхность листьев.

Наборы адаптаций, которые сформировались у разных видов для преодоления неблагоприятных условий среды, индивидуальны.

Адаптивные комплексы (синдромы) могут включать признаки, как меняющиеся параллельно в одном направлении (вес организма и длительность жизни, скорость роста растений и их поедаемость фитофагами), так и связанные отношениями трейдоффа, т.е. непреодолимыми отрицательными корреляциями (число потомков и длительность их жизни, устойчивость к стрессу и скорость роста у растений, т.е. пациентность и виолентность, см. 5.2).

Интересные примеры трейдоффа «заботливость» родителей/число потомков приводит И.А. Шилов (1998). У рыб с пелагической икрой (т.е. «бросаемой на произвол судьбы») количество икринок исчисляется сотнями тысяч и миллионами, а у акул, яйца которых защищены плотной оболочкой, количество икринок исчисляется единицами. «Беззаботная»

зеленая жаба (*Bufo viridis*) производит за сезон 8–12 тысяч икринок, а жаба-повитуха (*Alytes obstetricans*), наматывающая икру на ноги, – всего 150. У американской пипы (*Pipa americana*), вынашивающей икру в особых ячейках на коже спины, количество икринок еще меньше и не превышает 100. Такой же трейдофф связывает уровень жизни и размер семьи у человека: в самых бедных странах самые большие семьи.

При этом далеко не всегда признаки адаптивного комплекса связаны однозначно. У разных видов одни и те же признаки в одних и тех же условиях могут быть связаны как положительными корреляциями, так и формировать трейдофф. Ю.Э. Романовский (1998) показал, что у пресмыкающихся, родители которых «не заботятся» о потомках, между массой тела и плодовитостью связь положительная (чем крупнее организм, тем больше у него потомков), а у птиц и млекопитающих с «заботливыми» родителями эти параметры связаны отношениями трейдоффа: чем крупнее родители, тем меньше число их потомков. В этом случае отношение двух признаков – размер организма и число потомков – определяет третий (в данном случае заботливость родителей).

Контрольные вопросы

1. Расскажите о множественности адаптаций организмов к условиям среды.
2. Приведите примеры признаков, изменяющихся параллельно в одном направлении, и трейдоффов.

4.4. Примеры адаптаций

Приведем несколько примеров адаптаций организмов к абиотическим факторам среды.

4.4.1. Экотермные и эндотермные организмы

Температура является одним из главных факторов, непосредственно влияющих на все организмы (см. 2.2.2). Верхний предел толерантности к этому фактору составляет 60°C (температура свертывания белков), а нижний – меняется в зависимости от вида организмов. Лишь некоторые бактерии могут существовать при 100°C.

Влияние резких колебаний температуры окружающей среды на организмы снижают специальные адаптивные комплексы признаков. Существуют два принципиально разных типа адаптаций к температуре: пассивный и активный.

Первый тип характерен для *экотермных* (пойкилотермных, холоднокровных) организмов (все таксоны органического мира, кроме птиц и млекопитающих). У этих организмов, благодаря сравнительно низкому уровню обмена веществ, главным источником поступления тепловой энергии является внешнее тепло. Их активность зависит от температуры окружающей среды: насекомые, ящерицы и многие другие животные в прохладную погоду становятся вялыми и малоподвижными. Многие виды животных при этом обладают способностью к выбору места с оптимальными условиями температуры, влажности и инсоляции (при дефиците тепла ящерицы греются на освещенных солнцем плитах горных пород, а при его избытке прячутся под камни и зарываются в песок).

У экотермных организмов существуют специальные адаптации для переживания холода – накопление в клетках «биологических антифризов», препятствующих замерзанию воды и образованию кристалликов льда в клетках и тканях. Например, у холодноводных рыб такими антифризами являются гликопротеиды, у растений – сахар.

Эффективным способом переживания неблагоприятных температур (как низких, так и высоких) является обезвоживание организмов. Коловратки при обезвоживании выносили температуру до –190°C! Колебание содержания воды в тканях экотермных животных может иметь сезонный характер, что было выявлено у жуков-ксилофагов (т.е. питающихся древесиной и зимующих в «столовой»), в тканях которых летом воды было много больше,

чем зимой. Общеизвестна высокая устойчивость к колебаниям температуры сухих семян растений или обезвоженных слоевищ мхов.

Некоторые эктотермные животные могут повышать температуру тела за счет резких сокращений мышц (например тунец). В холодную погоду питоны обвиваются вокруг кладки яиц и также резкими сокращениями мышц выделяют тепло, достаточное для того, чтобы будущее потомство нормально развивалось. Температура тела питона повышается также во время переваривания пищи.

У рептилий пустыни (ящерицы, вараны, черепахи) имеются специальные приспособления для понижения температуры. Вараны и ящерицы более интенсивно дышат (примерно так же, как и собаки), черепахи выделяют слюну, которой смачивают голову и передние конечности.

Таким образом, «абсолютная» эктотермность наблюдается только у очень маленьких организмов. Большинство организмов все-таки способно к слабой регуляции температуры тела. У шмелей температура тела поддерживается на уровне 36–40°C даже при температуре воздуха ниже 10°C. Все это говорит о том, что пассивный и активный типы адаптаций связаны постепенным переходом.

Эндотермные (гомойотермные, теплокровные) организмы (птицы и млекопитающие) обеспечиваются теплом за счет собственной теплопродукции и способны активно регулировать производство тепла и его расходование. При этом температура их тела меняется незначительно, ее колебания не превышают 2–4°C даже при самых сильных морозах. Главные адаптации – химическая терморегуляция за счет выделения тепла (например, при дыхании) и физическая терморегуляция за счет теплоизоляционных структур (жировой прослойки, перьев, волос и т.д.).

Эндотермные, как и эктотермные животные, для понижения температуры тела используют охлаждающие механизмы испарения влаги с поверхности слизистых оболочек ротовой полости и верхних дыхательных путей. Морфофизиологические приспособления дополняются при этом сложными формами приспособительного поведения (выбор мест для ночлега, защищенных от ветра; групповые ночевки у грызунов, формирование пингвинами плотных групп – «черепах» для уменьшения потерь тепла в условиях низких температур Антарктики и т.д.). Авторы наблюдали, как верблюды в пустыне Гоби также образуют аналогичную «черепаху», укладываясь рядом. В этом случае они достигают обратного эффекта: коллективом защищаются от высокой внешней температуры, которая много выше, чем температура тела животных.

Имеется множество попыток сформулировать правила адаптации к температурам, например «правило Аллена» – чем холоднее климат, тем короче выступающие части тела, например, уши. Это «правило» иллюстрируют размеры ушей у северянина-песца, обычной для средних широт рыжей лисицы и африканской лисицы фенек.

По «правилу Бергмана», животные одного вида в разных климатических условиях имеют разный вес: они более крупные в холодных условиях и мельче – в теплых. Волк на Таймыре весит около 50 кг, а в Монголии – только 40, лисица на среднерусской равнине может достигать 10 кг, а в Туркмении – это небольшой зверек весом не более 3 кг. Еще более наглядно «правило Бергмана» иллюстрирует связь размеров пингвинов с условиями их обитания. Самый крупный пингвин – императорский (рост 1,2 м, вес 34 кг) живет в центре Антарктиды и редко встречается за пределами 61° о северной широты; патагонский пингвин (90 см, 15–17 кг) обитает на островах Маккуори (55° о южной широты); ослиный (70 см, 6 кг) – до Тасмании (40° о южной широты); самый маленький пингвин – галапагосский, размером всего 50 см и весом 3–4 кг, живет на экваторе, на Галапагосских островах.

Однако из этих «правил» есть множество исключений.

Контрольные вопросы

1. Какие таксоны относятся к классу эндотермных?

2. Какие физиологические механизмы используют эктотермные животные для переживания экстремальных температурных условий?
3. Приведите примеры относительности эктотермности.
4. Какие механизмы используют эндотермные животные для регулирования температуры тела?
5. Расскажите о правиле Аллена.
6. Приведите примеры, иллюстрирующие правило Бергмана.

4.4.2. Биоритмы

Биоритмы – другой характерный пример адаптаций организмов к изменениям условий среды, которые помогают регулировать температуру тела. Они заключаются в закономерных периодических изменениях физиологии или поведения организмов при смене времени суток, сезонов года, приливов и отливов, лунных фаз.

Суточные биоритмы ярко выражены у животных и человека: время активной деятельности и отдыха у разных видов не совпадает. Дневные животные добывают пищу днем, для ночных (совы, летучие мыши) период бодрствования наступает с темнотой. С суточным биоритмом связаны десятки физиологических показателей (пульс, артериальное давление, температура тела и др.), от которых зависит активность организма.

Под влиянием приливов и отливов меняется поведение организмов планктона, бентоса мелководий, в период отливов моллюски закрывают раковины или зарываются в песок.

Суточные биоритмы проявляются и у растений. Так у многих видов цветки закрываются на ночь, у некоторых видов в течение суток изменяется положение листьев. У туранговых тополей, растущих в поймах пустынных рек, в период солнцепека листья поворачиваются ребром к солнцу, и потому под такими деревьями днем не бывает тени. Подобным образом может изменяться положение листьев и у некоторых деревьев умеренной полосы, например, у липы. У лотоса листья днем приподнимаются над водой на несколько сантиметров, но ночью «плавают» на ее поверхности так же, как листья кувшинки и кубышки. У клевера лугового листья на ночь складываются таким образом, что снаружи оказываются их нижние поверхности. Только ночью открываются устьица у кактусов.

Сезонные биоритмы ярко выражены и у животных, и у растений, особенно в районах со значительными изменениями климата по сезонам года (в дождевых тропических лесах, где тепло и идут дожди круглый год, эти изменения сглажены). Со временами года связаны ритмы размножения животных и их миграций (в первую очередь перелетных птиц), наступление фенологических фаз развития растений (бутонизация, цветение, плодоношение, сбрасывание листьев деревьев на зиму в умеренных широтах или в сухой жаркий период в сухих тропиках).

У животных, остающихся зимовать в холодном климате, повышается степень теплоизоляции тела. Так теплоизолирующая способность зимней «шубы» бурого медведя на 93% выше, чем летней.

Биоритмы организмов, связанные с изменением длины светового дня, называются *фотопериодизмом*. Так уменьшение длины дня – сигнал для подготовки растений к зиме (а птиц – к перелетам). За счет искусственного освещения, имитирующего длинный день, организмы могут быть «сбиты с толку». В частности, описаны случаи вымерзания в городах деревьев, если они росли рядом с фонарями (Горышина, 1991). Они оказывались неподготовленными к зиме (у них не накапливались «биологические антифризы» в клетках).

Контрольные вопросы

1. Расскажите о суточных биоритмах растений и животных.
2. Приведите примеры сезонных биоритмов животных и растений.
3. Что такое фотопериодизм у растений?

4.4.3. Ксерофиты

Обширная часть суши нашей планеты (степи, прерии, пустыни и др.) характеризуется условиями недостаточного увлажнения. К этим условиям адаптирована большая экологическая группа *ксерофитов*.

Ксерофиты – это засухоустойчивые растения, которые без риска гибели могут терять до 50% содержащейся в них воды. У этих растений существует целый комплекс адаптаций к условиям недостатка влаги: глубокие и разветвленные корневые системы, способные извлекать воду из большого объема почвы на глубине 8–10 м; высокое осмотическое давление клеточного сока, позволяющее «вытягивать» влагу из достаточно сухой почвы; толстая кутикула с восковым налетом на листьях, которые уменьшают испарение; узкие листья, наличие на них волосков, большое число устьиц и особые механизмы регулирования их просвета, увеличенный объем вакуолей, делающих растения резервуарами воды (суккулентность кактусов) и т.д.

Кроме того, некоторые ксерофиты выделяют ароматические вещества, которые обволакивают растение, что способствует уменьшению испарения.

У ксерофитов существуют особые варианты фотосинтеза – C4 и САМ (*кислый метаболизм толстянковых*). Ксерофиты C4 при фотосинтезе на единицу производимого органического вещества затрачивают воды в 2 раза меньше, чем мезофиты с фотосинтезом C3. Растения с фотосинтезом C4 – основа «сухого земледелия» в районах с недостаточным количеством осадков. Пример культурного растения C4 – сорго, которое Н.И. Вавилов назвал «верблюдом растительного мира».

САМ (у кактусов, саксаулов, древовидных молочаев и др.) обеспечивает наиболее экономное расходование влаги: устьица открываются ночью, и поглощаемый диоксид углерода связывается в органические кислоты, а днем фотосинтез осуществляется при закрытых устьицах за счет ночных запасов диоксида углерода.

Разные виды ксерофитов для обеспечения способности переживать стресс засухи используют разные наборы признаков, что делает эту экологическую группу весьма разнообразной по внешнему виду (рис. 9).



Рис. 9. адаптивные комплексы признаков у трех видов растений ксерофитов.

Контрольные вопросы

1. Расскажите об адаптации растений к переживанию засухи.
2. Какой экологический ряд вдоль градиента дефицита воды составляют разные типы фотосинтеза?

4.4.4. Адаптации животных к дефициту кислорода

Для большинства организмов кислород имеет большое физиологическое значение, и потому уменьшение его концентрации в атмосфере или в воде ведет к формированию специальных адаптаций к дефициту кислорода.

Эффективные адаптации к недостатку кислорода развиваются у ныряющих животных (Акимов и др., 2001). Так морские змеи могут находиться под водой – 2,5 часа, а морские черепахи – 6 часов. У кашалотов остановка дыхания может достигать до 2 часов, а глубина погружения – свыше 1000 м. Несколько меньше эти показатели у ластоногих и еще меньше – у полуводных, т.е. постоянно обитающих у воды и в воде млекопитающих и птиц.

В большинстве случаев ныряющие животные имеют увеличенный объем легких и высокое содержание в крови гемоглобина. Важным кислородным депо служит также мышечный миоглобин, содержание которого у ныряющих млекопитающих в 3,7 раза больше, чем у наземных животных. При этом ныряльщики расходуют кислород очень

экономно: у них снижается частота сердечных сокращений, и резко замедляется кровоток, значительная часть клеток может временно переходить к анаэробному гликолизу – бескислородному снабжению энергией. При всплывании на поверхность многие параметры функционирования организма быстро нормализуются.

По-разному относятся к дефициту кислорода рыбы континентальных водоемов (табл. 4). У рыб заморных водоемов (карась, линь) также значительно повышено содержание гемоглобина. Рыбы, не обладающие адаптациями к низкому содержанию кислорода, при снижении его концентрации в воде быстро гибнут.

Таблица 4. *Распределение некоторых видов пресноводных рыб по градиенту содержания в воде кислорода (+ – нижний предел толерантности; по Г.В.Никольскому, 1974 с дополнениями)*

Вид	Содержание кислорода в воде, мг/л			
	7-11	5-7	4-6	0,5-1
Форель ручьевая	+			
Таймень	+			
Гольян	+			
Голец	+			
Подкаменщик	+			
Хариус		+		
Подуст		+		
Налим		+		
Голавль		+		
Пескарь		+		
Судак		+		

Вид	Содержание кислорода в воде, мг/л			
	7-11	5-7	4-6	0,5-1
Щука			+	
Плотва			+	
Язь			+	
Лещ			+	
Окунь обыкновенный			+	
Ерш			+	
Линь				+
Карась золотой				+
Карась серебряный				+

Развиты адаптации к пониженному содержанию кислорода и у наземных организмов

высокогорий. У обитающих в Андах лам, викуний и альпак обнаружено повышенное сродство гемоглобина с кислородом. Объемная доля O_2 в их эритроцитах на 25–30% больше, чем у других наземных животных. Высокое содержание кислорода в крови сочетается с повышенной активностью окислительных ферментов в тканях.

Интересен анализ состояния человека в условиях дефицита кислорода высокогорий. Обычный «равнинный» человек на высоте 3000 м уже испытывает ухудшение самочувствия, а на высоте 6000 м теряет сознание. Тем не менее, в Гималаях и Андах на высоте 5000 м есть постоянные поселения людей, полностью адаптированных к условиям пониженного содержания кислорода в воздухе. У них повышен объем крови, увеличено количество эритроцитов и гемоглобина.

Контрольные вопросы

1. Расскажите о главных адаптациях животных организмов к низкому содержанию кислорода.
2. Как переживают дефицит кислорода ныряющие животные?
3. Приведите примеры видов рыб с разной устойчивостью к дефициту кислорода.
4. Какие адаптации к дефициту кислорода формируются у людей, постоянно живущих в высокогорьях?

4.5. Жизненные формы

Жизненная форма – это внешний облик организма, комплекс морфологических, анатомических, физиологических и поведенческих признаков, в котором отражается его приспособленность к условиям внешней среды. Приоритет в изучении жизненных форм принадлежит ботаникам, уже в III веке до н.э. Теофраст разделял растения на деревья, кустарники и травы.

В сходных условиях среды организмы даже из систематически далеких групп могут иметь одинаковую жизненную форму. Так например одну жизненную форму имеют животные, обитающие в водной среде – млекопитающие, рыбы, птицы (дельфин, акула, пингвин), ее же имело вымершее пресмыкающееся ихтиозавр; другую жизненную форму имеют обитатели воздушной среды – птицы, летучие мыши, насекомые и летающие рыбы, третью – почвенной – различные землерои. На характере жизненных форм животных в первую очередь сказывается их перемещение в средах. Среди млекопитающих А.Н.Формозов выделил надземные, подземные (землерои), древесные, воздушные и водные формы, отметив, что между этими формами есть переходы.

Жизненная форма прыгающих животных (кузнечики, тушканчики, кенгуру) отличается компактным телом с удлинненными задними и укороченными передними конечностями. Многие из них имеют длинный хвост, который играет роль балансира, помогающего резко изменять направление движения.

Сходные жизненные формы животных встречаются в сходных условиях жизни на разных континентах. Замечательный пример параллельной эволюции – сумчатые и плацентарные животные разных видов: плацентарному волку соответствует сумчатый волк, летяге – сумчатая летяга, муравьеде – сумчатый муравьед, обыкновенному кроту – сумчатый крот.

Такие же закономерности конвергенции внешнего облика под влиянием условий среды еще более четко проявляются у растений. Растения-подушки (у них укороченные стебли, а листья и цветки так сближены, что образуют плотно сомкнутый «панцирь») в холодных высокогорьях Памира, Тянь-Шаня, Алтая представляют разные семейства – розоцветные, бобовые, зонтичные и др. Сходную жизненную форму имеют кактусы в Америке и молочаи в Африке. Видами многих семейств представлены жизненные формы вечнозеленых деревьев

влажных тропических лесов, летнезеленых деревьев умеренной полосы и зимнезеленых (сбрасывающие листву на лето) деревьев сухих тропических лесов и саванн.

Хрестоматийным примером конвергенции далеких таксонов в одну жизненную форму являются так называемые розетные деревья. К их числу относятся пальмы, саговники, древовидные папоротники, лилейные (юкки, агавы), сложноцветные (крестовники), бурачниковые (некоторые виды синяка) и др. Морфологическая конвергенция далеких таксонов может быть полной. Даже великий Карл Линней пал ее жертвой и отнес голосеменное растение саговник к однодольным цветковым растениям – пальмам.

Наибольшей популярностью у ботаников и экологов пользуется система жизненных форм растений, которую в начале XX в. предложил датский эколог К. Раункиер. Она основана на учете положения почек возобновления относительно поверхности почвы и способа их защиты. В этой классификации растения разделяются на следующие типы жизненных форм (рис. 10):

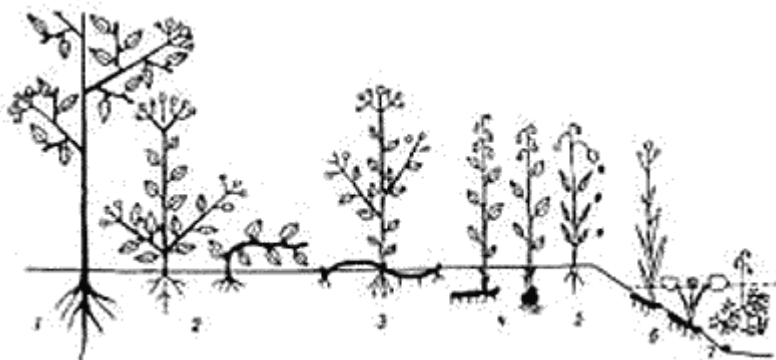


Рис. 10. Жизненные формы растений по Раункиеру. 1 – фанерофит; 2 – хамефиты; 3 – гемикриптофит; 4 – геофиты; 5 – терофит; 6, 7 – гидрофиты (черным выделены зимующие части).

- фанерофиты (почки возобновления находятся выше 20–30 см над поверхностью почвы; подразделяются на деревья, кустарники, лианы и эпифиты);

- хамефиты (почки возобновления находятся над поверхностью почвы на высоте не более 20–30 см; кустарнички);

- гемикриптофиты (почки возобновления находятся у поверхности почвы; большинство луговых и степных трав);

- криптофиты, разделяются на геофиты (почки возобновления расположены в почве; зимуют в стадии корневищ, клубней, луковиц) и гидрофиты (водные растения с почками возобновления, зимующими в воде);

- терофиты (не имеют почек возобновления, зимуют в стадии семян).

В силу проявления уже отмеченного принципа поливергентности адаптаций жизненные формы далеко не всегда совпадают с экологическими и функциональными (различающимися по типу питания) группами. Виды одной жизненной формы встречаются в разных экологических условиях. Например, жизненная форма «дерево» (как один из вариантов фанерофитов) представлена такими разными по экологии видами, как гигрофит ольха черная, мезофит дуб черешчатый и ксерофит саксаул. К одной функциональной группе фитофагов относятся кенгуру и овца, представляющие разные жизненные формы. В ряде случаев жизненные формы делят на экоморфы («подформы») по принадлежности к разным экологическим группам. Приведенные примеры ольхи, дуба и саксаула как раз представляют разные экоморфы жизненной формы дерева.

Закономерности распространения жизненных форм ярко проявляются в глобальном масштабе: для разных природных зон (разных биомов) характерна разная представленность жизненных форм. Так в тропическом дождевом лесу преобладают фанерофиты (деревья, лианы, эпифиты), в пустыне – хамефиты, а в степи и тундре – гемикриптофиты (табл. 5).

Таблица 5 Спектры жизненных форм некоторых биомов (в % от общего числа изученных видов, по Уиттекеру, 1980)

Биом	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Геофиты	Терофиты
Тропический дождевой лес	96	2	0	2	0
Субтропический лес	65	17	2	5	10
Лес умеренно теплой зоны	54	9	24	9	4
Лес умеренно холодной зоны	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Дубовое редколесье	3 0	23	36	5	6
Степь	1	12	63	10	14
Полупустыня	0	56	14	0	27
Пустыня	0	4	17	6	73

Приведенные данные характеризуют флористический спектр растительности разных природных зон, что не следует путать с количественной представленностью разных жизненных форм. Так в лесах умеренно холодной зоны (в тайге) доля фанерофитов во флоре составляет всего 10%, но в фитомассе этих сообществ они занимают более 90%, так как представлены ограниченным числом доминантов (видами хвойных из родов ель, сосна, пихта, лиственница).

Контрольные вопросы

1. Дайте определение понятия «жизненная форма».
2. Приведите примеры разных жизненных форм животных.
3. Расскажите о классификации жизненных форм растений по К. Раункиеру.
4. Приведите примеры различий спектров жизненных форм растений в разных природных зонах.

4.6. Биологическое разнообразие и его охрана

За счет того, что разные организмы приспосабливались к условиям жизни по-разному, в ходе эволюции сформировалось *биологическое разнообразие (биоразнообразие)* – совокупность видов всех организмов. «Бухгалтерия» этого разнообразия следующая.

Общее число ныне известных видов составляет около 2,5 млн, причем почти 1,5 млн из них – насекомые, еще 300 тысяч – цветковые растения. Всех других животных примерно столько же, сколько цветковых растений. Водорослей известно немногим более 30 тысяч, грибов – около 70 тысяч, бактерий – менее 6 тысяч, вирусов – около тысячи. Млекопитающих – не более 4 тысяч, рыб – 40 тысяч, птиц – 8400, амфибий – 4000, рептилий – 8000, моллюсков – 130000, простейших – 36000, различных червей – 35000 видов.

Около 80% биоразнообразия составляют виды суши (наземно-воздушной и почвенной сред жизни) и лишь 20% – виды водной среды жизни, что вполне понятно: разнообразие условий среды в водоемах ниже, чем на суше. 74% биологического разнообразия связано с тропическим поясом, 24% – с умеренными широтами и лишь 2% – с полярными районами.

Поскольку тропические леса катастрофически быстро исчезают под натиском плантаций гевеи, бананов и других высокорентабельных тропических культур, а также как источники ценной древесины, большая часть биологического разнообразия этих экосистем может погибнуть, так и не получив научных названий. Это удручающая перспектива, и пока усилия мирового сообщества экологов не дали сколько-нибудь ощутимого результата в деле сохранения тропических лесов.

«Разнообразие порождает разнообразие»: чем больше видов растений обитает в том или ином районе, тем больше там видов-гетеротрофов, которые связаны с этими растениями в процессе питания. Число гетеротрофных спутников у разных видов растений составляет от 30 (экстремальные условия – пустыни, тундры) до 600 (тропические леса) видов.

На сегодняшний день биоразнообразие планеты выявлено далеко не полностью. По прогнозам ученых, общее число видов организмов, живущих на Земле, составляет не менее 5 млн (а по некоторым предположениям – 15 и даже 30 млн). Неизвестные виды – это в основном обитатели тропиков из числа мелких насекомых и грибов.

Биоразнообразие планеты является ее важнейшим *невосполнимым ресурсом*, который необходимо охранять.

Охрана осуществляется на популяционно-видовом и на экосистемном уровнях. В первом случае выявляются виды, нуждающиеся в охране, и составляются «Красные книги». Вводится полный запрет на эксплуатацию видов, которым угрожает исчезновение. Строго нормируется использование ресурсных видов (установление квот отстрела животных, вылова рыбы, заготовки лекарственных растений и т.д.). Возможно сохранение в искусственных условиях (ботанические сады, зоопарки, центры реабилитации животных) и при использовании биотехнологических методов (генные банки замороженной культуры тканей, спермы или, наконец, просто семян растений, сохраняющихся в стабильных температурных условиях и защищенных от патогенов). Однако все эти методы либо слишком дороги, либо малоэффективны.

Реальный путь сохранения биоразнообразия – его охрана на экосистемном уровне путем организации особо охраняемых природных территорий (ООПТ). На этих территориях влияние хозяйственной деятельности человека либо отсутствует (заповедники), либо регламентировано (национальные парки, заказники, памятники природы, зеленые зоны лесов вокруг городов и вдоль рек и т.д.).

По мнению экспертов ЮНЕСКО, доля ООПТ должна составлять 1/3 территории планеты. Система ООПТ наиболее эффективна, если отдельные ООПТ объединены в экосеть, т.е. связаны коридорами (хотя бы узкими), по которым организмы охраняемых видов могут перемещаться из одной ООПТ в другую (например, неудобными для использования землями – оврагами, склонами и, наконец, лесопосадками).

Создание экосети ООПТ – задача очень дорогая, требующая как отказа от интенсивного использования значительных площадей экосистем, так и затрат собственно на охрану. В настоящее время в большинстве районов РФ формально под охраной находится около 10% территории, однако сравнительно эффективная охрана обеспечивается только в заповедниках, площадь которых составляет не более 1–3%.

Контрольные вопросы

1. Что понимается под биологическим разнообразием?
2. Охарактеризуйте вклад разных таксонов органического мира в биологическое разнообразие.
3. В чем заключается содержание принципа «разнообразие порождает разнообразие»?

4. Назовите уровни охраны биологического разнообразия.
5. Что такое ОПТ?
6. Какую часть территории рекомендуют взять под охрану эксперты ЮНЕСКО?

Темы докладов на семинарском занятии

1. Адаптации организмов к наземно-воздушной среде жизни.
2. Структура адаптивных комплексов организмов.
3. Сравнение адаптации к низким и высоким температурам у экзотермных и эндотермных организмов.
4. Поливергентность адаптации ксерофитов.
5. Развитие представлений о жизненных формах растений.
6. Состояние и перспективы развития ОПТ в конкретном регионе (где живет студент).

Глава 5. Типы стратегии жизни (типы поведения) организмов

Типы стратегии жизни (типы поведения) организмов – это самая важная оценка экологии вида, интегральная характеристика, которая отражает и жизненные циклы, и жизненные формы, и экологические группы. Для каждого типа стратегии характерен свой комплекс (синдром) адаптивных признаков.

5.1. «г-отбор» и «К-отбор»

Слово «стратегия», исходно обозначающее определенную систему спланированных военных действий, пришло в экологию во второй половине XX столетия, причем первоначально говорили только о стратегии поведения животных.

П. Макартур и Е. Уилсон (MacArthur, Wilson, 1967) описали два типа стратегий организмов как результаты двух типов отбора, связанных отношениями трейдоффа – *r-отбора* и *K-отбора*:

«г-отбор» – эволюция в направлении увеличения затрат на размножение организма, итогом которой являются г-стратеги;

«К-отбор» – эволюция в направлении увеличения затрат на поддержание жизни взрослого организма, ее итогом являются К-стратеги.

Популяции К-стратегов, крупных организмов, живущих в стабильных «предсказуемых» условиях, имеют достаточно постоянный показатель многочисленности, и среди взрослых особей наблюдается интенсивная конкуренция, на противодействие которой (т.е. на выживание) затрачивается основная доля ресурсов. Влияние конкуренции испытывают на себе и молодые особи, однако оно ослаблено, так как у животных-К-стратегов, как правило, отмечается забота родителей о потомстве, количество которого ограничено (слон, лев, тигр и др.).

Популяции г-стратегов состоят из мелких организмов с высоким вкладом в размножение, они формируются в «непредсказуемых» флуктуирующих условиях (домовая мышь, рыжий таракан, домашняя муха и др.). Периоды быстрого роста этих популяций при избытке ресурсов и слабой конкуренции чередуются с периодами «кризисов», когда количество ресурсов резко уменьшается. По этой причине размер таких популяций зависит в первую очередь от количества ресурсов и потому колеблется вне связи с конкуренцией. У г-стратегов – короткий жизненный цикл, позволяющий им успеть дать потомство до наступления очередного «кризиса», и специальные приспособления для переживания «кризисов» в покоем состоянии.

Э. Пианка (1981), рассматривая типы стратегий Макарута – Уилсона, подчеркнул, что «мир не окрашен только в черное и белое» и в природе преобладают организмы с

переходными между г– и К-типами стратегий. У таких организмов отмечается некоторый компромисс между полярными составляющими трейдоффа, однако не существует организмов со стратегией, включающей целиком синдромы К-стратегов и г-стратегов («нельзя быть одновременно салатом и кактусом»).

У системы стратегий Макарута – Уилсона было, по крайней мере, два независимых и неизвестных этим ученым предшественника, имевших такие же взгляды.

Во-первых, о принципах дифференциации эволюции в направлениях поддержания организмами собственного существования и «продолжения себя в потомках» писал Г. Спенсер (1870). При этом Спенсер рассматривал данные направления эволюции как антагонистические, т.е. как трейдофф. В качестве примеров результатов такой эволюции он рассматривал слона и мелких животных.

Во-вторых, предтечей системы К– и г-стратегов был и ботаник Дж. Маклиод (McLeod, 1884, по Нерму, Stierpaege, 1985), который разделил растения на «*пролетариев*» и «*капиталистов*». (Разумеется, столь экстравагантные названия для типов были данью моде – именно в этот период в Европу пришел марксизм, тем не менее аналогии Маклиода весьма удачны).

Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят зимовать с капиталом из фитомассы многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и пр.

Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, так как энергия в основном затрачивается на размножение. Это однолетники, которые образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то их часть попадает в благоприятные условия. Кроме того «пролетарии» имеют семена, способные формировать почвенные банки, в которых подолгу сохраняют всхожесть и годами ждут «своего часа».

Растения с переходным типом стратегии, например многолетние луговые травы, характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей зимующих органов.

Контрольные вопросы

1. В чем состоит принципиальное различие К-отбора и г-отбора?
2. Как относятся организмы К– и г-стратегий к флуктуациям количества ресурсов?
3. Какие ученые внесли вклад в разработку концепции К-отбора и г-отбора?
4. Охарактеризуйте различия растений-пролетариев и растений-капиталистов.

5.2. Система типов стратегий Раменского–Грайма

Выдающийся российский эколог Л.Г. Раменский (1935) разделил все виды растений на три «ценотипа» (к тому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов) – виолентов, пациентов и эксплерентов и дал им емкие образные эпитеты – «львы», «верблюды», «шакалы».

Работа Раменского осталась незамеченной не только за рубежом, но даже в России. На долю переоткрывшего те же типы стратегий Дж. Грайма (Grime, 1979), напротив, выпал грандиозный успех. При этом если Раменский описал свою систему всего на нескольких страницах, то Грайм посвятил ей две объемистые монографии (Grime, 1979; Grime et al., 1988). Сегодня эту систему стратегий называют «система Раменского – Грайма».

В отличие от одномерной системы г– и К-стратегов, система Раменского – Грайма двумерна и отражает отношение организмов к двум факторам – к обеспеченности ресурсами (суммарным отражением действия этого комплексного градиента является биологическая продукция, см. 10.6) и к нарушениям. Нарушением является результат действия любого внешнего по отношению к экосистеме фактора, который вызывает разрушение ее части или уничтожает ее целиком. Факторами нарушения являются интенсивный выпас скота (особенно в лесу), распашка целинной степи, проход тяжелой техники в тундре и т.д.

Нарушения в масштабе сотен квадратных километров могут вызвать землетрясения, извержения вулканов, большие лесные пожары, кислотные дожди.

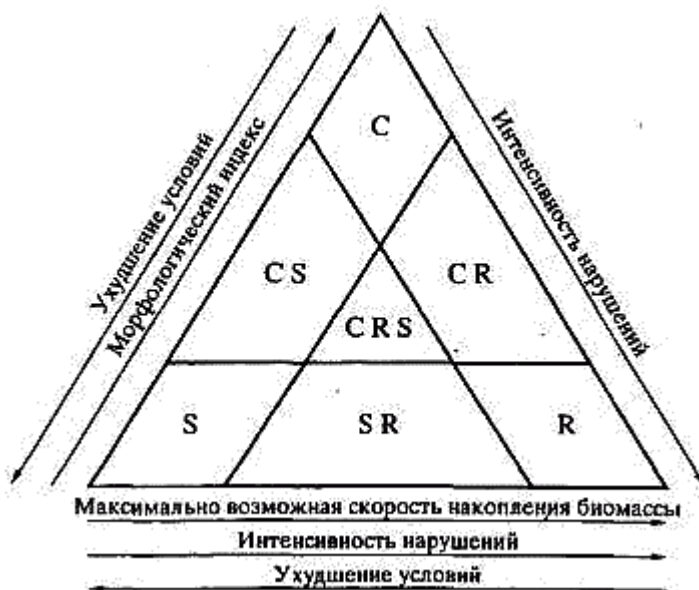


Рис. 11. «Треугольник Грайм». Пояснения в тексте.

Эта система типов стратегий изображается в виде «треугольника Грайма» (рис. 11). Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Несмотря на «растительное» происхождение, систему стратегий Раменского – Грайма успешно используют не только ботаники, но и зоологи, и микробиологи.

Контрольные вопросы

1. Отношение к каким факторам среды отражают типы стратегий Раменского – Грайма?
2. Нарисуйте «треугольник Грайма».
3. Приведите примеры нарушений экосистем?

5.2.1. Первичные типы стратегий

Как и *r*- и *K*-стратегии, первичные типы стратегий Раменского – Грайма связаны отношениями трейдоффа, т.е. синдромы их адаптивных признаков альтернативны.

Тип С (от англ. competitor – конкурент) – *виолент*, силовик, «лев». Это мощные организмы, затрачивающие большую часть энергии на поддержание жизни взрослых особей, интенсивность размножения низкая.

Растения-виоленты – чаще деревья (бук, дуб), реже кустарники или высокие травы (например, канареечник в прирусловой пойме рек умеренной полосы или тростник в дельтах южных рек полупустынной и пустынной зон), которые произрастают в благоприятных условиях (полное обеспечение водой, элементами питания, теплый климат) при отсутствии нарушений. Они имеют распростертую крону (или корневища, как у канареечника и тростника), за счет которой держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний.

Виоленты всегда абсолютно доминируют в сообществах, и примесь других видов растений незначительна. В буковых лесах под пологом деревьев сумрачно и почти нет трав и кустарников. В зарослях тростника в дельте Волги биомасса доминанта составляет 99%, другие виды встречаются единично.

При ухудшении условий (просыхание почвы, засоление и т.д.) или при нарушениях (рубка леса, высокие рекреационные нагрузки, пожары, воздействие техники и т.д.) «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для переживания действия этих факторов.

Тип S (от англ. stress-tolerant – устойчивый к стрессу) – *пациент*, «выносливец», «верблюд». Это разнообразные организмы, способные за счет специальных адаптаций переживать сильный стресс. Растения-пациенты обитают при дефиците ресурсов или при наличии условий, которые ограничивают их потребление (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т.д.). Основные адаптации растений к засухе были рассмотрены в разделе 4.4.3.

Не менее разнообразен арсенал адаптаций растений к переживанию стресса дефицита элементов почвенного питания. Пациенты-олиготрофы имеют многолетние листья, питательные вещества из которых переходят в стебель перед их опаданием (пример – брусника). У сфагнового мха, обладающего способностью к бесконечному росту вверх, элементы питания постоянно перекачиваются из отмирающей части в живые стебли и листья. Пациентами являются большинство лишайников.

Адаптации растений к дефициту света – более тонкие, темно-зеленые листья, в которых содержание хлорофилла выше, чем в листьях растений, обитающих в условиях хорошего освещения.

Растения-пациенты не образуют сомкнутых сообществ, обычно их покров разрежен и число видов в этих сообществах небольшое. В некоторых сообществах пациенты сообитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом, например копытень в широколиственном лесу или мхи в еловом лесу.

Тип R (от лат. ruderalis – сорный) – *эксплерент*, рудерал, «шакал». Эти организмы замещают виолентов при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в периоды, когда они оказываются временно не востребованными другими видами.

Большинство растений-эксплерентов – однолетники (реже – двулетники), образующие большое количество семян (т.е. виды-«пролетарии» в терминологии Макклиода или r-стратегии по МакАртуру и Уилсону). Они способны формировать банк семян в почве (например, виды родов полынь, марь, лебеда) или имеют приспособления для распространения плодов и семян (например, летучки – у одуванчика, бодяка или прицепки – у липучки и лопуха, плоды которых разносят животные и человек).

Таким образом, растения-рудералы первыми начинают восстанавливать растительность при нарушениях: семена одних видов уже имеются в почвенном банке, семена других быстро доставляются на место нарушения ветром или другими агентами. Эту важную для экосистем группу растений можно сравнить с «ремонтной бригадой», которая, как живица на пораненном стволе сосны, залечивает нанесенные природе раны.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных сообществах без нарушений. Это происходит в двух случаях:

- при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах виолентов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях);

- при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса, который пациенты, постоянно присутствующие в сообществе, не могут освоить. В пустыне однолетники-эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные признаки стратегии виолентов. Проиллюстрируйте их на примере растений и животных.

2. Охарактеризуйте разнообразие растений-пациентов.
3. Приведите примеры животных-пациентов.
4. В каких условиях происходят вспышки обилия растений-эксплерентов?
5. Какие приспособления помогают эксплерентам переживать неблагоприятные условия?

5.2.2. Вторичные типы стратегий. Пластичность стратегий

Многие виды имеют вторичные стратегии, т.е. сочетают признаки синдромов двух или трех первичных типов стратегий. Однако поскольку синдромы виолентности, пациентности и эксплерентности связаны трейдоффом, а величина «суммарного адаптивного потенциала» ограничена, ни один вид с вторичной стратегией не может обладать полным набором признаков двух и тем более трех первичных стратегий (это напоминает ситуацию с фондовым портфелем: в его составе могут быть акции одной или нескольких компаний, но их общая стоимость определяется величиной капитала).

Видов растений с вторичными типами стратегий больше, чем видов с первичными типами стратегий. Примером вида, имеющего стратегию виолент-пациент (CS), является сосна, которая хорошо растет на бедных песчаных почвах, а также все виды рода ель, которые произрастают в холодном климате на бедных кислых (но хорошо увлажненных) почвах.

Стратегию виолент-рудерал (CR) имеют такие виды, как ольха серая (*Alnus incana*), которая разрастается на вырубках, и крапива двудомная – обычный доминант почв, богатых азотом. Виды со стратегией рудерал-пациент (RS) можно наблюдать на вытоптаных площадках вокруг колодцев в пустынной зоне (например, виды из рода *Peganum*).

Большинство луговых и степных растений представляют смешанный тип стратегии – CRS, т.е. сочетают в своем поведении черты виолентности, пациентности и эксплерентности, хотя эти качества у разных видов представлены в разном соотношении. Например, у видов солончаковых лугов – ячменя короткоостого (*Hordeum brevisubulatum*), бескильницы расставленной (*Puccinellia distans*) или типичных доминантов степей – ковылей и типчака – больше признаков пациентности, а у пырея ползучего – эксплерентности.

Многие виды обладают свойством пластичности стратегии. Например, дуб черешчатый в местообитаниях с оптимальными условиями – типичный виолент, а у южной границы ареала он представлен кустарниковой формой и является пациентом. Пациентом на засоленных почвах является тростник, который в этих условиях представлен стелющейся формой с узкими листьями. В плавнях дельт южных рек (Волга, Дон, Днепр, Урал) в условиях изобилия элементов минерального питания и теплого климата этот же вид имеет стратегию настоящего виолента, его высота достигает 3 и даже 4 м, а ширина листа – 3–4 см.

Японское искусство выращивания карликовых деревьев («бонсай») основано на превращении виолентов в пациенты. Природный «бонсай» создается из сосны на верховых болотах. На сфагновых кочках растут сосенки (*Pinus sylvestris* forma *pumilis* Abolin), которые в возрасте 90–100 лет имеют высоту меньше метра и диаметр «ствола» – 5–8 мм, а длину хвои – 1 см. На таких «деревьях» образуются шишки со всхожими семенами (иногда на одном «дереве» – всего одна шишка).

Контрольные вопросы

1. Назовите вторичные типы стратегий организмов по Раменскому – Грайму.
2. Какой тип стратегий представляет ель и сосна? Мотивируйте свой ответ.
3. Приведите примеры растений, для которых характерна пластичность стратегии.

5.2.3. Особенности стратегий культурных растений и животных

Сельское хозяйство имеет возраст около 10 тысяч лет, и весь этот период окультуриваемые растения и животные испытывали влияние искусственного отбора, который человек вел, исходя из «эгоистических» соображений.

Н.И. Вавилов считал, что большинство предков культурных растений обитало на горных осыпях, где вследствие постоянных естественных нарушений могли обитать только эксплеренты с низкой конкурентной способностью. Обработка почвы для возделывания таких эксплерентов моделировала нестабильные условия, подавлявшие растения с иными стратегиями. Искусственный отбор был направлен на повышение продукционного потенциала культурных растений, т.е. усиление свойства эксплерентности.

Поскольку эксплерентность образует трейдофф с виолентностью и патиентностью, то по мере повышения продукционного потенциала ослаблялась способность новых сортов противостоять действию неблагоприятных условий. Растениям потребовались удобрения, полив и защита от сорняков, вредителей и болезней. Затраты энергии на их возделывание увеличивались, что прямо или косвенно вело к разрушению среды (снижению плодородия почв, загрязнению, уменьшению биоразнообразия и т.д.). Эти тенденции наиболее ярко раскрылись в период Зеленой революции 60–70-х гг. XX в.

В последние 10–20 лет направление селекции культурных растений изменилось, ее задачей стало повышение адаптивного потенциала сортов, т.е. их патиентности и виолентности (появился даже термин «де-доместикация», Kampf, 2000). Адаптивные сорта, приспособленные к определенным условиям среды, отличаются несколько меньшей урожайностью, но требуют несравненно меньших затрат на выращивание и потому менее опасны для окружающей среды.

Большие возможности биотехнологии, создающей генетически модифицированные сорта растений (ГМР), первоначально также были направлены на повышение продукционного потенциала. Однако в последние годы усилия биотехнологов направлены в первую очередь на повышение устойчивости ГМР к болезням, вызываемым грибами, и к насекомым-фитофагам. Большим успехом биотехнологов, к примеру, является картофель серии «новый лист», который устойчив против колорадского жука.

Такой же была история сельскохозяйственных животных. Долгое время их селекция была направлена на повышение продукционного потенциала (привеса, удоев, настрига шерсти и т.д.). В результате резко ослабла устойчивость этих животных к неблагоприятным воздействиям, для их содержания потребовались обильные корма, теплые помещения, целый набор препаратов для профилактики и лечения болезней. В настоящее время также наблюдается тенденция де-доместикации животных. В качестве селекционного материала используются животные «народных» пород, адаптированные к местным климатическим условиям.

Контрольные вопросы

1. В каких местообитаниях произрастали предки современных культурных растений (по Н.И. Вавилову)?
2. К каким экологическим последствиям привела селекция культурных растений и животных, направленная на повышение продуктивного потенциала?
3. Что такое де-доместификация?

Темы докладов на семинарском занятии

1. Сравнительная характеристика основных параметров К– и r-стратегов на примере различных таксонов.
2. Характеристика растений разных типов стратегий (по Раменскому – Грайму) из флоры конкретного региона.
3. Характеристика животных разных типов стратегий (по Раменскому – Грайму) из

фауны конкретного региона.

4. Анализ истории и перспектив селекции культурных растений в свете представлений о стратегиях Раменского – Грайма.

Часть 2. Популяционная экология

Популяционная экология – это важнейший элемент общей экологии, так как, по определению Ч. Кребса (Krebs, 1985), «экология – наука о взаимодействиях, определяющих распространение и обилие организмов». Объектами популяционной экологии чаще всего являются виды, имеющие важное хозяйственное значение (вредители сельского и лесного хозяйства, объекты промысла, переносчики опасных заболеваний и т.д.), но иногда это и просто массовые виды или виды редкие, нуждающиеся в охране.

Вопросы экологии популяций «стояли за» содержанием предшествующих глав по аутэкологии. Вид – широкая совокупность особей с ареалом, часто простирающимся на десятки тысяч квадратных километров. И по этой причине он адаптируется к условиям среды не целиком, а отдельными популяциями, которые оказываются в разных условиях.

Глава 6. Общая характеристика популяции

Популяция – совокупность особей одного вида, имеющих общее жизненное пространство и тип взаимоотношений друг с другом. Особи популяции различаются между собой по возрасту и виталитету (т.е. жизненной силе), который может определяться генетически, фенетически, а чаще – сочетанием этих факторов.

6.1. Определение популяции

Существует два подхода к пониманию популяции: генетический и экологический. При генетическом подходе под популяцией понимают группу особей одного вида, имеющих общий генофонд, т.е. все особи, которые потенциально могут скрещиваться и обмениваться генами. Такие популяции называются менделевскими. Однако генетическое понимание популяции оказалось неудобным для экологов, так как установить действительно ли особи, обитающие на определенной территории, имеют общий генофонд (т.е. могут скрещиваться) – достаточно трудно, а подчас и просто невозможно. Поэтому в экологии используется иное, прагматическое (т.е. удобное для работы) понятие популяции.

Так А.М. Гиляров определяет популяцию следующим образом: «Популяция – любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида» (1990, с. 38). При этом сплошь и рядом популяции изолированы «менее, чем более» и переходят друг в друга. Поэтому очень часто их границы экологии устанавливают условно.

Кроме неизбежной условности границ популяций, которые устанавливаются с учетом биологического пространства и биологического времени, изучение популяций осложняется разнообразием их внутренней природы, зависящей от биологии организмов. Например по-разному устроены популяции унитарных и модулярных организмов. У первых появлению каждого организма-генета предшествует половой процесс. У вторых из одного генета возможно появление многих десятков и тысяч генетических копий (раметов), которые получают путем простого деления.

К модулярным организмам относятся некоторые животные (мшанки, кораллы, губки, гидроиды, колониальные асцидии) и большинство растений, у которых модулем-метамером является часть побега (стебель с листом и почкой) или целый побег (у клональных растений

– злаков, осоковых и некоторых других).

Ряд существенных различий, которые нужно учитывать при популяционных исследованиях, имеют популяции растений и животных. Главное отличие заключается в том, что обладающие подвижностью животные могут более активно реагировать на складывающиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность облегчает им и защиту от хищников.

Растения прикреплены («заякорены») к почве и должны реагировать на меняющиеся абиотические (засуха, засоление и т.д.) или биотические (хищники, паразиты, конкуренция с более сильным партнером) условия за счет морфологических и физиолого-биохимических адаптаций.

Контрольные вопросы

1. Чем отличается определение популяции генетиками от поределения экологов?
2. Перечислите основные отличительные черты популяций растений и животных.
3. Какие организмы относятся к модульным?

6.2. Конкуренция особей в популяции

В силу того, что популяции разнообразны, различаются и взаимодействия особей, входящих в их состав. Поскольку в большинстве случаев популяции обладают способностью к экспоненциальному росту плотности (см. 7.3), суммарная потребность особей, входящих в популяцию, в ресурсах, как правило, больше, чем имеется их в наличии (хотя бы в некоторые периоды жизни особей). По этой причине основным типом взаимодействия особей в популяции является конкуренция, т.е. соревнование за потребление ресурса, которого не хватает. Конкуренция может быть *симметричной* (конкурирующие особи оказывают одинаковое влияние друг на друга) или *асимметричной* (влияние особей друг на друга различается по силе).

М. Бигон и др. (1989) подчеркивают следующие особенности конкуренции особей в популяции:

1. Конкуренция снижает скорость роста особей, может замедлять их развитие, снижать плодовитость и в итоге – уменьшать вклад в следующие поколения. Количество потомков конкретной особи тем меньше, чем жестче условия конкуренции и чем меньше досталось ей ресурсов. Добавим к этому, что конкуренция может значительно уменьшать размеры растений (особенно эксплерентов). Этот способ реагирования на загущение Дж. Харпер (1973) назвал пластичностью. Размер растений-эксплерентов в зависимости от плотности популяции может меняться в тысячи раз.

2. В большинстве случаев особи конкурируют за ресурсы: каждая особь получает то ограниченное количество ресурсов, которое не было потреблено ее конкурентами. Такая конкуренция называется эксплуатационной. Реже происходит конкуренция за физическое пространство, когда особи «механически» препятствуют друг другу в получении ресурса, скажем, охрана подвижными животными своей территории. Такие отношения называются *интерференцией*. Поскольку интерференция всегда сопровождается эксплуатацией ресурсов, ее крайне трудно отличить от эксплуатационной конкуренции. В то же время эксплуатационная конкуренция частично не сопровождается интерференцией (т.е. организмы могут потреблять общий ресурс при «мирном» сосуществовании).

3. Разные особи обладают разной конкурентной способностью. Несмотря на то, что все особи популяции потенциально равноценны (идет постоянное выравнивание их генофонда за счет гибридизации), в природе равноценности особей не наблюдается. Популяции гетерогенны как генетически (в их составе могут быть особи с разными признаками – экотипы), так и фенотипически (особи различаются по возрасту и виталитету). При этом

животные разных экотипов в силу подвижности могут расходиться по разным местообитаниям, а растения лишены такой возможности. По этой причине генотипическая неоднородность популяций животных, как правило, ниже, чем популяций растений.

На исход конкуренции влияет «лотерея», т.е. шанс первым попасть в лучшие или худшие условия среды (микросайты – пятна, различающиеся по благоприятности среды). Особи, которые попали в лучшие условия и (или) начали развиваться раньше, также имеют конкурентные преимущества.

Генетические различия, микровариация условий среды и «лотерея» создают предпосылки для дифференциации конкурентной мощности отдельных особей, т.е. разделения их на сильных и слабых, что приводит к асимметричной конкуренции, которая с возрастом особей усиливается (сильный становится еще сильнее, а слабый – слабее, так как ресурсов для него остается все меньше). В итоге асимметричной конкуренции происходит снижение плотности популяции: слабые растения гибнут, а слабые животные мигрируют в местообитания с более низким уровнем конкуренции.

Контрольные вопросы

1. Приведите примеры симметричной и асимметричной конкуренции.
2. Что такое интерференция?
3. По каким причинам происходит дифференциация конкурентных способностей особей в популяции?

6.3. Другие формы взаимоотношений особей в популяции

Кроме конкуренции возможны и другие формы отношений особей в популяциях – нейтральность (если ресурсов так много и особей так мало, что они практически не мешают друг другу) и положительные взаимоотношения.

Взаимовыгодные (или выгодные для части особей) отношения между животными общеизвестны: забота родителей о потомстве, формирование больших семейных групп, стадный образ жизни, коллективная оборона от врагов и т.д.

«Караваны» птиц, выстраивающихся в шеренги, клинья, уступы и др., позволяют крыльям отдельных особей в силу аэродинамических эффектов обретать большую подъемную силу (в коллективе летать легче). Есть мнение, что гидродинамические преимущества получают и плывущие стаей рыбы.

Однако благоприятные эффекты скопления особей неодинаково выгодны для всего «коллектива». Особенно полезны они для социально сильных животных, которые могут пробиться в центр скопления. У них всегда меньше вероятность быть съеденными хищниками, которые в первую очередь нападают на более слабые особи у периферии скопления.

Значительно менее известна роль взаимопомощи у растений. Растения, посеянные группой, развиваются лучше, так как в этом случае у них легче формируется симбиоз с грибами и бактериями микоризы и ризосферы (так называемый «эффект группы»).

Именно «эффект группы» был теоретической предпосылкой для разработки «гнездового метода» посева кукурузы и посадки дуба, который пропагандировался сторонниками Т. Лысенко. Однако в силу того, что кратковременное взаимное благоприятствование сменяется острой конкуренцией за ресурсы, при которой происходит взаимное угнетение особей и часть из них гибнет (т.е. напрасно теряются семена или посадочный материал), «гнездовой метод» не прижился на практике. При высеве семян группой со временем формируется так называемый «эффект корыта»: растения в центре группы развиваются хуже, чем расположенные у краев гнезд.

Описаны случаи срастания корней у деревьев, при этом часть пластических веществ переходит от более сильного растения к более слабому, возможна передача питательных

Биотический потенциал – это способность организма преодолевать сопротивление среды.

Сравнительно редко удастся определить абсолютный размер популяции как общее число особей (т.е. ее численность). Это возможно только для крупных и немногочисленных, обычно находящихся на грани исчезновения видов, обитающих на открытых пространствах саванн, пустынь, травяных болот (львов, слонов, бегемотов и т.д.). В этом случае используется прямой («поголовный») пересчет числа особей, обычно с воздуха. Возможен прямой пересчет особей в небольших популяциях растений (например, венерина башмачка, мамонтова дерева и др.).

В остальных случаях размер популяции определяется выборочным методом через *плотность популяции* – количество особей, приходящихся на единицу площади. Поскольку в разных частях пространства, занимаемого популяцией, ее плотность может различаться, то определяют среднее значение из нескольких учетов. Размер и число учетов-проб, а также достоверность получаемого среднего арифметического определяется в соответствии с требованиями математической статистики. Затем при необходимости можно определить численность популяции путем умножения плотности на занимаемую популяцией площадь.

Учет плотности популяций в зависимости от особенностей изучаемого вида проводится разными методами: подсчетом числа растений (или побегов для видов с клональным ростом), «кошением» насекомых сачком, анализом биоты в пробе почвы или воды и т.д.

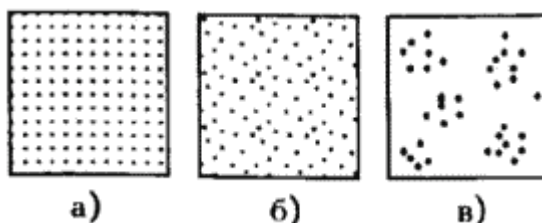


Рис. 13. Типы распределения особей популяции в пространстве: а – регулярное, б – случайное, в – групповое.

Выделяют особей популяции в пространстве (рис. 13):

- *случайное*: местонахождение одной особи не зависит от другой. Случайно распределены особи большинства популяций, если местообитания однородны и достаточно благоприятны, а плотность популяции не очень высока;

- *групповое (контагиозное)*: этот тип распределения характерен для популяций в мозаичных экосистемах, например в саваннах деревья распределены группами, и соответственно группами распределены обитающие в них популяции птиц и насекомых. Этот же тип распределения отмечается у животных, ведущих групповой образ жизни (сайгак, дзерен) и формирующих колонии (мышевидных грызунов), а также у клональных растений, разрастающихся пятнами (коротконожки перистой). Групповое размещение особей жертв осложняет хищникам их поиск, может сопровождаться эффектом взаимного благоприятствования, быть средством регулирования температуры тела у животных (см. 4.4.1) и т.д. Таким образом, за наблюдаемым «групповым распределением» могут стоять совершенно разные биологические факторы;

- *регулярное*: расстояние между особями, составляющими популяцию, более или менее одинаковое. Типичным примером является размещение деревьев во фруктовом саду. Однако и среди многих видов птиц, которые разделяют территорию на охотничьи наделы, также возможно распределение, близкое к регулярному.

Важным параметром для характеристики популяций животных является величина индивидуального надела (для растений – площади питания). Эти показатели зависят от размера особей: естественно, что для зайца и лося или для дуба и копытня они будут не сопоставимы по размеру. Зависит индивидуальный надел и от уровня обеспеченности ресурсами. Так в национальном парке Найроби в тех районах, где много копытных, индивидуальный надел льва составляет 25–50 км², а там, где продуктивность саванны низка и соответственно мало копытных, – в 10 раз больше.

Контрольные вопросы

1. Чем отличаются понятия «плотность популяции» и «численность популяции»?
2. Какие факторы определяют размер популяции?
3. Расскажите о типах распределения популяций в пространстве.
4. Что такое «охотничий надел»?

6.5. Гетерогенность популяций

Любая природная популяция гетерогенна, т.е. состоит из особей, различающихся по фенотипическим и (или) генотипическим признакам.

Одна из форм фенотипической гетерогенности – присутствие в популяции особей разного возраста (разных возрастных когорт). Однако даже в составе одной возрастной когорты могут быть индивидуумы, развитые лучше и хуже, т.е. обладающие разным виталитетом (Злобин, 1993, 1994). Наиболее доступным и информативным показателем виталитета у растений является их размер (вес): чем растение лучше развито, тем выше его виталитет.

Фенотипическая дифференциация животных не столь наглядно выражена, как у растений, тем не менее в их популяциях возникают «социальные структуры» – семейные группы, в которых дифференцируются процветающие, средние и слабые особи. Лидеры семейных групп всегда отличаются более мощным сложением, которое позволяет им легче отстаивать свои права на лучшие условия. Как правило, слабые особи оказываются оттесненными к периферии группы и становятся добычей хищников.

Фенотипическое разнообразие организмов в популяциях повышает полноту использования ресурсов (даже стадо из коров и телят полнее использует травостой пастбища, чем стадо только из коров или только из телят).

В популяциях растений часто отмечается значительная генотипическая вариация за счет сосуществования нескольких экотипов, которые определяются как «...внутривидовые генетически предопределенные локальные соответствия между организмами и средой» (Бигон и др., 1989, т. 1, с. 49).

Удивительные примеры сосуществования экотипов клевера ползучего были выявлены Р. Теркингтоном и Дж. Харпером (Turkington, 1978; Turkington, Harper, 1979). Клевер ползучий легко размножается вегетативно, авторы клонировали особи клевера, которые произрастали рядом с разными злаками (ежой сборной, бухарником, райграсом многолетним и др.). Как оказалось, отношения соседства привели к тонкой биотической дифференциации – отбору особых экотипов клевера, которые в культуре «узнавали» своего соседа и отвечали на это усилением роста.

В последние годы большой материал о генотипическом разнообразии внутри популяций растений получен методами изоферментного анализа (изоферментных генетических маркеров). В частности, было выявлено, что в большинстве популяций древесных растений отмечается достаточно высокое генотипическое разнообразие, возрастающее в экстремальных условиях у границ экологического ареала вида.

Генотипическая вариация в популяциях некоторых видов животных, видимо, ниже, чем в популяциях растений, так как, обладая подвижностью, животные разных экотипов распределяются по популяциям или микросайтам внутри одной популяции. В то же время отмечены случаи сосуществования в одной популяции животных нескольких (чаще двух) экотипов у малоподвижных видов, таких, как улитки (Бигон и др., 1989). В популяциях саранчей есть две формы, резко отличающиеся по внешнему виду – «стационарная» (одиночная) и мигрирующая (стадная), причем соотношение этих форм меняется в зависимости от условий года.

Генотипическая гетерогенность популяций, также как и фенотипическая, повышает

эффективность использования ресурсов и способствует повышению продуктивности и устойчивости. Например наличие в составе популяции растений раннецветущего и позднецветущего экотипов повышает ее устойчивость к заморозкам, наличие экотипа, более активно накапливающего цианиды – устойчивость к фитофагам и т.д.

Гетерогенность природных популяций моделируется в практике сельского хозяйства: используются смеси из нескольких сортов культурных растений с разными экологическими особенностями (более засухоустойчивого и менее засухоустойчивого, высокого и низкого и т.д.). Такие смеси сортов дают более устойчивый урожай, хотя в отдельные годы, наиболее благоприятные для одного или другого сорта-экотипа, его урожай в чистом посеве может быть выше.

Наличие экотипов, устойчивых (преадаптированных) к действию гербицидов, объясняет феномен быстрого «приспособления» сорных видов к химическим мерам контроля их популяций. Подобные экотипы могут отбираться и по устойчивости к загрязнению почвы тяжелыми металлами.

Генотипическое разнообразие внутри популяций ставит дополнительные задачи перед охраной биоразнообразия, которая должна обеспечивать сохранение не только видов, но и их экотипов.

Контрольные вопросы

1. Какую роль играет фенотипическая дифференциация особей в популяциях растений и животных?
2. Почему генотипическая дифференциация особей в популяциях растений обычно выше, чем в популяциях подвижных животных?
3. Как используется свойство гетерогенности популяций в сельском хозяйстве?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Конкуренция как основная форма взаимоотношений особей в популяции.
2. Положительные взаимодействия особей в популяциях.
3. Гетерогенность популяций как адаптация для повышения их устойчивости.

Глава 7. Динамика популяций

Изучение изменений признаков популяций во времени – наиболее сложный раздел популяционной экологии, который включает характеристику закономерностей динамики численности и биомассы популяций. Сложность оценки этих процессов заключается в том, что их результаты интегрально отражают действие множества взаимозависимых факторов. По этой причине даже после того, как описана закономерность изменения размера популяции, далеко не всегда ее можно однозначно объяснить. Главный фактор, который вызвал этот процесс, может влиять на него не только прямо, но и опосредствованно через один или несколько факторов-посредников.

При изучении динамики популяций важен учет «биологического времени», на основании которого устанавливается минимальная длительность периода наблюдений. Так для изучения закономерностей динамики популяции тли достаточно нескольких недель, полевки – нескольких лет, а долгожителя-слона – нужны десятки лет. Соответственно для изучения одноклеточных водорослей достаточно нескольких дней, изучение кривля требует нескольких месяцев, а наблюдения за популяцией китов, как и слонов, проводятся в течение десятков лет.

7.1. Динамические характеристики популяций

Плотность популяции регулируется четырьмя параметрами:

1. *рождаемостью* – числом особей, родившихся за определенный промежуток времени. Этот промежуток устанавливается в соответствующем масштабе биологического времени. Для бактерий он может быть равен одному часу, для планктонных водорослей – суткам, для насекомых – неделе или месяцу, для крупных млекопитающих (включая человека) – году;

2. *смертностью* – числом особей, умерших за ту же единицу времени (неважно, своей смертью или погибших, например съеденных);

3. *скоростью иммиграции особей* – числом особей, появившихся в данной популяции, из других популяций (за ту же единицу времени);

4. *скоростью эмиграции особей* – числом особей, покинувших данную популяцию за единицу времени.

Формула изменения численности популяции выглядит следующим образом:

$$\boxed{\text{Изменение численности}} = \boxed{\begin{array}{c} \text{Рождаемость} \\ + \\ \text{скорость иммиграции} \end{array}} - \boxed{\begin{array}{c} \text{Смертность} \\ + \\ \text{скорость эмиграции} \end{array}}$$

Если пренебречь показателями иммиграции и эмиграции особей (их, как отмечалось, почти нет у растений), то можно оценить *мгновенную скорость роста популяции*, т.е. баланс между рождаемостью и численностью за единицу времени. У стабильных популяций мгновенная скорость роста равна нулю, у растущих – является положительным числом, у разрушающихся – отрицательным. Впрочем, даже у стабильных популяций продолжаются процессы циклических изменений численности (см. 12.2).

Контрольные вопросы

1. Дайте определение четырем основным параметрам, определяющим динамику популяции.
2. Напишите формулу изменения численности популяции.
3. Что такое мгновенная скорость роста популяции?

7.2. Кривые выживания

Для изучения закономерностей динамики популяций составляются *таблицы выживания*. В этих таблицах строками отражаются классы возраста, а в столбцах показывается число особей, которые сохранились или погибли. Величина градаций классов зависит от продолжительности жизни изучаемых организмов (т.е. от биологического времени). Для человека используют интервал в 5 лет, для многих насекомых – одну неделю. Если есть возможность длительное время следить за динамикой вымирания особей в популяциях (регистрировать возраст наступления смерти всех членов одной возрастной когорты, т.е. группы особей, родившихся за короткий относительно общей продолжительности жизни организма период), то составляют *динамические таблицы выживания*. Однако для долгоживущих или подвижных видов получить данные для построения динамических таблиц крайне трудно. По этой причине составляют таблицы выживания на основании краткосрочных наблюдений за смертностью во всех возрастных группах. Такие таблицы называются *статическими*, их пример – данные о демографии женской части населения Канады (табл. 6).

Таблица 6 *Статическая демографическая таблица женского населения Канады на 1980 г. (по Krebs, 1985)*

Возрастная группа	Количество человек в каждой возрастной группе	Число умерших в каждой возрастной группе за год	Смертность в расчете на 1000 человек
0-1	173400	1651	9,52
1-4	685900	340	0,50
5-9	876600	218	0,25
10-14	980300	234	0,24

Возрастная группа	Количество человек в каждой возрастной группе	Число умерших в каждой возрастной группе за год	Смертность в расчете на 1000 человек
15-19	1 164100	568	0,49
20-24	1 136100	619	0,54
25-29	1 029300	578	0,56
30-34	933000	662	0,71
35-39	739200	818	1,11
40-44	627000	1039	1,66
45-49	622400	1664	2,67
50-54	615100	2574	4,18
55-59	596000	3878	6,51
60-64	481200	4853	10,09
65-69	413400	6803	16,07
70-74	325600	8421	25,86
75-79	235100	10029	42,66
80-84	149300	10824	72,50
85 и больше	119200	18085	151,70

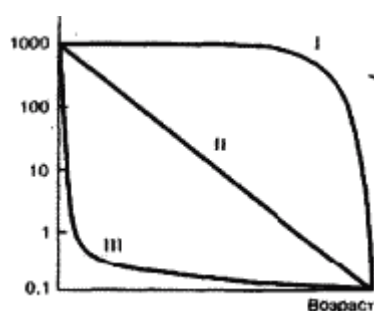


Рис. 14. Три типа кривых выживания. Пояснения в тексте.

На основе таблиц выживания строят *кривые выживания* (рис. 14). Р. Перль предложил различать три типа таких кривых.

Кривая I типа (сильно выпуклая) соответствует ситуации, когда смертность ничтожно мала в молодом и среднем возрасте, но в старом возрасте быстро увеличивается и все особи погибают за короткий срок. Перль назвал эту кривую «кривой дрозофилы». К кривой этого типа приближается кривая выживания человека в развитых странах.

Кривая II типа (диагональная) представляет ситуацию, когда во всех возрастных классах смертность особей одинакова. Такова динамика популяций многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений.

Кривая III типа (сильно вогнутая) выражает другой случай – массовую гибель особей в начальный период жизни, а затем низкую смертность выживших особей. Эту кривую Перль назвал «типом устрицы». Ей соответствует и возрастная динамика большинства видов деревьев: высока смертность всходов и молодых растений, однако с возрастом интенсивность самоизреживания резко снижается, и постепенно древостой достигает «конечной плотности», которая отражает особенности биологии вида и условий среды. Она тем ниже, чем благоприятнее условия (выше бонитет насаждений).

Так по А.П. Шенникову (1964), «конечная» плотность спелого древостоя в хороших условиях (бонитет I) составляет у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га. Однако при худших условиях (бонитет IV–V классов) количество деревьев резко увеличивается и составляет соответственно 2095, 1310, 778. Лесоводы знают эту закономерность и проводят «рубки ухода» как меру по ускорению процесса самоизреживания за счет вырубания более слабых деревьев.

Следует заметить, что феномен самоизреживания вследствие конкуренции особей внутри популяции и выживания наиболее сильных характерен только для растений. Как подчеркивают М. Бигон и др. (1989), у животных процесс самоизреживания не происходит, и уменьшение плотности популяций имеет более сложную природу.

Контрольные вопросы

1. Что такое таблица выживания?
2. Расскажите о кривых выживания. Приведите примеры популяций, соответствующих кривым выживания разного типа.
3. Как зависит конечная плотность спелого древостоя от благоприятности условий среды?

7.3. Модели роста популяций

В экологии существует несколько моделей роста популяций (т.е. закономерностей изменения численности популяции при ее росте «от нуля»), главные из них – *экспоненциальная* и *логистическая*.

О тенденции быстрого неограниченного увеличения числа особей вида знал К. Линней. Однако представления об экспоненциальном росте популяций в начале прошлого столетия сформулировал Т. Мальтус: количество особей в популяции увеличивается в геометрической прогрессии. В качестве примера Мальтус привел гипотетический рост народонаселения страны при условии естественной смертности (при отсутствии эпидемий и войн). Представления о способности любой популяции к экспоненциальному росту является краеугольным камнем популяционной экологии. П.В. Турчин (2002) считает экспоненциальный рост главным законом экологии, близким по значению к закону Ньютона в физике.

Модель экспоненциального роста описывается *J-образной кривой*: в условиях

постоянного поступления ресурсов скорость роста популяции увеличивается и кривая взмывает вверх (рис. 15). Модель может быть описана уравнением:

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

в котором N_t – численность популяции через очередной промежуток времени (t),

N_0 – исходная численность,

e – основание натурального логарифма,

r – коэффициент размножения (репродуктивный потенциал, разность относительной рождаемости и относительной смертности, т.е. число родившихся или умерших особей отнесенное к числу особей популяции в начале промежутка времени t).

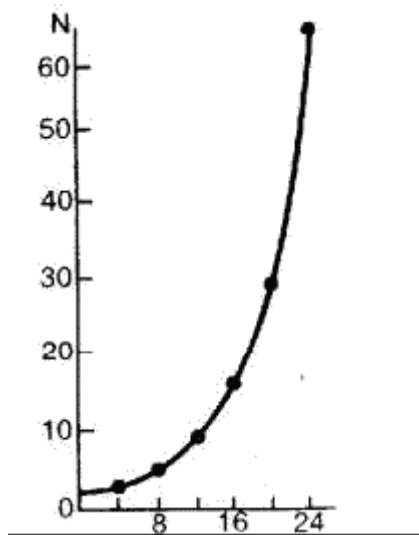


Рис. 15. Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 часа.

Чтобы рост популяции соответствовал этой модели, величина коэффициента r должен быть постоянной, т.е. должно быть постоянным среднее количество потомков на одну особь (если $r = 0$, т.е. рождаемость равна смертности, то численность популяции не растет).

В зависимости от величины r увеличение численности особей может быть быстрым и достаточно медленным. Ч. Дарвин рассчитал потенциальные возможности роста популяций разных организмов при реализации экспоненциальной модели. По его оценкам, число потомков одной пары слонов – животных, размножающихся чрезвычайно медленно, – через 750 лет достигнет 19 млн. Если же обратиться к организмам, живущим не так долго и размножающимся более быстро, то цифры будут еще более впечатляющими. У бактерий, которые делятся каждые 20 минут, из одной бактериальной клетки через 36 часов может образоваться биомасса, которая покроет весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 часа – слоем в 2 м.

«Поскольку ни бактерии, ни слоны не покрывают землю сплошным слоем, очевидно, что на самом деле в природе экспоненциальный рост популяций организмов или не происходит вообще, или же происходит, но в течение непродолжительного времени, сменяясь затем спадом численности или выходом ее на стационарный уровень» (Гиляров, 1990, с. 77).

В природе экспоненциальный рост численности популяций наблюдается в сравнительно кратковременные периоды их жизни при особо благоприятных условиях, когда постоянно пополняются ресурсы. Так в озерах умеренных широт весной после таяния льда в приповерхностном слое воды содержится много биогенных элементов. По этой причине после прогревания воды здесь наблюдается быстрый рост численности диатомовых и зеленых водорослей. Однако он также быстро прекращается, когда эти ресурсы оказываются

израсходоваными и, кроме того, зоопланктон начнет активно выедать водоросли (т.е. за счет регулирования плотности популяций «снизу» и «сверху»).

Пример экспоненциального роста популяции – история интродукции северного оленя на острова. Так от 25 особей (4 самца и 21 самка), завезенных в 1911 г. на остров Святого Павла (Берингово море), к 1938 г. сформировалась популяция из 2000 оленей. Однако затем последовал спад численности, и к 1950 г. сохранилось всего 8 особей. Причина краха популяции – нарушение отношений «растение – фитофаг» (см. 8.3) ввиду отсутствия в пищевой цепи третьего звена – хищника.

Логистическая модель роста популяций, описываемая S-образной кривой (медленный рост – быстрый рост – медленный рост, рис. 16), была предложена также в начале 19-го столетия бельгийским математиком П.-Ф. Ферхюльстом, а затем уже в 20-е гг. нашего столетия переоткрыта американскими учеными Р. Перлем и Л. Ридом. П.В. Турчин считает эту модель отражением закона «самоограничения роста любой популяции».

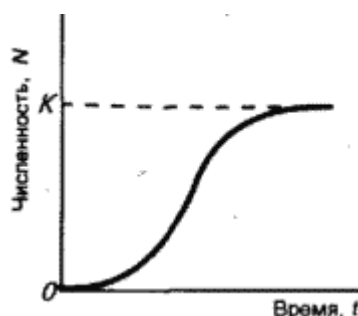


Рис. 16. Логистическая модель роста популяции. K – предельная численность

Причины замедления роста популяции могут быть самыми различными: выедание ресурсов, влияние эффекта скученности (у грызунов при этом снижается интенсивность репродуктивного процесса), отравление местообитания прижизненными выделениями, выедание популяции хищниками и т.д.

Тем не менее и эта кривая является идеализацией, так как крайне редко проявляется в природе. Очень часто после того, как рост популяции выйдет на плато (достигнет предела K , соответствующего количеству ресурсов), происходит внезапное уменьшение ее численности, а потом популяция вновь быстро растет. Таким образом, ее динамика оказывается состоящей из повторяющихся логистических циклов.

Такая циклическая динамика наблюдается, например, в популяциях тундровых леммингов, которые питаются мхами и лишайниками. Они продолжают активную жизнедеятельность под снегом и выедают свою кормовую базу настолько, что прекращают размножаться, а затем начинают умирать от бескормицы. После того, как мхи отрастут, начинается новый подъем численности леммингов.

Возможны колебания численности популяции под влиянием погодных условий, паразитов и хищников.

Существует особый вариант регулирования плотности популяций, который называется «оппортунистическим», т.е. не укладывающимся в «правильные» законы, описанные экспоненциальной или логистической кривой.

У эксплерентов (г-стратегов) происходят вспышки численности в том случае, если появляются обильные ресурсы. При этом рост численности происходит либо за счет того, что начинают развиваться особи из покоящихся диаспор (скажем, почвенного банка семян), либо за счет массового «десанта» в стадии яиц (скажем, мух, налетевших на труп животного). Так как конкуренция в силу обилия ресурсов слаба то израсходовав их изобилие, популяция погибает целиком.

У растений-эксплерентов при повышении плотности популяции конкуренция возрастает, но самоизреживания (как у деревьев-виолентов) не происходит, а уменьшается размер особей в десятки и сотни раз. При этом растения проходят весь жизненный цикл и

способны дать семена.

Дж. Харпер (Harper, 1977) назвал такой тип регуляции плотности популяций растений-однолетников «пластичностью» и противопоставил его самоизреживанию. Эти два типа регулирования плотности в популяциях растений связаны переходом: у большинства видов с вторичными стратегиями при повышении плотности популяции происходит одновременно и уменьшение размера особей, и самоизреживание.

На знании этих закономерностей построено обоснование нормы высева культурных растений. Вначале при увеличении нормы высева урожай растет, но потом начинает снижаться (рис. 17). Выбирается та норма высева, которая обеспечивает максимальный урожай. Впрочем, иногда ее несколько завышают, чтобы культурные растения могли подавлять популяции сорных растений. При усилении гербицидного контроля в этом нет необходимости.

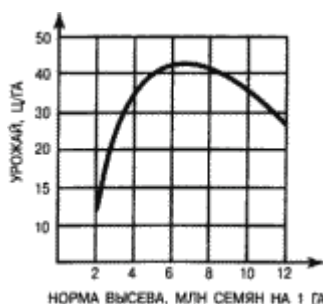


Рис. 17. Зависимость урожая пшеницы от нормы высева при оптимальных экологических условиях.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте экспоненциальную модель роста популяции.
2. Почему модель экспоненциального роста редко наблюдается в природных популяциях?
3. Из каких фаз состоит логистическая модель роста популяции?
4. Какие причины вызывают циклическую динамику популяций?
5. Какие популяции называются оппортунистическими?

7.4. Возрастной состав популяций

Кривые выживания могут реализовываться при разном характере динамики популяций: при одновременном «старте» популяций, заселяющих свободное пространство, или при постоянном «популяционном потоке», когда часть особей вымирает, а часть – занимает освободившееся место (ситуация «вокзала», в которой число уезжающих пассажиров постоянно компенсируется вновь прибывающими). В результате в разных популяциях при единовременном учете выявляется разный возрастной состав.

Определить абсолютный возраст особи можно не у всех видов. Это несложно сделать для деревьев, воспользовавшись специальным буром, которым извлекают столбик древесины – керн и подсчитывают на нем число годовичных колец. У дерева конкретного вида в конкретных условиях (т.е. при одном бонитете) можно определить возраст с точностью до 5 лет по диаметру ствола. У хвойных возраст определяется по числу мутовок побегов на стволе. Однако у трав определение абсолютного возраста затруднительно, и потому оценивают их «возрастное состояние» (стадию).

У высших споровых растений (папоротники, хвощи, плауны) выделяются стадии спор, заростков-гаметофитов, молодых спорофитов и взрослых спорофитов.

Большой опыт выделения возрастных состояний растений накоплен ботаниками-демографами (Л.Б. Заугольной, О.В. Смирновой, Л.И. Жуковой и др., табл. 7).

Таблица 7 Периодизация онтогенеза цветковых растений (по Жуковой, 1987)

Период	Возрастная стадия	Условное обозначение
I. Латентный	1. Семена	Sm
II. Виргинильный	2. Проростки	P
	3. Ювенильные	J
	4. Имматурные	Im
	5. Виргинильные	V
III. Генеративный	6. Молодые генеративные	g1
	7. Средние генеративные	g2
	8. Старые генеративные	g3
IV. Сенильный	9. Субсенильные	Ss
	10. Сенильные	S
	11. Отмирающие	Sc

По информативности оценка «возрастного состояния» во многом уступает оценке абсолютного возраста, так как в плохих условиях молодое растение может «выглядеть старым», и, наоборот, при хороших условиях за растение среднего возраста можно принять молодую особь. Соответственно возможны ошибки и при определении возрастного состава популяций и во оценке тенденций их динамики.

Т.А. Работнов (1992) по соотношению растений разных возрастных групп предложил различать популяции инвазионные (состоят в основном из молодых особей), нормальные (более или менее равномерно представлены все когорты) и регрессивные (преобладают когорты сенильных особей).

По возрастному составу популяций растений прогнозируется динамика сообществ и оценивается риск гибели популяций, что особенно важно для редких видов. Исследователи лесов по возрастному составу популяций деревьев (и соответственно отнесению их к инвазионным, нормальным или регрессивным) определяют тенденции «смены пород» в древостое. Если, к примеру, в пойменном тополевым лесу отсутствует возобновление тополя и массово представлены молодые особи вяза, то очевидно, что произойдет смена этого леса вязовым.

У организмов с метаморфозом группа особей одинакового «физиологического» возраста представляет одну стадию развития. Так в популяциях насекомых различают стадии яиц, личинок, куколок, взрослых особей.

Возрастной состав популяций графически изображается в виде возрастных пирамид. Чаще всего возрастные пирамиды строят для того, чтобы показать демографическую ситуацию в разных популяциях человека. На рис. 18 показаны две пирамиды. Первая характеризует население демографически неблагополучных стран с высокой детской смертностью и низкой продолжительностью жизни (кривая выживания II типа), а вторая – население демографически благополучной страны с низкой рождаемостью, низкой смертностью и высокой продолжительностью жизни (кривая выживания I типа).

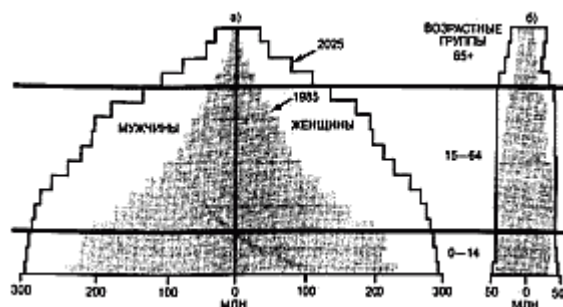


Рис. 18. Возрастные пирамиды населения демографически نابлагопоучных (а) и демографически благополучны (б) стран, 1985 г. и 2025 г.(прогноз).

Контрольные вопросы

1. Как строятся пирамиды возрастного состава популяции?
2. Чем отличаются понятия «возраст» и «возрастное состояние»?
3. Приведите примеры возрастных стадий в популяциях растений и насекомых.
4. Расскажите о классификации популяций растений по возрастному составу (по ТА. Работнову).

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Различия динамики популяций животных и растений.
2. Факторы, влияющие на демографические параметры населения страны.
3. Успехи и проблемы изучения возрастного состава популяций растений.

Глава 8. Взаимоотношения популяций

Взаимодействие популяций (и видов, которые они представляют) – это вопрос, который с равным успехом может рассматриваться в рамках популяционной экологии и при изучении экосистем. С одной стороны, взаимоотношения являются биотическим фактором, влияющим на организм (это и есть влияние «друзей» и «врагов», по определению Э.Геккеля). С другой стороны, взаимодействия организмов – это ячейки системы связей, формирующих экосистему, определяющих распределение ресурсов между организмами одного трофического уровня и закономерности передачи вещества и энергии с одного трофического уровня на другой.

8.1. Классификация взаимоотношений

Взаимоотношения организмов разнообразны (табл. 8). Они разделяются на горизонтальные – между организмами одного трофического уровня (как внутри вида, так и между видами) и вертикальные – между организмами разных трофических уровней. Взаимоотношения первого рода, как правило, носят характер конкуренции, но могут на некоторых этапах жизни организмов быть мутуализмом (т.е. взаимопомощью). Взаимоотношения второго рода более разнообразны: «растение – фитофаг», «хищник – жертва» (иногда эти два типа взаимоотношений объединяют, так как растения по существу тоже жертвы), «паразит – хозяин», мутуализм, комменсализм, аменсализм.

Таблица 8 Типы взаимоотношений видов в экосистеме

Тип взаимоотношений	Характер взаимоотношений видов	
	Вид А	Вид Б
Нейтрализм	0	0
Конкуренция	-	-
Аменсализм	-	0
Паразитизм	+	-
Фитофагия	+	-
Хищничество	+	-
Комменсализм	+	0
Мутуализм	+	+

Примечание. Используются следующие обозначения: 0 – отсутствие взаимоотношений, плюс – положительное влияние, минус – отрицательное влияние.

Кроме материальных взаимоотношений (конкуренции за ресурсы или передачи вещества и энергии при хищничестве или паразитизме), возможны сигнальные (информационные) взаимоотношения. Однако эти сигнальные взаимоотношения тесно переплетены с материальными и лишь корректируют распределение ресурсов между особями или передачу вещества и энергии с одного трофического уровня на другой.

Разделение взаимоотношений в естественных экосистемах по «полезности» и «вредности» некорректно: любые взаимоотношения помогают поддерживать экологическое равновесие и в конечном итоге являются «полезными» для всех видов, которые входят в состав экосистемы. О полезности и вредности отношений между организмами можно говорить только в том случае, если в эти отношения вмешивается человек.

Понятие «экологическое равновесие» подвергается жесткой критике некоторых экологов, которые считают, что этот феномен не существует в природе, а само понятие уходит корнями в представления Карла Линнея о божественной гармонии природы (см. 1.1). Оппоненты понятия «экологическое равновесие» считают, что любые взаимоотношения организмов и любая экосистема как сумма этих взаимоотношений всегда динамичны, так как испытывают влияние множества факторов.

Однако мы полагаем, что понятие экологического равновесия, если оно не абсолютизируется, а рассматривается как некоторая условность (подобная «идеальному газу» или «ускорению» под действием силы земного притяжения), полезно. Системы «хищник – жертва», «паразит – хозяин» и более сложные элементы экосистемы, такие, как пищевые цепи, в состоянии экологического равновесия характеризуются соотношением численности и биомассы взаимодействующих организмов, которые колеблются вокруг некоторой средней величины, соответствующей «экологическому равновесию». Это понятие необходимо при разработке системы рационального использования и охраны природы. Возможно, что более точно этот феномен отражают термины «динамическое равновесие» или «подвижное равновесие».

Контрольные вопросы

1. Назовите основные типы вертикальных и горизонтальных отношений между видами.
2. Почему некорректно разделять взаимоотношения популяций в природе на «полезные» и «вредные»?
3. Что понимается под экологическим равновесием?

8.2. Конкуренция

Конкуренция – это соревнование организмов одного трофического уровня (между растениями, между фитофагами, между хищниками и т.д.) за потребление ресурса, имеющегося в ограниченном количестве. Д.Тилман (Tilman, 1982, 1983) подчеркивает, что особую роль играет конкуренция за потребление ресурсов в критические периоды их дефицита (например между растениями за воду в период засухи или хищниками за жертвы в неблагоприятный год). Конкуренция играет большую роль в определении видового состава экосистем.

Принципиальных различий у межвидовой и внутривидовой (внутрипопуляционной) конкуренции нет. Возможны как случаи, когда внутривидовая конкуренция является более острой, чем межвидовая, так и наоборот. При этом интенсивность конкуренции внутри популяции и между популяциями может меняться в различных условиях. Если условия неблагоприятны для одного из видов, то конкуренция между его особями может усиливаться. В этом случае он может быть вытеснен (или чаще – потеснен) видом, для которого эти условия оказались более подходящими.

Однако в многовидовых сообществах пар «дуэлянтов» чаще всего не образуется, и конкуренция носит характер *диффузной*: много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды. «Дуэлянтами» могут быть лишь массовые виды растений, которые делят один и тот же ресурс (например, деревья – липа и дуб, сосна и ель и т.д.).

У растений возможна конкуренция за свет, за ресурсы почвы и за опылителей. На почвах, богатых ресурсами минерального питания и влагой, формируются густые сомкнутые растительные сообщества, где лимитирующим фактором, за который конкурируют растения, является свет. При дефиците в почве влаги или элементов минерального питания полог растений бывает разомкнутым и они не конкурируют за свет, а соревнуются за потребление почвенных ресурсов (рис. 19).



Рис. 19. Основной комплексный градиент конкуренции растений (по Tilman, 1988).

При конкуренции за опылителей побеждает тот вид, который более привлекателен для насекомого. Так одним из факторов быстрого распространения в Европе гималайского заносного вида недотрога железконосная (*Impatiens glandulifera*) является то, что он продуцирует больше нектара, чем его конкуренты в тех же влажных местообитаниях – чистец болотный, дербенник иволистный. Кроме того, нектар недотроги слаще (Chittka, Schurkens, 2001).

У животных конкуренция происходит за ресурсы пищи, например травоядные конкурируют за фитомассу. При этом конкурентами крупных копытных могут быть насекомые, подобные саранче, или мышевидные грызуны, способные в годы массового размножения уничтожить большую часть травостоя. Хищники конкурируют за жертвы.

Поскольку количество пищи зависит не только от экологических условий, но и от площади, где воспроизводится ресурс, конкуренция за пищу может перерасти в конкуренцию за занимаемое пространство, т.е. быть не только эксплуатационной, но и интерференционной (см. 8.2). Снижение конкуренции в этом случае возможно при разделении территории на «охотничьи наделы» или на «загоны для выпаса». К примеру, косяки – семейные группы башкирской лошади, в поведении которых сохранились черты их диких предков, рассредоточиваются по «загонам для выпаса», что снижает конкуренцию за фитомассу и способствует равномерному использованию травостоев.

По этой причине лошади – это идеальные фитофаги для особо охраняемых территорий в степной зоне.

Большую роль в разделе территории играют сигнальные взаимоотношения (см. 8.8).

Как и в отношениях между особями одной популяции, конкуренция между видами (их популяциями) может быть симметричной или асимметричной. При этом ситуация, когда условия среды одинаково благоприятны для конкурирующих видов, встречается довольно редко, и потому отношения асимметричной конкуренции возникают чаще, чем симметричной.

При флуктуирующих ресурсах, что обычно в природе (увлажнение или элементы минерального питания для растений, первичная биологическая продукция для разных видов фитофагов, плотность популяций жертв для хищников), поочередно получают преимущества разные конкурирующие виды. Это также ведет не к конкурентному исключению более слабого, а к сосуществованию видов, которые поочередно попадают в более выгодную и менее выгодную ситуацию. При этом ухудшение условий среды виды могут переживать при снижении уровня метаболизма или даже перехода в состояние покоя.

Кроме того, на исход конкуренции часто влияет то, какой из видов первым начал заселять экотоп (принцип лотереи, см. 12.8). Это особенно характерно для маловидовых сообществ водных растений, где более слабый вид может удерживать занятое место, если ему повезло и он его занял первым. Впрочем, лотерея может влиять и на состав сообществ с большим числом претендентов на свободное место. В тропическом лесу на одном гектаре может быть до 150 видов деревьев, и потому занять место выпавшей особи могут представители разных видов.

Влияет на исход конкуренции и то, что победить в конкурентной борьбе больше шансов имеет популяция, в составе которой больше особей и которая, соответственно, будет более активно воспроизводить «свою армию» (так называемый *масс-эффект*).

Наконец, конкуренция между видами протекает на фоне отношений с организмами других трофических уровней (хищниками и паразитами). Это также влияет на исход конкуренции, так как более привлекательный как пищевой ресурс вид имеет меньше шансов победить в конкуренции. В итоге в естественных экосистемах виды сосуществуют даже при наличии асимметричной конкуренции, которая должна была бы привести к вытеснению одного из видов. Конкурентное исключение чаще всего наблюдается только в искусственных условиях «микроскопа», когда два конкурирующих вида изолированы и помещены в условия стабильной среды (например в смешанном посеве двух культурных растений с разными конкурентными возможностями).

В естественных экосистемах существуют и специальные механизмы, которые снижают конкуренцию. Главный механизм – дифференциация экологических ниш (см. 9), при которой разные организмы используют разные ресурсы.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение конкуренции.
2. Имеются ли принципиальные отличия внутривидовой конкуренции от межвидовой?
3. Какая конкуренция называется асимметричной?
4. Что такое диффузная конкуренция?

5. Приведите примеры конкуренции животных за разные ресурсы?
6. За какие ресурсы среды конкурируют растения?
7. Чем отличаются эксплуатационная и интерференционная виды конкуренции?
8. Как влияет на конкуренцию «принцип лотереи»?
9. Как влияет на конкуренцию «масс-эффект»?
10. Какое значение для конкуренции имеют флуктуации количества ресурсов?

8.3. Взаимоотношения «фитофаг – растение»

Взаимоотношения «фитофаг – растение» – это первое звено пищевой цепи, в котором вещество и энергия, накопленные продуцентами, передаются консументам.

Для растений в равной мере «невыгодно», чтобы их съели до конца или не съели вовсе. По этой причине в естественных экосистемах проявляется тенденция формирования экологического равновесия между растениями и поедающими их фитофагами. Для этого растения:

- защищаются от фитофагов колючками, образуют розеточные формы с прижатыми к земле листьями, малодоступными для пасущихся животных;
- защищаются от полного выедания биохимическим путем, продуцируя при усилении поедания токсичные вещества, которые делают их менее привлекательными для фитофагов (это особенно характерно для медленно растущих пациентов). У многих видов при их поедании образование «невкусных» веществ усиливается;
- выделяют запахи, отпугивающие фитофагов.

Защита от фитофагов требует значительных затрат энергии, и потому во взаимоотношениях «фитофаг – растение» прослеживается трейдофф: чем растение быстрее растет (и соответственно, чем лучше условия для его роста), тем оно лучше поедается, и наоборот, чем растение медленнее растет, тем оно менее привлекательно для фитофагов. Интенсивное отрастание позволяет растениям с высокой поедаемостью сохраняться и даже доминировать в сообществах.

В то же время эти средства защиты не обеспечивают полную сохранность растений от фитофагов, так как это повлекло бы за собой ряд нежелательных последствий для самих растений:

- несъеденная степная трава превращается в ветошь – войлок, который ухудшает условия жизни растений. Появление обильного войлока ведет к накоплению снега, задержке начала развития растений весной и как итог – к разрушению степной экосистемы. Вместо степных растений (ковылей, типчака) обильно развиваются луговые виды и кустарники. У северной границы степи после этой луговой стадии вообще может восстановиться лес;
- «лишние» листья многих видов трав и кустарников делают крону чрезмерно густой, что ухудшает условия для фотосинтеза (затененные листья «паразитируют», т.е. тратят на дыхание больше органического вещества, чем производят его в процессе фотосинтеза). Этот феномен, который исследовал А.А. Любищев, объясняет благоприятное влияние на урожайность посевов присутствия некоторого количества «вредителей»-фитофагов, которые освещают полог растений. Поедание некоторого количества листьев побегов как бы запрограммировано у культурных растений в «память» о своем диком прошлом;
- в саванне уменьшение потребления побегов деревьев веткоядными животными (антилопами, жирафами и др.) приводит к тому, что их кроны смыкаются. В итоге учащаются пожары и деревья не успевают восстанавливаться, саванна перерождается в заросли кустарников.

Кроме того, при недостаточном потреблении растений фитофагами не освобождается место для поселения новых поколений растений.

Подобным образом регулируется равновесие между популяциями видов фитопланктона и зоопланктона. Активно поедаемые водоросли быстро размножаются. Некоторые водоросли, напротив, защищаются от выедания специальными выростами на

твердых панцирях (как диатомовые) или объединением в большие колонии, которые не могут быть отфильтрованы рачками. Колониальными формами представлено большинство видов цианобактерий. Защита водорослей от выедания помогает их способность образовывать покоящиеся стадии, играющие ту же роль, что и банки семян у растений. Наконец, некоторые водоросли заглатываются планктонными животными-фитофагами, но не перевариваются и выделяются с экскрементами живыми.

«Несовершенство» отношений «фитофаг – растение» приводит к тому, что достаточно часто случаются кратковременные вспышки плотности популяций фитофагов и временное угнетение популяций растений, вслед за которыми следует и снижение плотности популяций фитофагов. Например в степях Монголии один раз в 5-7 лет наблюдаются вспышки численности популяций полевки Брандта, которая полностью выедает надземные части степных растений и разрывает дернину. В итоге угнетаются популяции ковылей, а корневищные злаки быстро разрастаются за счет банка вегетативных зачатков (почек на корневищах). Вслед за вспышкой численности наступает депрессия популяций грызунов из-за массового заболевания, а популяции ковылей восстанавливаются.

Для обеспечения экологического равновесия в паре «фитофаг – растение» адаптаций растений и животных, как правило, недостаточно. Оно возможно только в случае, если имеется зоофаг, который контролирует плотность фитофага.

По этой причине невозможно экологическое равновесие, если из экосистемы исчез хищник или в нее внедрился вид-фитофаг, для которого нет контролирующего его хищника.

При разведении сельскохозяйственных животных плотность популяций фитофагов регулируется человеком, который сам устанавливает норму потребления фитомассы животными. В большинстве случаев при этом норма оказывается завышенной, что ведет к развитию процессов пастбищной депрессии в экосистемах (см. 12.7).

Контрольные вопросы

1. Расскажите об адаптациях, которые позволяют растениям защищаться от фитофагов?
2. Как фитофаги преодолевают «оборону» растений?
3. Почему для устойчивого экологического равновесия в звене пищевой цепи «растение – фитофаг» необходим хищник или паразит?

8.4. Взаимоотношения «хищник – жертва»

Взаимоотношения «хищник – жертва» представляют звенья процесса передачи вещества и энергии от фитофагов к зоофагам или от хищников низшего порядка к хищникам высшего порядка.

Как и при отношениях «растения – фитофаг», ситуации, при которой все жертвы будут съедены хищниками, что в конечном итоге приведет и к их гибели, в природе не наблюдается. Экологическое равновесие между хищниками и жертвами поддерживается специальными механизмами, исключающими полное истребление жертв. Так жертвы могут:

- убегать от хищника. В этом случае в результате адаптации повышается подвижность и жертв, и хищников, что особенно характерно для степных животных, которым негде прятаться от преследователей («принцип Тома и Джерри»);

- приобретать защитную окраску («притворяться» листьями или сучками) или, напротив, яркий (например красный цвет, предупреждающий хищника о горьком вкусе. Общеизвестно изменение окраски зайца в разные времена года, что позволяет ему маскироваться летом в листве, а зимой – на фоне белого снега;

- распространяться группами, что делает их поиск и промысел для хищника более энергоемким;

- прятаться в укрытия;

- переходить к мерам активной обороны (травоядные, имеющие рога, колючие рыбы),

иногда совместной (овцебыки могут занимать «круговую оборону» от волков и т.д.).

В свою очередь хищники развивают не только способность к быстрому преследованию жертв, но и обоняние, позволяющее по запаху определить место нахождения жертвы. Многие виды хищников разрывают норы своих жертв (лисы, волки).

В то же время сами они делают все возможное для того, чтобы не обнаружить своего присутствия. Этим объясняется чистоплотность мелких кошачьих, которые для устранения запаха много времени тратят на туалет и закапывают экскременты. Хищники одевают «маскировочные халаты» (полосатость щук и окуней, делающих их менее заметными в зарослях макрофитов, полосатость тигров и т.д.).

Полной защиты от хищников всех особей в популяциях животных-жертв также не происходит, так как это привело бы не только к гибели голодающих хищников, но в конечном итоге – к катастрофе популяций жертв. В то же время при отсутствии или снижении плотности популяции хищников ухудшается генофонд популяции жертв (сохраняются больные и старые животные) и ввиду резкого увеличения их численности подрывается кормовая база.

И.В. Стебаев и др. (1993) образно сравнивают отношения видов-хищников и их жертв с отношениями между двумя флотами, каждый из которых постоянно усиливает свою огневую мощь и наращивает толщину брони. Но эти флоты никогда не вступают в генеральное сражение.

Тем не менее даже при столь богатом арсенале средств защиты у жертв и нападения у хищников экологическое равновесие в паре «хищник – жертва» только за счет их биотических потенциалов невозможно. И в этом случае, как и в отношениях фитофагов и растений, необходимо третье звено пищевой цепи – естественный «враг» хищника – хищник более высокого порядка или паразит.

В зависимости от характера жертвы и типа хищника (истинный, убивающий жертву сразу, или пастбищник, использующий ее многократно, как, например, оводы или слепни) возможна разное соотношение динамик их популяций. При этом картина осложняется тем, что хищники редко бывают монофагами (т.е. питающимися одним видом жертвы по типу «преследования»). Чаще всего, когда истощается популяция одного вида жертвы и ее добыча требует слишком больших затрат сил, хищники переключаются на другие виды жертв. Кроме того, одну популяцию жертв может эксплуатировать несколько видов хищников и паразитов.

По этой причине часто описываемый в экологической литературе эффект зависимости численности популяций жертв и хищников – пульсация численности популяции жертвы, за которой с некоторым запаздыванием пульсирует численность популяции хищника («эффект Лотки – Вольтерры»), – выражен далеко не во всех парах «хищник – жертва». П.В. Турчин (2002) считает осцилляторный (колебательный) характер динамики системы «ресурс – потребитель», которая включает отношения типа «фитофаг – растение» и «хищник – жертва», третьим законом популяционной экологии.

При интенсивной эксплуатации популяций фитофагов человек нередко исключает из экосистем хищников (в Великобритании, к примеру, есть косули и олени, но нет волков; в искусственных водоемах, где разводят карпа и другую прудовую рыбу, нет щук). В этом случае роль хищника выполняет сам человек, изымая часть особей популяции фитофага. При этом он должен руководствоваться экологическими нормативами «максимально допустимого урожая, МДУ», отражающими скорость восстановления плотности популяций. К примеру, без риска разрушить популяцию северного оленя из нее ежегодно можно изымать до 40% животных, а из популяции лосей – только 20%. Примерно также показатель МДУ используется при эксплуатации популяций растений.

Контрольные вопросы

1. Как жертвы «обороняются» от хищников?

2. Как хищники совершенствуют систему преследования жертв?
3. Какие дополнительные условия необходимы для формирования экологического равновесия в паре «жертва – хищник».
4. Почему «эффект Лотки–Вольтерры» в природе проявляется не всегда?
5. Что такое МДУ?

8.5. Взаимоотношения «паразит – хозяин»

Паразиты – это организмы, которые питаются за счет организма-хозяина. Это очень разнообразная группа организмов (животные, растения, грибы, бактерии), которую изучает специальная наука – паразитология.

Паразиты не убивают хозяина, а длительное время используют его как пищевой ресурс и убежище, лишь сокращая длительность жизни и плодовитость «организма-дома». Паразиты близки к хищникам-пастбищникам, но отличаются тем, что если хищник-пастбищник использует несколько жертв, то паразит связан с одним организмом-хозяином (а если с несколькими, то меняет их в ходе жизненного цикла).

Различаются следующие группы паразитов.

Биотрофы и некротрофы. Биотрофы всю жизнь питаются за счет живого хозяина, а некротрофы губят его (или часть его тела, например лист растения) и завершают свою биографию как рассматриваемые далее детритофаги.

Микропаразиты и макропаразиты. Различаются по размерам. К микропаразитам относятся вирусы, бактерии, микроскопические грибы и простейшие, к макропаразитам – все прочие.

Истинные паразиты и паразитоиды. Истинные паразиты всю свою жизнь питаются за счет организма-хозяина (или нескольких хозяев, если в течение жизненного цикла переселяются из организма одного вида в другой). Паразитоиды (как правило, насекомые) на определенных стадиях жизненного цикла ведут свободный образ жизни (питаются как фитофаги или зоофаги). После этого они откладывают яйца в тело организма-хозяина, в котором паразитируют личинки. Паразитоиды представляют переход к хищникам. Насекомые-паразитоиды используются для биологического метода контроля насекомых-вредителей в сельском хозяйстве (трихограмма, теленомус-наездник и др.).

Эндотрофные и эктотрофные паразиты. Эндотрофные паразиты живут внутри организма-хозяина (глисты в кишечнике позвоночных, стеблевые нематоды в стеблях хлебных злаков), а эктотрофные – на поверхности организма-хозяина (блохи, вши, клещи и др.). Особый случай эктотрофного паразитизма – образ жизни карликовых самцов глубоководных удильщиков, которые внедряются острыми зубами в тело самки, после чего тела хозяина и паразита сливаются воедино (объединяются даже кровеносные системы). Тело самки в 13 раз больше тела самца. Экологический смысл этой адаптации заключается в повышении вероятности оплодотворения. Удильщики живут в полной темноте, и иные варианты поиска «спутника жизни» реализовать крайне сложно.

Суперпаразиты – «паразиты паразитов». Существуют суперпаразиты от первого до четвертого порядка (их можно представить в виде матрешки), верхний уровень представлен бактериями или вирусами. Эту матрешку очень точно описал Дж. Свифт:

Под микроскопом он открыл, что на блохе
Живет блоху кусающая блошка;
На блошке той – блошинка-крошка,
В блошинку же вонзает зуб сердито
Блошиночка... и так ad infinitum.

В этом случае из паразитов формируется пищевая цепь.

Различаются группы паразитов и по сложности жизненного цикла. Одни виды

паразитов передаются при непосредственном контакте особей хозяина (например вирусы и бактерии, вызывающие болезни человека). Другие паразиты перед заражением основного хозяина, в теле которого они образуют потомство, проходят через один или несколько видов промежуточных хозяев (например широкий лентец – паразит человека, но в течение жизненного цикла он проходит через стадии жизни в раках-циклопах и рыбах).

И, наконец, кроме паразитов, существуют еще и полупаразиты. Значительное число видов растений (в средней полосе в первую очередь из семейства норичниковых) сочетает автотрофное питание и паразитирование на корнях растений-хозяев. При этом если каждый вид растений-паразитов (из семейств заразиховых, повиликовых и др.) имеет своего «персонального» хозяина, то число видов-хозяев для одного вида полупаразита исчисляется десятками и сотнями. В этом случае нет необходимости в тонком подстраивании метаболизма хозяина и полупаразита, как при абсолютном паразитизме, полупаразит получает от растения-хозяина только неспецифические элементы питания.

Среди полупаразитов есть виды, наносящие вред хозяйству человека. Например погремки (*Rhinanthus*) при доминировании в луговых сообществах становятся основными продуцентами органического вещества. В этом случае за счет потери энергии при переходе с одного трофического уровня на другой (см. 10.4) биологическая продукция травостоя снижается в 2-3 раза. Причем погремки не поедаются сельскохозяйственными животными ни на пастбище, ни в сене.

В естественных экосистемах взаимоотношения «паразит – хозяин» являются одним из важных факторов поддержания экологического равновесия. Особенно велика их роль при контроле плотности популяций крупных животных, у которых нет естественных врагов-хищников (слон, бегемот, крокодил, лев и др.). При отсутствии паразитов их отношения с жертвами могли бы быть нарушены.

В процессе длительной коэволюции (взаимоприспособления) паразитов и хозяев вырабатываются специальные механизмы, которые позволяют им устойчиво сосуществовать.

Защитные реакции хозяев могут быть следующими:

- иммунный ответ организма, т.е. возникновение биохимических реакций, которые сдерживают массовое развитие паразитов;
- сбрасывание зараженных частей (это особенно характерно для растений-хозяев, которые сбрасывают сильно зараженные листья). В этом случае паразиты продолжают жить уже как детритофаги;
- выработка устойчивости к влиянию паразитов за счет быстрого роста здоровых тканей взамен пораженных (это имеет место при паразитировании тли);
- изоляция органов поражения как «зеленых островов» (формирование галлов у дуба, орешника и других растений после того, как насекомое-паразитоид отложит в ткани листа яйцо);
- уменьшение плотности популяций хозяев, что снижает вероятность распространения паразита и заражения им. Зараженные животные менее подвижны и становятся более легкой добычей хищников, которые таким образом снижают долю зараженных особей в популяции;
- формирование гетерогенных популяций хозяев, в составе которых есть экотипы, устойчивые к паразитам. Эти экотипы являются основой адаптивной селекции на повышение устойчивости культурных растений к грибковым заболеваниям.

В естественных экосистемах формирование экологического равновесия между популяциями паразитов и их хозяев – нормальное явление. При этом в отличие от отношений «фитофаг – растение» или «хищник – жертва» оно возможно без третьего участника. В силу того, что паразиты связаны с ограниченным кругом хозяев, эта связь математически описывается проще, чем связь между хищниками и их жертвами. Во многих случаях проявляется модель Лотки–Вольтерры: плотность популяций обоих видов изменяется циклически, но пики плотности паразитов запаздывают по отношению к пикам плотности хозяев.

Ситуация изменяется в антропогенных экосистемах, особенно в сельскохозяйственных, где заражение скота паразитами может привести к гибели многих животных. Представляют опасность взаимоотношения паразитов и человека, который может заболевать гельминтозами, вызываемыми разными видами глистов, лямблиозом (при заражении простейшим – лямблией), болезнями бактериальной и вирусной природы.

Катастрофическими бывают последствия заноса паразитов в новые районы, где у их потенциальных хозяев отсутствуют механизмы защиты от паразитов. В XX в. произошли ботанические катастрофы в Америке (гибель зубчатого каштана *Castanea dentata* от занесенного туда из Китая паразитического гриба *Endothia parasitica*, вызывающего «рак каштана») и Европе, где от «голландской болезни» почти полностью исчез вяз. Болезнь вызывает гриб *Ophiostoma ulmi*, который переносится жуком-короедом.

К еще более серьезным последствиям привело распространение вируса «коровьей чумы» в саваннах Африки (McNaughton, 1992). Под влиянием этого вируса, который первоначально вызвал болезни у домашнего скота, а затем порастил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась нагрузка фитофагов на растительность саванны, и в первую очередь на ее древесно-кустарниковый компонент и на его отношения с травяным покровом саванны. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что увеличило количество пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара. Только в 70-е годы, когда удалось снять влияние на экосистемы вируса «коровьей чумы», вылечив от болезни домашний скот, поставивший паразита популяциям диких животных через выделение слюны на пастбищах, где их выпас чередовался, процесс был остановлен. Восстановилась плотность популяций животных, питающихся ветками, и соответственно восстановился баланс между древесно-кустарниковым и травяным компонентами экосистемы саванны, которая приобрела первозданный облик.

Есть примеры более сложных взаимоотношений «паразит – хозяин» с посредником. Так гетеротрофное растение-паразит подбельник паразитирует на грибах, разлагающих мертвое органическое вещество, но, кроме того, по гифам микоризного гриба, как по шлангу, выкачивает питательные элементы из корней ели.

Контрольные вопросы

1. Чем паразиты отличаются от хищников?
2. Расскажите о разнообразии паразитов.
3. Какие защитные реакции против паразитов вырабатываются у хозяев?
4. Расскажите о нарушении экологического равновесия в паре «паразит – хозяин» при вмешательстве человека.

8.6. Мутуализм

Мутуализм – это форма взаимоотношений организмов, при которых партнеры получают пользу.

Отношениями мутуализма связаны организмы, не конкурирующие за ресурсы. Мутуализм включает разнообразные формы сотрудничества – от облигатного (симметричного или асимметричного), при нарушении которого гибнут оба или один сотрудничающий партнер, до факультативного, которое помогает выживать партнерам, но не является для них обязательным (так называемая *протокооперация*). Рассмотрим основные варианты мутуализма.

Растения и микоризные грибы. Такие взаимоотношения с грибами (микотрофия) свойственны большинству видов наземных сосудистых растений (цветковых, голосеменных, папоротников, хвощей, плаунов), что во многом облегчило заселение растениями суши

(Заварзин, 2000). Микоризные грибы могут оплести корень растения и проникать в ткани корня, не нанося ему при этом существенного ущерба (эндотрофные и эктотрофные микоризы).

Грибы, не способные к фотосинтезу, получают из корней растений органические вещества, а у растений за счет разветвленных грибных нитей в сотни и тысячи раз увеличивается всасывающая поверхность корней. Кроме того, некоторые микоризные грибы не просто пассивно всасывают элементы питания из почвенного раствора, но и одновременно выступают в роли редуцентов и разрушают сложные вещества до более простых. Кроме того, микоризные грибы, выделяя антибиотики, защищают корни растений от патогенов.

Микоризные грибы – «дорогое удовольствие» для растений, так как использование их в качестве посредников для обеспечения элементами питания и водой сопряжено со значительными затратами продуктов фотосинтеза (1/3 или даже 1/2 валовой первичной продукции). По этой причине при улучшении условий минерального питания, например при удобрении лугов, даже типичные микотрофные растения отказываются от микориз и переходят на «самообслуживание». Не тратятся на содержание микориз виды-нитрофилы (распространенные на почвах с высоким содержанием нитратного азота) из семейств маревых, крестоцветных и некоторых других, которые селятся на первых стадиях восстановления экосистем после нарушений (см. 12.6), когда за счет минерализации органического вещества в почве резко возрастает количество нитратов. При этом микоризы, которыми обладают виды следующих стадий сукцессии, выделяют вещества, подавляющие «самостоятельные» растения. Это ускоряет процесс вытеснения нитрофилов.

Микоризы нет у водных растений, и сравнительно редко она встречается у растений экстремальных условий – пустынь, горных и арктических тундр. Как подчеркивает Т.А. Работнов (1992), большинство микотрофов – это мезофиты умеренно богатых почв.

Микоризы у травянистых растений, как правило, не видоспецифичны (т.е. один вид грибов может формировать микоризу у разных растений), а у древесных – видоспецифичны. Таким образом, плодовые тела подберезовика, подосиновика, масленка или рыжика образуются за счет продукции фотосинтеза соответствующих видов деревьев.

Поскольку микоризные грибы оплетают корни нескольких рядом произрастающих растений, по ним возможен горизонтальный перенос элементов питания от одного растения к другому по «гифопроводам». А.М. Гиляров (2003) рассматривает это как «экзактации на уровне сообществ», т.е. как побочный эффект адаптации микоризного гриба к нескольким видам растений. Данных о количестве веществ, перекачиваемых по микоризам из одного растения в другое, мало. Можно полагать, что оно невелико, тем не менее смягчает отношения конкуренции и повышает общую устойчивость экосистем.

Растения и микроорганизмы-азотфиксаторы. Возможны две формы такого мутуализма – облигатный мутуализм и протокооперация. В первом случае азотфиксирующие микроорганизмы живут в корнях растений (бобовых, облипихи, ольхи и некоторых других), вызывая образование клубеньков. Процесс связывания атмосферного азота облигатными азотфиксаторами называется *симбиотической азотфиксацией*. При протокооперации азотфиксирующие микроорганизмы населяют примыкающую к корням часть почвы (ризосферу) и усваивают органические вещества, которые, как в проточном культиваторе, постоянно выделяются корнями. Такая азотфиксация называется *ассоциативной*. В целом ассоциативная азотфиксация преобладает в естественных экосистемах, симбиотическая – в агроэкосистемах.

Симбиотические микроорганизмы могут жить и в листьях, пример – водный папоротник азолла, распространенный в тропическом поясе. Связанная с азоллой цианобактерия анабена способна за год фиксировать до 1000 кг/га азота (что является бесспорным рекордом, достойным книги Гиннеса). Для сравнения посев клевера в средней полосе способен за год фиксировать до 200 кг/га азота, а люцерны в жарких районах с удлиненным полевым периодом и при поливе – до 700 кг/га (к слову, оптимальная доза

внесения азотных удобрений в разных условиях и для разных культур колеблется в пределах 50-200 кг/га; в настоящее время в России в почву в среднем вносится 10 кг/га азотных удобрений в действующем веществе).

Обеспечение новых («мертвых») субстратов азотом является необходимым условием для их зарастания. В теплом климате азот в субстрате накапливается в результате симбиотической азотфиксации: пионерами заселения лавовых потоков, отложений речного аллювия, горных осыпей являются бобовые растения (особенно часто из рода люпин). В более прохладном климате азот поставляется в результате ассоциативной азотфиксации: новые субстраты зарастают злаками и осоками. В самых суровых условиях Севера пионерами оказываются цианобактерии, которые обладают уникальной способностью и к фотосинтезу, и к азотфиксации.

Мутуалистические взаимоотношения с азотфиксаторами, также как и содержание микориз, обходятся растениям очень дорого: на них затрачивается значительное количество продуктов фотосинтеза (около 1/3). Большими затратами органического вещества на симбиотическую азотфиксацию объясняются более низкие урожаи зернобобовых культур по сравнению со злаками.

Тем не менее на биологическую азотфиксацию экологи возлагают большие надежды, она должна во многом заменить техногенную азотфиксацию промышленных предприятий, при которой на производство минеральных азотных удобрений затрачивается очень много энергии. Кроме того, экологически грязным является не только само производство удобрений, но и их использование: при внесении азотных удобрений на поля до 50% их вымывается в окружающую среду, вызывая ее загрязнение (в первую очередь эвтрофикацию водных экосистем, см. 12.7).

Растения и насекомые-опылители. Насекомые, переносящие пыльцу, питаются нектаром или пыльцой. Отмечены случаи участия насекомых в опылении даже таких типично ветроопыляемых растений, как злаки. Насекомые-опылители переносят пыльцу с одного цветка на другой на большие расстояния, чем ветер. Если пыльца деревьев за время, пока рыльцевая поверхность сохраняет способность ее воспринимать, может быть перенесена ветром не более чем на 70 м (у трав – менее 10 м), то за это время шмели переносят пыльцу на расстояние до 3 км. Радиус переноса пыльцы пчелами обычно ограничен 1 км.

Существует два основных направления развития мутуализма растений и насекомых: узкая и широкая специализация (т.е. в направлении облигатного мутуализма и протокооперации). При узкой специализации эволюция ведет к ограничению числа опылителей: происходит усложнение строения цветка (как у бобовых или губоцветных) таким образом, что нектар становится доступным только для насекомых с определенным типом строения (в первую очередь ротового аппарата). Высшее достижение этого варианта эволюции – взаимоотношения опылителей и некоторых представителей орхидных, которые привлекают самцов насекомых-опылителей, имитируя облик и половые феромоны самок.

При широкой специализации спектр опылителей возрастает. Широкий спектр опылителей имеют представители семейства сложноцветных. Этим объясняется их высокая устойчивость в антропогенно нарушенных экосистемах, в которых обеднен состав видов опылителей. По этой причине в современном нарушаемом человеком мире обязательный мутуализм растений и насекомых менее выгоден для обоих партнеров, чем протокооперация.

Эффективность протокооперации возрастает по причине одновременного цветения разных видов, опыляемых одним видом насекомых. Более того, как правило, насекомые посещают цветки именно в апогей их цветения, когда продукция нектара максимальна. (Пчеловоды прекрасно знают о том, что их подопечные сначала посещают один вид растения и только после того, как его цветки минуют пик нектарообразования, переключаются на сбор нектара с цветков другого вида.)

В тропиках опылителями некоторых растений являются птицы и летучие мыши.

Растения и животные, распространяющие их семена. Распространение плодов (и

семян) растений с помощью животных (*зоохория*) широко представлено в природе. Агентами-распространителями являются птицы, поедающие сочные плоды, медведи, копытные, насекомые. При прохождении через пищеварительный тракт животных семена зоохорных растений не только не перевариваются, но даже повышают всхожесть.

Кроме плотных покровов, защищающих семена от переваривания, существуют другие приспособления для зоохории. Так на семенах растений (многих губоцветных, лилейных, маковых, молочайных, лютиковых, сложноцветных), распространяемых муравьями имеются специальные придатки, богатые маслом, которые привлекают муравьев и используются ими в пищу. Сухие зоохорные плоды снабжены различными крючочками и щетинками для прикрепления к шерстному покрову животных, например у репейника, череды, чернокорня, лопуха.

С помощью животных распространяются споры некоторых видов грибов и мхов.

Водоросли и грибы в лишайнике. В этом случае мутуализм столь обязателен и функции сотрудничающих организмов столь прилажены друг к другу, что по-существу возникает новый «организм второго порядка». Водоросль обеспечивает гриб органическими веществами, гриб водоросль – водой и минеральными элементами.

Этот вариант обязательного мутуализма представлен весьма широко: имеются сотни видов лишайников. Лишайники первыми заселяют поверхность скал и широко распространены на Севере в условиях крайней ограниченности ресурсов тепла и элементов минерального питания.

Долгие годы в литературе ведется дискуссия о симметричности отношений гриба и водоросли в лишайнике. В последнее время все чаще эти отношения рассматриваются как асимметричные: большую «выгоду» от симбиоза получает гриб («водоросль – это царица, плененная жестоким драконом»).

Млекопитающие и микроорганизмы, населяющие их пищеварительный тракт. Большинство животных, включая человека, но особенно травоядные, сами не в состоянии переваривать пищу, так как не имеют ферментов, разрушающих целлюлозу, и эту роль играют микроорганизмы – бактерии и некоторые простейшие, которые живут в их желудочно-кишечном тракте.

В кишечном тракте гладких китов среди 1000 видов бактерий были найдены даже те, которые могут разрушать органические вещества, присутствующие в нефтепродуктах. Возможно, что наличием этих симбионтов объясняется сравнительно высокая устойчивость этого вида китов к нефтяному загрязнению океана.

Хемоавтотрофные бактерии и низшие животные. Червеобразные животные-вестиментиферы (тип погонофоры) в стадии личинки являются типичными гетеротрофами со ртом, пищеварительным каналом и анусом. Однако после того как они заглатывают серобактерии, происходит редукция органов пищеварения, клетки животного заполняются серобактериями, и вестиментиферы становятся «симбиотическими автотрофами». В результате мутуализма бактерии получают сероводород, а животное – органическое вещество.

Содержание сероводорода в среде, где обитают вестиментиферы, таково, что может погибнуть любой другой организм. Их спасает особый тип гемоглобина, который связывает не только кислород, но и серу. Мутуализм позволяет вестиментиферам очень быстро расти и достигать длины 2,5 м.

В.В.Малахов (2001) считает, что мутуализм вестиментифер и бактерий возник в результате развития пищевых отношений типа «жертва – хищник». В гидротермальных оазисах океана и сейчас существуют свободноживущие серобактерии, которые формируют «маты», служащие пищей для многих животных. Начав с питания такими свободноживущими бактериями, вестиментиферы со временем вступили с ними в отношения мутуализма.

Подобным образом питаются и другие погонофоры, связанные отношениями мутуализма уже не с серобактериями, а с метанобактериями. Бактерии используют метан,

образующийся в нефтяных пластах и поступающий в океан по трещинам в плитах литосферы. Это позволяет использовать погонофор в качестве биологических индикаторов месторождений нефти.

Кишечнополостные и водоросли. Водоросли поселяются в теле кораллов, заключенных в известковый скелет, и снабжают животное органическим веществом. Животное поставляет водорослям питательные элементы и дает убежище. В отличие от погонофор кораллы являются гетеротрофами, которые питаются зоопланктоном. Водоросли лишь помогают наиболее эффективно использовать вещества, полученные при гетеротрофном питании. Этим мутуализмом объясняется быстрый рост коралловых рифов.

Человек и сельскохозяйственные животные и культурные растения. Этот вариант мутуализма является протокооперацией, тем не менее ни человек при современной плотности населения на планете не может обойтись без сельскохозяйственных животных и растений, ни корова, пшеница или рис не могут выжить без человека. Причиной мутуализма является искусственный отбор, в результате которого из «эгоистических» побуждений человек усиливал у растений и животных эксплерентность и снижал патиентность и виолентность, что лишило эти организмы способности жить без его опеки. Особенно активно это направление селекции развивалось в 60–70-е гг. XX в., когда в странах субтропического и тропического поясов произошла Зеленая революция (см. 11.5).

Широко распространен мутуализм водорослей и простейших в океанических экосистемах. Некоторые простейшие после поедания водорослей используют их хлоропласты, причем они продолжают работать в теле простейшего до тех пор, пока не изнаются, после чего перевариваются.

Как протокооперация (хотя и весьма слабая) могут рассматриваться взаимоотношения между бобовыми и злаками в сеяных травостоях: бобовые за счет связи с симбиотическими азотфиксирующими бактериями улучшают условия обеспечения злаков азотом, а вертикально ориентированные листья злаков, пронзающие густой травостой бобовых, понижают уровень конкуренции за свет.

Известно множество других «экзотических» вариантов мутуализма:

- разведение грибов муравьями и жуками;
- отношения африканской птицы медоуказчика и капского медоеда (птица находит пчелиное гнездо, а медоед вскрывает его);
- отношения чистильщиков (птиц, рыб) и их «клиентов»;
- отношения муравьев и акаций (муравьи охраняют акацию, соком которой питаются, от других фитофагов) и мн. др.

Контрольные вопросы

1. Какую роль в жизни растений играют микоризные грибы?
2. Какое количество продуктов фотосинтеза затрачивает растение на «содержание» микоризного гриба?
3. В каких случаях растения могут обходиться без микоризы?
4. Расскажите о симбиотической и ассоциативной азотфиксации.
5. В каких экосистемах преобладает симбиотическая азотфиксация?
6. Какую роль играет биологическая азотфиксация в экологизации сельского хозяйства?
7. Дайте оценку роли мутуализма и протокооперации в отношениях растений с насекомыми опылителями.
8. Расскажите о роли зоохории в расселении растений.
9. Какую пользу получают гриб и водоросль от соместного существования в составе лишайника?
10. Расскажите о мутуализме млекопитающих и микроорганизмов, населяющих их пищеварительный тракт.
11. Рассмотрите вестиментиферы как пример мутуализма животных и хемотрофных

бактерий.

12. Какую роль в жизни кораллов играют связанные с ними водоросли?

13. Почему отношения человека и сельскохозяйственных растений и животных рассматриваются как мутуалистические?

8.7. Комменсализм и аменсализм

Мутуализм связан плавным переходом с другим вариантом отношений организмов – *комменсализмом*, при котором сотрудничество выгодно только одному из партнеров. При этом на разных стадиях сотрудничества (или чаще в разных условиях) большую выгоду может получать то один, то другой партнер. Рассмотрим некоторые наиболее характерные случаи комменсализма.

«Растения-няни» и их подопечные. Береза или ольха могут быть «няней» для ели: «няня» защищает всходы ели от прямых солнечных лучей, так как на открытом месте елочки вырасти не смогут. В таких же отношениях состоят кустарники из семейств губоцветных и сложноцветных с южноамериканскими кактусами. Кактусы для снижения дневного испарения воды фотосинтезируют при закрытых устьицах (они используют углерод кислот, образованных из захваченного устьицами за ночь углекислого газа) и потому не «потеют». Взрослые кактусы имеют большую фитомассу, и им перегрев не страшен, а молодые могут развиваться только в тени засухоустойчивых кустарников, так как на открытом солнечном свете они гибнут. Весьма характерно, что в более благоприятных климатических условиях (например при подъеме в горы, где климат более прохладный) кактусы не нуждаются в «растениях-нянях».

Эпифиты и деревья. Как комменсализм можно рассматривать отношения эпифитов и деревьев-хозяев: они выгодны для эпифита, но безразличны для хозяев, так как эпифиты используют лишь отмершие ткани дерева или скопления пыли опавших листьев.

Группа эпифитов достаточно разнообразна и включает лишайники, водоросли, папоротниковидные, цветковые растения. При этом сосудистые эпифиты распространены почти исключительно в теплом тропическом и субтропическом климате. В умеренном климате эпифиты представлены только лишайниками, которые селятся на стволах деревьев, и реже мхами. Отсутствие эпифитов в лесах умеренной полосы связано в первую очередь с их неспособностью переносить холодные периоды года.

Как правило, эпифиты – чистые комменсалы, но есть случаи, когда установлено их отрицательное влияние на дерево-хозяина. При этом отрицательное влияние оказывает не сам эпифит, а его микоризный грибок, который ведет себя как паразит. Если эпифитов очень много, то они создают дополнительную нагрузку на ветви, что может вызвать их поломку. Таким образом, «безвредность» эпифитов для деревьев относительна.

Детритофагия. На те популяции, организмы которых поедаются в мертвом состоянии, детритофаги практически не влияют. Хотя это положение нельзя абсолютизировать: участвуя совместно с редуцентами в процессе минерализации органического вещества, детритофаги способствуют его возврату в окружающую среду и тем самым росту растений и всех организмов, которые связаны с ними в пищевых цепях.

В почве сконцентрировано огромное разнообразие детритофагов: число их видов на 1 м² почвы в лесу умеренной полосы может превышать 1000, а общая плотность популяций простейших и нематод – 10 млн, ногохвосток (*Collembola*) и почвенных клещей (*Acari*) – 100 тыс. и т.д.

Почвенные детритофаги разделяются на группы микрофауны (в нее входят простейшие, нематоды и коловратки, а также специализированные животные, питающиеся микроорганизмами, то есть, строго говоря, к детритофагам не относящиеся), мезофауны (животные с шириной тела от 100 мкм до 2 мм), макрофауны (ширина тела от 2 до 20 мм) и мегафауны (ширина тела более 20 мм). В последнюю группу входят мокрицы (*Isopoda*), многоножки (*Diplopoda*), дождевые черви (*Megadrili*), улитки и слизни (*Mollusca*), личинки

некоторых мух (Diptera) и жуков (Coleoptera). Ч. Дарвин считал, что только дождевые черви перерабатывают такое количество растительного детрита, что ежегодное поступление в почву их экскрементов достигает 50 т/га. В тропических районах это количество может быть в три раза выше.

Именно благодаря этой армаде детритофагов из мертвого органического вещества (в травяных экосистемах в первую очередь корней растений, в лесных – опада) формируется почва. При этом многие детритофаги одновременно являются и хищниками, так как питаются «бутербродами» из мертвого вещества и содержащихся в нем живых бактерий.

Особая группа детритофагов – *копрофаги*, питающиеся экскрементами. Большинство копрофагов питается экскрементами травоядных животных, которые усваивают поедаемую растительную массу не более чем на 10%, остальное выделяется или в окружающую среду в непереваренном состоянии (существуют даже варианты детритофагии в сельском хозяйстве при повторном скармливании животным специально подготовленных экскрементов). Фауна копрофагов очень разнообразна, особенно в тропиках (в частности в ее составе есть навозный жук *Helioscopis dilloni*, имеющий размер до 6 см!).

Копрофаги часто специализированы для «переработки» определенного типа экскрементов, что создало проблемы после появления в Австралии крупного рогатого скота, навоз которого местные копрофаги, привыкшие к «вкусу» помета кенгуру, перерабатывать отказались. Пришлось отправлять в Австралию жуков-копрофагов из Африки!

Количество копрофагов, питающихся экскрементами хищников, много меньше, так как в этом случае корм переваривается более полно, и потому потенциальная пища детритофагов менее питательна.

Крупные детритофаги, питающиеся трупами животных, называются мусорщиками (это – ворон, коршун, гриф, шакал, россомаха, барсук, песец и др.). К этой же группе относятся некоторые крупные беспозвоночные, например жук-мертвоед некрофорус, который способен (вдвоем с самкой) закопать труп мыши на глубину до 20 см и там «скормить» его своим личинкам.

Среди детритофагов водных экосистем по способу добывания и переработки пищи различают размельчителей, собирателей, соскребателей, фильтраторов.

В некоторых случаях возможны отношения типа *аменсализм* – вредные для одного партнера и нейтральные для другого. Аменсализм представлен в природе как крайний вариант асимметричной конкуренции, когда один вид перехватывает ресурсы у другого, но этот другой столь слаб, что практически не может воспрепятствовать этому. Аменсализмом являются отношения между взрослыми деревьями и всходами деревьев или травами напочвенного покрова в лесу, которые делят ресурсы почвенного питания и азота.

В заключение отметим, что взаимоотношения организмов могут меняться не только в зависимости от условий среды (обострение конкуренции при уменьшении ресурсов, кроме того, в разных условиях более сильными конкурентами могут быть разные виды), но и на разных стадиях жизненного цикла. Пример тому – взаимоотношения семги и двусторчатого моллюска жемчужницы. Личинки жемчужницы паразитируют (живут в жабрах семги), но взрослые моллюски живут независимо на дне и, фильтруя воду, улучшают условия для жизни рыбы, очень чувствительной к загрязнению. Кроме того, между скоплениями раковин прячется от хищников молодь семги. Уже описанный положительный «эффект группы» и отношения «растений-нянь» и их подопечных также со временем сменяется острой конкуренцией: в группе начинается процесс самоизреживания, а подопечные подавляют своих «нянь».

Положительные взаимодействия играют важную роль в организации экосистем, так как уравнивают антагонизм конкуренции, хищничества и паразитизма.

Контрольные вопросы

1. Какие отношения называются комменсализмом?

2. Расскажите об отношениях «растений-нянь» и их «подопечных».
3. Какие взаимоотношения складываются между эпифитами и деревьями.
4. Какую роль играет детритофагия в жизни экосистем?
5. Расскажите о детритофагах, населяющих почву.
6. Какую роль играют копрофаги?
7. Какие организмы называются мусорщиками?
8. Приведите примеры аменсализма.

8.8. Сигнальные взаимоотношения организмов

Сигнальные взаимоотношения организмов – это информационные отношения, которые не сопровождаются разделом или передачей от одного организма другому материально-энергетических ресурсов. Они могут достаточно эффективно влиять на результаты горизонтальных (конкуренция) и вертикальных (хищничество, паразитизм) взаимоотношений. Различают несколько типов сигналов.

Зрительные сигналы – основа взаимоотношений насекомо-опыляемых растений и насекомых-опылителей, которые опознают растения по яркой окраске венчика. К зрительным сигналам относятся устрашающие позы животных (вздыбленная шерсть, оскал), а также приобретение животными окраски, защищающей от поедания (красный цвет насекомых).

К сигналам этого типа относятся и ложные сигналы – мимикрия, когда организмы «подражают» определенным предметам живой или неживой природы. Насекомые могут, к примеру, подражать животным, которые либо несъедобны, либо опасны (безвредный европейский шершневидный мотылек маскируется под жалящего шершня, самки парусника-притворяшки маскируются под некоторых ядовитых бабочек и т.д.).

Звуковые сигналы. Такие сигналы подают птицы, оповещающие друг друга о том, что участок занят, или об опасности. Сигналом, предотвращающим стычку хищников, является рычание. Дельфины и некоторые насекомые обмениваются звуковыми сигналами на частотах, недоступных человеческому слуху.

Химические сигналы. Этот вид сигнальных отношений особенно широко распространен у животных, которые продуцируют специальные сигнальные вещества – феромоны, обладающие сильным запахом и потому действующие при очень низких концентрациях (половые феромоны, феромоны для мечения территории, агрегационные феромоны – при их посредстве собираются вместе муравьи одной семьи, феромоны тревоги и т.д.). Большую роль играют запахи и во взаимоотношениях насекомых-опылителей и растений.

В последние годы описано много фактов влияния химических сигналов растений на интенсивность их поедания фитофагами (см. 6.3.). Более того, выявлены летучие вещества, выделяемые насекомыми во время поедания растения. Эти сигналы играют роль репеллентов, которые отпугивают других насекомых того же вида. Это «выгодно» и растению (снижается скорость его поедания), и насекомому – защищает его от конкуренции. Есть данные, что химические сигналы еще и привлекают энтомофагов и паразитов, которые способны помочь растению справиться с нашествием фитофагов (De Moraes et al., 2001).

Сигнальные химические взаимоотношения между растениями называются *аллелопатией*. Растения выделяют в окружающую среду биологически активные вещества – *колины*. Они попадают в почву (корневые выделения), в атмосферу (газообразные вещества с сильным запахом) и воду (смывы с листьев). Колины выделяются и при разложении мертвого органического вещества, например лесной подстилки.

Считается, что роль колинов во взаимоотношениях растений вторична (т. е. их влияние – это экзаптация), так как первично они вырабатывались растениями для отпугивания насекомых-фитофагов.

Факт существования аллелопатии бесспорен и подтвержден в экспериментах сотни раз.

Со времен Теофраста известно, что под пологом грецкого ореха не растут другие плодовые культуры. Под интродуцированными на Кавказ австралийскими эвкалиптами из-за аллелопатических выделений из опавших листьев не могут расти местные виды трав.

Однако роль аллелопатии в естественных экосистемах невелика, так как в них нет условий, при которых концентрация колинов повышается до уровня, когда они могут существенно влиять на растения. Кроме того, длительно совместно обитающие растения адаптируются к аллелопатическим выделениям друг друга. Возможно, что колины корней играют роль в обеспечении равномерности их распределения в почве, подавая сигнал «занято». Колины, образуемые при разложении лесной подстилки, ингибируют возобновление многих видов деревьев.

Контрольные вопросы

1. На какие группы делятся сигнальные взаимоотношения?
2. Расскажите о зрительных сигналах.
3. Приведите примеры звуковых сигналов.
4. Расскажите о разнообразии химических сигналов животных.
5. Что такое аллелопатия и какова ее роль в природе?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Роль и разнообразие конкурентных отношений между видами в природе.
2. Механизмы, смягчающие антагонистические взаимоотношения организмов в экосистеме.
3. Человек как фактор разрушения экологического равновесия взаимоотношений организмов в экосистеме.
4. Возможности человека управлять мутуалистическими отношениями.
5. Соотношение роли материальных и сигнальных взаимоотношений в экосистеме.

Глава 9. Экологическая ниша

Понятие «*экологическая ниша*» — краеугольный камень в фундаменте теории современной экологии. И как ни парадоксально, его сложность является причиной отсутствия точного определения. Э. Пианка (1981) пишет о том, что если бы можно было дать точное определение ниши, то экологию можно было бы считать наукой о нишах. О сложности и запутанности проблемы ниши говорит и П. Джиллер (1988). Р. Макинтош (McIntosh, 1974) приводит стихотворение-шутку, которое придумали студенты Корнельского университета. Вот он (в переводе авторов):

Когда я слушаю лекции о нише,
Мне все ясно.
Когда я ищу ее в поле —
Получается ляпсус.

Стихотворение достаточно точно передает двойственный характер концепции — общетеоретическую значимость для понимания экологии и в то же время ее абстрактный характер, который не дает возможности экологу конкретно определить параметры ниши в природе.

9.1. Экологическая ниша как многомерное явление

Экологическая ниша – это совокупность экологических факторов – абиотических и биотических (включая ритмику их изменения) – необходимых для существования популяции в экосистеме.

Корни понятия «экологическая ниша» теряются в работах зоологов начала XX столетия. Первым его использовал Дж. Гринелл (Grinnell, 1914), который понимал под нишей пространство, занимаемое видом в экосистеме (хотя термин «экосистема» в то время еще не был предложен). Спустя 13 лет Ч. Элтон (Elton, 1927) использовал понятие «экологическая ниша» для обозначения способа питания вида, т.е. его места в пищевых цепях. Однако наиболее полное представление о нише связано с именем Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957), который рассматривал как экологическую нишу всю сумму связей вида с абиотическими и биотическими факторами. По Ю. Одуму (1986), экологическая ниша – это «профессия вида в экосистеме» (т.е. из какого сырья он производит органическое вещество, где он работает, каков его рабочий график и кто принимает его продукцию для дальнейшей переработки).

Поскольку число факторов, определяющих нишу велико, Хатчинсон предложил «n-мерную модель». В этой модели каждому фактору среды соответствует одна ось абстрактного гиперпространства, т.е. пространства с числом осей больше трех (как в физическом пространстве). И в этом гиперпространстве каждый вид, представленный популяцией, занимает определенный гиперобъем. Гиперобъемы ниш разных видов перекрываются, но не совпадают.

Общее число осей гиперпространства ниш определить трудно, и потому в практической деятельности экологи оценивают экологическую нишу по 1-3 осям-факторам, наиболее важным для данного вида. Обычно в качестве таких осей используются ведущие (лимитирующие) экологические факторы (см. 3.3).

В литературе описаны десятки примеров разделения (дифференциации) экологических ниш популяциями разных видов по одному из факторов среды. Так, к примеру, два вида морских желудей (*Chthamalus stellatus* и *Balanus balanoides*) у побережья Шотландии по разному распределены на литорали: первый вид обитает в ее нижней части при более длительном затоплении, а второй – в верхней при более кратковременном затоплении (Connell, 1961). Ведущей осью разделения экологических ниш является продолжительность затопления. Гиперобъем ниш, разумеется, включает и другие факторы, но для объяснения различий распространения видов оказалось достаточным изучить разделение ниш всего по одной оси – ведущего фактора.

Для понимания значения разделения экологических ниш в организации сообществ и экосистем большую роль сыграли эксперименты с инфузориями русского эколога Ф. Гаузе в 30-х гг. XX в. Гаузе сформулировал принцип, получивший впоследствии его имя: «Два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу». (Один из них должен погибнуть либо уйти в другую экологическую нишу.)

Принцип Гаузе («конкурентное исключение», см. раздел 8.2) в природе действует редко. Поскольку число осей у экологической ниши достаточно велико, то сосуществование видов может быть связано с различиями отношений к одному из второстепенных факторов. Сосуществованию видов способствуют флуктуирующие ресурсы; третий вид, который сдерживает рост конкурирующих популяций; мозаичность местообитания. Во многих случаях одну и ту же нишу поочередно могут занимать несколько видов вследствие «лотереи» (см. 7.2). Нишу захватывает тот вид, который придет первым. После его гибели эту нишу может занять другой претендент, потом третий и т.д. В фитоценологии такую ситуацию описывает «модель карусели» (van der Maarel, Sykes, 1993).

Следует отметить, что понятие «экологическая ниша» – достаточно абстрактное. М. Бигон и др. (1989) по этому поводу пишут: «Важно осознать, что экологическая ниша не есть нечто такое, что можно увидеть глазами. Не нужно и вымерять всевозможных ее проекций на отдельные оси – представление о нише сослужит службу и без этого. Экологическая ниша – отвлеченное понятие, сводящее под общий ярлык все, в чем нуждаются организмы, т.е. все те условия среды, которые необходимы им для поддержания жизнеспособной популяции, а

также все потребные для этого ресурсы в необходимых количествах. Следовательно, экологическая ниша – это характеристика организма или ...вида» (т. 1, с. 110-111).

Контрольные вопросы

1. Расскажите об истории формирования концепции экологической ниши.
2. Проиллюстрируйте принцип деления экологических ниш на примерах разных организмов.
3. В каких случаях возможно сосуществование видов, занимающих одну нишу?

9.2. Различия экологических ниш у животных и растений

У животных экологические ниши различаются более четко, чем у растений, так как разные животные потребляют разную пищу (биомасса или детрит разных видов растений, насекомых, рыб, птиц или млекопитающих). Животные делят территорию на охотничьи наделы или живут в разных стадиях одной экосистемы (например разные птицы гнездятся и кормятся в разных частях древесного яруса). Есть животные, которые охотятся днем, а другие – только ночью (филины, совы, летучие мыши, сомы). У перелетных птиц ниши в разные периоды года разные и находятся в разных экосистемах, удаленных друг от друга на тысячи километров.

У растений ниши различаются не столь четко, так как у всех растений – одна диета из раствора минеральных солей, который они корнями поглощают из почвы, диоксида углерода и солнечного света. Поэтому до начала 60-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось, хотя принцип экологической индивидуальности видов (см. 3.2) был известен с конца прошлого столетия. Однако постепенно (в основном благодаря Т.А. Работнову) оно стало обычным и в применении к растениям, так как стало очевидным, что одни и те же ресурсы разные виды растений используют неодинаково. Д. Тильман (Tilman, 1988) даже пишет о том, что у каждого растения «свой тип фуражирования».

Различия своих «профессий» в экосистеме растения реализуют за счет следующих особенностей (Миркин, Наумова, 1998).

Разный тип распределения корневых систем. В пустыне Гоби авторы наблюдали сообщества из тростника и саксаула (*Haloxylon ammodendron*). Тростник – гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8-10 м, саксаул – типичное пустынное дерево с фотосинтезом САМ и укоренением в сухих горизонтах почвы, из которых он извлекает некоторое количество воды. В высокогорьях Кавказа распространены сообщества пустошей, где лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и минеральных элементов атмосферные осадки, а в более глубоком горизонте расположена густая сплошная «сетка» из корней злаков, использующих влагу почвы (Онипченко, 1995).

Разное время вегетации. В период цветения и плодоношения растениям требуется больше ресурсов, и за счет цветения в разное время снижается конкуренция. Эта одновременность цветения («экологическая очередь») до неузнаваемости изменяет внешний облик сообществ, что позволяет ботаникам говорить о феномене смены аспектов. Выдающийся исследователь степей В.В. Алехин выделял в степях более 10 аспектов по цветущим в разное время видам.

Разная требовательность к свету. В лесу одни виды растений приурочены к затененным местам (например копытень, вороний глаз), а другие – к светлым прогалинам (ежа сборная). Виды подлеска (рябина, лещина, бересклет бородавчатый) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

Разная требовательность к элементам минерального питания.

Злакам необходим азот, который они получают из почвы. Бобовые могут обходиться

практически без него, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии.

Растения различаются также по взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами и другими факторами, которые определяют состав экосистемы.

Контрольные вопросы

1. В чем состоит основное отличие экологических ниш растений и животных?
2. По каким осям экологических факторов могут дифференцироваться экологические ниши растений.
3. Какие биотические факторы способствуют разделению экологических ниш у растений.

9.3. Фундаментальная и реализованная ниши

Разделение экологических ниш у видов одного типа питания никогда не бывает полным, их ниши пересекаются. Например заяц может служить пищей и для лисы, и для волка, но волк, кроме того, может нападать и на более крупных травоядных – оленей и даже лосей, а лиса – использовать в пищу мышевидных грызунов. В фенологической последовательности прохождения фенофаз растениями сравнительно редко цветение одного вида резко сменяется цветением другого, обычно второй вид зацветает в то время, когда первый еще не закончил цветение. Пересекаются распределения видов растений на градиентах ведущих факторов – увлажнения, засоления, освещенности и др. Пересечение экологических ниш является причиной конкуренции, которая, в свою очередь, влияет на размер экологических ниш видов. Это позволило Д. Хатчинсону различать два варианта ниши – фундаментальную и реализованную.

Фундаментальная ниша – это ниша, которую вид может занять при отсутствии конкуренции. Она обусловлена генетически.

Реализованная ниша – это часть фундаментальной ниши, которую занимает вид при наличии конкуренции. Она обусловлена генетически и экологически.

Фундаментальные ниши видов очень широкие. К примеру, в ботанических или зоологических садах при отсутствии конкуренции успешно выращиваются растения и содержатся животные из разных районов земного шара (они защищены от более конкурентоспособных видов местной флоры и фауны). В ботаническом саду университета в Галле в открытом грунте растет опунция американская, но трудно себе представить, чтобы она натурализовалась и внедрилась в травостой злаковников или в сообщества кустарников Южной Германии. В условиях непривычного климата конкурентная способность кактуса крайне низка.

Классическими примерами, показывающими различия фундаментальной и реализованной ниш, являются опыты по удобрению естественных лугов и искусственных чистых посевов тех видов, которые слагают эти луговые сообщества (Работнов, 1998). При внесении минеральных удобрений на луга лесной зоны, которые сформировались после расчистки леса на бедных подзолистых почвах, из травостоя выпадают типичные для таких лугов олиготрофные мелкие узколистные злаки – полевица тонкая и душистый колосок и разрастаются эвтрофные крупные широколистные злаки – ежа сборная, коротконожка перистая и пырей ползучий, бывшие ранее второстепенными видами с небольшой долей количественного участия в травостое. Однако и полевица, и душистый колосок в искусственном чистом посеве положительно отзываются на удобрения, внесенные в тех же дозах, и их урожайность увеличивается в 2–4 раза.

Причины этого феномена заключаются в том, что олиготрофные виды при отсутствии конкуренции хорошо растут и в условиях богатого минерального питания. Однако в этих же условиях при наличии конкуренции они вытесняются эвтрофными злаками. То есть их

фундаментальная ниша охватывает и бедные, и богатые почвы, а реализованная – только бедные, на которых они вследствие биологических и экологических особенностей (пациентности) являются сильными конкурентами.

По такой же причине степные злаки – ковыли и типчаки – в чистом посеве при поливе дают урожай выше, чем на сухом степном черноземе. Их реализованная ниша охватывает только условия засушливой степной зоны, где выжить им помогают также черты пациентности – корневая система интенсивного типа (большое количество тонких длинных корней), узкие листья, опушение, С4-фотосинтез и другие приспособления для поглощения и экономного расходования воды. В то же время в отсутствие конкуренции эти степные злаки хорошо растут при обильном увлажнении.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш – признак стратегии вида. Так у виолентов они практически равны: эти конкурентно сильные виды занимают любые местообитания, где они могут произрастать в силу своих генетически обусловленных физиологических особенностей.

У пациентов объемы реализованных и фундаментальных ниш также совпадают, но уже по иной причине: в экстремальных условиях (сильное засоление, затенение, крайняя бедность или сухость почвы) растительный покров разомкнут и практически нет конкуренции. На скудные ресурсы, которые имеются в этих экстремальных условиях, никто, кроме пациентов (галофитов, сциофитов, олиготрофов или ксерофитов), не претендует.

У эксплерентов реализованная ниша приближается к нулю, так как они слабые конкуренты и могут существовать только при условии, что более сильные виды отсутствуют (обычно это и бывает причиной разрастания эксплерентов на местах нарушений).

Аналогично соотношение объемов реализованных и фундаментальных ниш у животных, представляющих разные типы стратегии.

У видов с вторичными типами стратегий (RS, RC, SC, CRS) соотношение объемов реализованной и фундаментальной ниш может составлять от нуля до единицы в зависимости от того, в каких соотношениях находятся свойства виолентности, пациентности и эксплерентности (чем выше доля эксплерентности, тем оно ближе к нулю).

Кроме фундаментальной и реализованной ниш в экологической ботанике используется понятие регенерационной ниши, предложенное П.Граббом (Grubb, 1985). Регенерационная ниша – это набор факторов среды, позволяющий виду внедриться в сообщество. У пойменных топей и ив регенерационная ниша, к примеру, очень узкая – это свежие и лишенные растительности влажные наносы аллювия в прирусловой пойме. Весьма интересно, что семена этих деревьев оказываются готовыми к прорастанию как раз в то время, когда идет спад уровня паводка и обнажаются влажные супесчаные и суглинистые субстраты. В иных условиях их легкие семена с пушистыми парашютами («тополиный пух») не прорастают, так как застревают между стеблями травянистых растений. Семена, попадающие в густой ивняк, достигают поверхности влажной почвы и прорастают, но всходы гибнут от сильного затенения.

Как создание регенерационных ниш можно рассматривать вспашку почвы перед посевом и агротехнический прием поверхностного улучшения – дискования дернины луга перед подсевом в нее ценных видов трав.

Контрольные вопросы

1. Дайте определения фундаментальной и реализованной ниши.
2. Расскажите об экспериментах, подтверждающих существование реализованных и фундаментальных ниш.
3. Каково соотношение реализованной и фундаментальной ниши у виолентов, пациентов и эксплерентов?
4. Как это соотношение меняется у видов вторичных стратегий?
5. Что такое регенерационная ниша?

9.4. Гильдии

К одной гильдии (Джиллер, 1988) относятся виды, которые делят один и тот же ресурс (имеют похожие экологические ниши), и потому потенциально могут быть конкурентами. Ниши видов одной гильдии особенно сильно перекрыты.

Примеры гильдий – крупные фитофаги или насекомые-листоеды саванн, мышевидные грызуны в степи, виды растительного или плотоядного планктона, детритофаги бентоса, крупные рыбы-хищники и т.д.

Как гильдии можно трактовать деревья, образующие лесной полог, или теневыносливые мхи напочвенного покрова. Однако как правило, в использовании термина «гильдия» применительно к растениям необходимости не бывает. Вполне достаточно использовать понятия «жизненная форма» или «экоморфа» (дробная единица классификации жизненных форм, которая учитывает принадлежность вида к экологической группе, см. 4.5).

Гильдия животных – это достаточно удобное понятие для выделения в экосистеме функциональных блоков среди организмов одного трофического уровня.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение гильдии.
2. Приведите примеры гильдий животных.
3. Насколько целесообразно использовать понятие гильдии для растений?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Значение концепции экологической ниши для современной экологии.
2. Принцип разделения ниш как механизм сосуществования видов в экосистеме.
3. Вклад концепции экологической ниши в развитие представлений о типах стратегий организмов.

Часть 3. Экология экосистем

При популяционном подходе эколог ставит задачей выяснить причины, которые объясняют распределение популяций в пространстве, их размер, динамику и другие признаки. При экосистемном подходе перед исследователем стоит более сложная задача – изучить процессы трансформации вещества и потоки энергии в экосистеме, которые происходят при участии организмов.

Глава 10. Концепция экосистемы

Р. Линдемман (Lindeman, 1942) рассматривал экосистему как «...систему физико-химико-биологических процессов, протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга». Несмотря на такую функциональную направленность экосистемного подхода, большое значение имеет изучение видового состава экосистем и их пространственной и временной структуры. В этих внешних признаках проявляется сущность процессов трансформации вещества и энергии.

10.1. Определение экосистемы

Понятие «экосистема» предложил А. Тенсли в 1935 г., однако как отмечает А.М.

Гиляров, «...четкого общепринятого определения экосистемы не существует, но обычно считается, что это совокупность разных обитающих вместе организмов, а также физических и химических компонентов среды, необходимых для их существования или являющихся продуктами их жизнедеятельности» (1990, с. 5).

К настоящему времени сложилось два понимания экосистемы: узкое и широкое.

При узком (традиционном) понимании как экосистемы рассматривают только такие совокупности организмов и условий среды, в которых имеется режим саморегуляции. При таком понимании к экосистемам относятся естественные леса, озера, массивы болот, моря и т.д. Если эти экосистемы нарушить (разумеется, до определенного предела), то они восстановят себя если не в прежнем составе, то, во всяком случае, в близком к прежнему. Узкий объем понятия экосистемы первичен и уходит корнями в представления А. Тенсли.

При широком понимании (Одум, 1986) к экосистемам относятся любые совокупности взаимодействующих организмов и условий среды их обитания вне зависимости от того, имеется в них механизм саморегуляции или нет. В этом случае как экосистема может быть рассмотрен город, сельскохозяйственная ферма, лесопосадка, кабина космического корабля и т.д. В учебнике принято широкое понимание экосистемы как более удобное.

Экосистема не имеет территориального ранга. К числу экосистем могут быть отнесены муравейник, овраг, озеро, горный хребет, Тихий океан, евроазиатский материк, биосфера. Возможно построение иерархии экосистем: внутри крупной экосистемы могут быть выделены экосистемы более низких рангов. К примеру, в черте городской экосистемы выделяются экосистемы селитебной территории, лесопарка, крупных предприятий.

Следует специально остановиться на соотношении понятий «экосистема», «биогеоценоз» и «ландшафт». Они имеют «параллельное хождение» в науке и их объем перекрывается. Понятие «биогеоценоз» в 1942 г. было предложено В.Н. Сукачевым первоначально в противовес понятию «экосистема», которое в соответствии с менталитетом науки этого времени считалось буржуазным. Однако со временем стало очевидно, что понятие «биогеоценоз» не может заменить понятие «экосистема». Если экосистема – понятие безранговое, то биогеоценоз имеет определенный ранг: это однородный участок наземной (но не водной!) экосистемы, границы которого проведены по границам фитоценоза, выступающего в роли маркера этой единицы.

Географический ландшафт также соответствует экосистеме определенного ранга – достаточно крупному однородному географическому единству (с одним типом рельефа и климата, закономерным сочетанием почв и растительности), в пределах которого выделяются более дробные экосистемные единицы – урочища («подландшафты») и фации (соответствуют биогеоценозам).

Определенным рангом экосистемы является и широко используемое в отечественной географии понятие «природно-территориальный комплекс» (ПТК).

Контрольные вопросы

1. Что отличает экосистемный подход в экологии от популяционного?
2. Расскажите об узкой и широкой трактовке понятия «экосистема».
3. Каково соотношение объемов понятий «экосистема», «биогеоценоз», «географический ландшафт», «урочище», «фация», «ПТК»?

10.2. Функциональные блоки экосистемы

Несмотря на то, что в составе экосистемы могут быть тысячи видов, по функциональной роли эти виды можно объединить в ограниченное число функциональных типов – продуцентов, консументов и редуцентов, которые различал еще А.Лавуазье (без использования этих терминов). Эти типы хрестоматийны и потому ограничимся их краткой характеристикой.

Продуценты – это автотрофы, т.е. организмы, синтезирующие органические вещества из неорганического углерода.

Продуценты-фотоавтотрофы – растения. Кроме того, в океане важную роль также играют цианобактерии. Фотоавтотрофы осуществляют фотосинтез из углекислого газа и воды с выделением кислорода, используя солнечную энергию. В состав этой разнообразной группы организмов входят гиганты, подобные секвойе и эвкалипту, и микроскопические планктонные водоросли, являющиеся основными продуцентами водных экосистем. Цианобактерии способны, кроме того, фиксировать атмосферный азот. Существуют и продуценты-фотоавтотрофы, которые осуществляют фотосинтез без выделения кислорода (пурпурные бактерии), однако их общий вклад в биологическую продукцию экосистемы невелик.

Продуценты-хемоавтотрофы (серобактерии, метанобактерии, железобактерии, бактерии-нитрификаторы и др.) для синтеза органических веществ используют химическую энергию окисления неорганических соединений. Эти организмы являются продуцентами экосистем в гидротермальных оазисах, образующихся в так называемых хифтовых зонах океана – областях разлома земной коры, из трещин, образующихся между плитами, выделяется сероводород, и в экосистемах подземных вод. Они играют важную роль в биогеохимическом преобразовании земной коры (обитают в подземных водах на глубине до 3-5 км). К этой же группе относятся почвенные бактерии-нитрификаторы, которые окисляют аммоний и нитриты.

Консументы – это организмы, которые используют готовое органическое вещество в живом или мертвом состоянии. Этот блок включает следующие функциональные группы.

Фитофаги – растительноядные организмы. Эта разнообразная группа в наземных экосистемах включает самые разные таксоны – от насекомых (например, термитов, которые являются основными фитофагами в тропических лесах) до крупных млекопитающих, подобных лосю, жирафу и слону. В водных экосистемах основными фитофагами являются мелкие организмы зоопланктона (так называемый растительноядный планктон).

Зоофаги – хищники. Как и фитофаги, зоофаги варьируются от крупных (лев, волк) до микроскопических (рачки зоопланктона). Хищники разделяются на типичных хищников, которые убивают жертву (например, волк или сокол), и хищников с пастбищным типом питания, которые, не убивая жертву, используют ее длительное время (например, оводы, слепни).

Паразиты – организмы, длительное время живущие внутри или на теле другого организма – хозяина и питающиеся за его счет (см. 8.5).

Симбиотрофы – микроорганизмы (грибы, бактерии, одноклеточные простейшие), которые связаны отношениями взаимовыгодного сотрудничества с растениями или животными (грибы микоризы, клубеньковые бактерии бобовых, бактерии и простейшие (амебы) пищеварительного тракта млекопитающих, включая человека). Они питаются прижизненными выделениями организмов (у растений) или участвуют в пищеварении (у животных).

Детритофаги – это животные, питающиеся детритом (мертвыми тканями растений и животных или экскрементами). Разнообразие этих организмов было рассмотрено в разделе 8.7.

Редуценты (деструкторы) – это бактерии и грибы, которые в ходе жизнедеятельности превращают органические остатки в неорганические вещества, обеспечивая возвращение содержащихся в них элементов в почвенный раствор или в воду (в водных экосистемах), откуда они повторно потребляются растениями. Благодаря редуцентам в атмосферу возвращается большая часть углекислого газа, потребленного в процессе фотосинтеза, а также образуется метан при анаэробном разложении органического вещества в условиях повышенной влажности.

Разделение организмов, питающихся мертвым органическим веществом (сапротрофов), на детритофагов и редуцентов условно. Так до 40% бактерий водных экосистем, образующих

бактериальный планктон, поедается в живом состоянии, т.е. являются не редуцентами, а детритофагами. Они не поставляют ресурсы для растений, а сами являются пищевым ресурсом для консументов следующего трофического уровня (т.е. с них начинаются детритные пищевые цепи).

Животные-детритофаги, размельчая органические остатки, облегчают «работу» редуцентов и тем самым участвуют в процессе разложения органического вещества. Наконец, любой детритофаг является еще и «хищником», поскольку, по словам М. Бигона, «питается сухим печеньем, намазанным арахисовым маслом» (потребляет мертвое органическое вещество вместе с поселившимися на нем живыми бактериями).

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте основные функциональные типы организмов, входящих в состав экосистемы.
2. Расскажите о разнообразии консументов.
3. Чем отличаются типичные хищники от хищников с пастбищным типом питания?
3. В чем заключается условность разделения детритофагов и редуцентов, детритофагов и хищников?

10.3. Классификация экосистем

При широком объеме понятия «экосистема» оно становится родовым, в рамках которого устанавливается несколько видов (типов) экосистем, различающихся по источнику энергии и функциональной структуре, а также по вкладу в их организацию человека (табл. 9).

Таблица 9 *Классификация экосистем*

Типы по источнику энергии		Типы по влиянию человека	
		Естественные	Антропогенные
Автотрофные	Фотоавтотрофные	Тундры, болота, степи, леса, луга, озера, моря и др.	Агроэкосистемы, лесные культуры, морские "огороды" и др.
	Хемоавтотрофные	Экосистемы подземных вод и рифтовых зон в океане	—
Гетеротрофные		Экосистемы высокогорных ледников, океанических глубин и темных пещер	Города и промышленные предприятия, экосистемы биологических очистных сооружений, рыбозаводные пруды, культура дождевого червя, плантации шампиньонов и др.

По типу обеспечения энергией и источнику углерода экосистемы разделяются на *автотрофные* и *гетеротрофные*. В состав автотрофных экосистем входят продуценты, которые обеспечивают веществом и энергией гетеротрофную биоту экосистемы. В составе гетеротрофных экосистем продуцентов нет, или они играют незначительную роль, и органические вещества поступают в них извне. Таким образом, существование гетеротрофных экосистем всегда зависит от деятельности автотрофных экосистем, так как иного органического вещества, кроме как произведенного организмами автотрофных экосистем, быть не может. Это органическое вещество может быть детритом, представляющим биологическую продукцию не только современных экосистем, но и экосистем, которые существовали в далеком прошлом (уголь, нефть, газ).

Впрочем, это разделение довольно условно. Существуют автотрофно-гетеротрофные экосистемы. В этих экосистемах, наряду с солнечной энергией и неорганическим углеродом, используемыми продуцентами, значительную роль играет энергия, фиксированная в «готовом» органическом веществе, поступающем извне (например экосистемы небольших лесных озер, в которые падают листья и другой лесной детрит; озера, в которые поступают органические вещества со стоками).

Разделение экосистем на *естественные* и *искусственные (антропогенные)*, создаваемые человеком, также относительно. Например интенсивно используемое пастбище является одновременно естественным и искусственным: устойчивые к выпасу виды отобраны из естественной луговой или степной экосистемы, но под влиянием хозяйственной деятельности человека. Человек влияет даже на заповедные экосистемы, получающие свою долю кислотных дождей и других загрязняющих веществ, которые

переносятся в атмосфере на большие расстояния.

Тем не менее принято считать естественными экосистемами те, в которых вклад естественных факторов, определяющих их состав, выше, чем влияние человека.

Контрольные вопросы

1. Разъясните содержание основного подхода для классификации экосистем по источнику энергии и роли человека.
2. Приведите примеры экосистем, которые представляют переход от естественной к антропогенной.
3. Приведите примеры естественных гетеротрофных экосистем.
4. Охарактеризуйте разнообразие антропогенных экосистем.
5. Приведите примеры экосистем, которые представляют переход от автотрофной к гетеротрофной.

10.4. Энергия в экосистеме. Пищевые цепи

Основу «работы» экосистемы составляют два связанных процесса: круговорот веществ, который осуществляется благодаря деятельности продуцентов, консументов и редуцентов, и протекание через нее потока энергии, поступающей извне. Энергия используется однократно и расходуется на «раскручивание» круговоротов веществ. Круговороты веществ в конкретной экосистеме и биосфере имеют сходную природу, и потому мы рассмотрим их в главе 13. В этом разделе мы познакомимся с закономерностями протекания энергии через экосистему.

Физики определяют энергию как способность производить работу или теплообмен между двумя объектами, обладающими разной температурой. Энергия является основой «работы» любой экосистемы, в которой происходят синтез и многократные преобразования веществ.

Основным источником энергии является Солнце. Даже гетеротрофные экосистемы используют солнечную энергию, хотя и через посредника, в роли которого выступает автотрофная экосистема, поставляющая для нее органические вещества. Ю. Одум (1986) даже определил экологию как науку, которая «...изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри экосистемы» (с. 106).

Поток солнечной энергии постоянно протекает через фотоавтотрофные организмы, причем при передаче энергии от одного организма к другому в пищевых цепях происходит ее рассеивание в виде тепла. Из поступающей на Землю энергии Солнца экосистемой усваивается не более 2% (в экспериментальных культурах морских планктонных водорослей удалось достичь уровня фиксации солнечной энергии 3,5%). Большая часть энергии используется на транспирацию, отражается листьями, идет на нагревание атмосферы, воды и почвы (см. 2.2.2).

Последовательность организмов, в которой каждый предыдущий организм служит пищей последующему, называется *пищевой цепью*. Каждое звено такой цепи представляет *трофический уровень* (растения, фитофаги, хищники I порядка, хищники II порядка и т.д.).

Различают два типа пищевых цепей: *пастбищные (автотрофные)*, в которых в качестве первого звена выступают растения (травы – корова – человек; травы – заяц – лисица; фитопланктон – зоопланктон – окунь – щука и др.), и *детритные (гетеротрофные)*, в которых первое звено представлено мертвым органическим веществом, которым питается детритофаг (опавший лист – дождевой червь – скворец – сокол).

Количество звеньев в пищевых цепях может быть от одного–двух до пяти–шести. Пищевые цепи в водных экосистемах, как правило, более длинные, чем в наземных.

Поскольку большинство организмов имеет широкую диету (т.е. может использовать в пищу организмы разных видов), то в реальных экосистемах функционируют не пищевые

цепи, а *пищевые сети*. По этой причине пищевая цепь – это упрощенное выражение трофических отношений в экосистеме.

Эффективность передачи энергии по пищевой цепи зависит от двух показателей:

1. от полноты выедания (доли организмов предшествующего трофического уровня, которые были съедены живыми);
2. от эффективности усвоения энергии (удельной доли энергии, которая перешла на следующий трофический уровень в пересчете на каждую единицу съеденной биомассы).

Полнота выедания и эффективность усвоения энергии возрастают с повышением трофического уровня и меняются в зависимости от типа экосистемы.

Так в лесной экосистеме фитофаги потребляют менее 10% продукции растений (остальное достается детритофагам), а в степи – до 30%. В водных экосистемах выедание фитопланктона растительноядным зоопланктоном еще выше – до 40%. Этим объясняются основные краски Земли на космических снимках: леса зеленые именно потому, что фитофаги съедают мало фитомассы, а океан голубой, оттого что фитофаги выедают достаточно много фитопланктона (Polis, 1999).

С повышением трофического уровня полнота выедания еще более возрастает, хищники высших порядков выедают до 90% своих жертв, и потому доля животных, которым удается дожить до естественной смерти, очень невелика. В водных экосистемах, к примеру, в детрит переходит 100% биомассы хищных рыб (их есть некому и плотность популяции контролируют только паразиты), но лишь 1/4 часть биомассы планктоноядных рыб, которые умерли «своей смертью». Этот детрит опускается на дно. Лишь часть его поедается детритофагами бентоса, а остальная – попадает в донные осадки. Доля детрита, поступающего в осадки, тем больше, чем выше продуктивность водной экосистемы.

При оценке коэффициента усвоения энергии в пищевых цепях часто используют «число Линдемана»: с одного трофического уровня на другой в среднем передается 10% энергии, а 90% – рассеивается. Однако это «число» чрезмерно упрощает и даже искажает реальную картину. «Закон 10%» действует только при переходе энергии с первого трофического уровня на второй, и то не во всех случаях. Эффективность усвоения энергии в следующих звеньях пищевой цепи – от фитофагов к зоофагам или к хищникам высших порядков – может достигать 60%.

Высокой эффективностью усвоения энергии в «плотоядных» звеньях пищевых цепей объясняется сравнительно небольшое количество экскрементов хищников и ограниченность состава сапротрофов (редуцентов, копрофагов), питающихся ими. Основная фауна копрофагов связана с экскрементами растительноядных животных. Кстати, о том, что при хищничестве эффективность усвоения энергии выше, чем при фитофагии, знает каждый из личного опыта: вегетарианский обед из овощей или картофеля велик по объему, но малокалориен, а сравнительно небольшой по весу бифштекс утолит голод и надолго обеспечит ощущение сытости.

Таким образом, в пищевой цепи на каждом следующем трофическом уровне относительное количество передаваемой энергии возрастает, так как одновременно увеличивается и потребление живой биомассы, и ее усвоение (уменьшается доля биомассы, которая возвращается в экосистему с экскрементами).

Поведение энергии подчиняется действию первого и второго законов термодинамики.

Первый закон (сохранения энергии) – о сохранении ее количества при переходе из одной формы в другую. Энергия не может появиться в экосистеме сама собой, она поступает в нее извне с солнечным светом или вследствие химических реакций и усваивается продуцентами. Далее она будет частично использована консументами и симбиотрофами, «обслуживающими» растения, частично – редуцентами, которые разлагают мертвые части растений, и частично – затрачена на дыхание. Если суммировать все эти фракции расхода энергии, усвоенной растениями в фотоавтотрофной экосистеме, то сумма будет равна той потенциальной энергии, которая накоплена при фотосинтезе.

Второй закон – о неизбежности рассеивания энергии (т.е. снижения ее «качества») при

переходе из одной формы в другую. В соответствии с этим законом энергия теряется при ее передаче по пищевым цепям. В наиболее общем виде эти потери отражает «число Линдемана».

Контрольные вопросы

1. Что такое энергия?
2. Какое количество солнечной энергии может усвоить экосистема?
3. Что такое пищевая цепь?
4. Что такое трофический уровень?
5. Приведите примеры пастбищных и детритных пищевых цепей.
6. Из какого числа звеньев состоят пищевые цепи в наземных и водных экосистемах?
7. Чем отличаются понятия «пищевая цепь» и «пищевая сеть»?
8. В каких пределах меняется полнота выедания организмов на разных трофических уровнях и в разных экосистемах?
9. Как меняется эффективность усвоения энергии организмами с повышением их трофического уровня?
10. Проиллюстрируйте действие законов термодинамики при «работе» экосистемы.

10.5. Детрит в экосистеме

Детрит – мертвое органическое вещество, временно исключенное из биологического круговорота элементов питания. Время сохранения детрита может быть коротким (трупы и экскременты животных в теплом климате перерабатываются личинками мух за несколько дней, листья в лесу – за несколько месяцев, стволы деревьев – за несколько лет) или очень долгим (гумус, сапропель, торф, уголь, нефть).

Детрит – запасник питательных веществ в экосистеме, необходимая составляющая ее нормального функционирования. Как уже отмечалось, существуют специальные организмы – детритофаги, которые питаются детритом.

Рассмотрим основные виды детрита.

Гумус – темноокрашенное органическое вещество почвы, которое образуется в результате биохимического разложения растительных и животных остатков и накапливается в верхнем (гумусовом) почвенном горизонте. Большая часть гумуса (85-90%) представлена собственно гумусовыми веществами – гумином, фульвокислотами, гуминовыми кислотами и др., остальное – менее разложившимися растительными и животными остатками. Содержание углерода в гумусе составляет около 50%. Количество гумуса поддерживается двумя противоположно направленными микробиологическими процессами – гумификацией (анаэробный процесс превращения остатков животных и растений в гумус) и минерализацией (аэробный процесс разрушения гумуса до простых органических и минеральных соединений). В почвах естественных экосистем эти процессы находятся в равновесии, и содержание гумуса в почве поддерживается постоянным. Гумус – основа плодородия почвы.

При вмешательстве человека (например при вспашке почвы) процессы минерализации начинают преобладать, что ведет к снижению содержания гумуса и поступлению в атмосферу диоксида углерода, который вносит существенный вклад в усиление парникового эффекта (см. 13.2.1).

Разные типы почв отличаются содержанием гумуса и мощностью гумусового горизонта. Наиболее богаты гумусом черноземы, его содержание в этих почвах может достигать 10% (в прошлом в отдельных районах РФ и Украины оно достигало 16%), а мощность гумусового горизонта – 1 м. Наиболее бедны гумусом подзолистые и каштановые почвы. Мощность гумусового горизонта у них составляет 5–15 см, а содержание гумуса – 1–2%. Переходное положение между подзолистыми почвами и черноземами занимают серые

лесные почвы, а между черноземами и каштановыми – темнокаштановые. В расположенных южнее каштановых бурых пустынных почвах содержание гумуса составляет менее 1%. Очень богаты гумусом почвы влажных местообитаний – луговые и влажнолуговые.

В разных типах почв гумус различается по подвижности: наиболее трудно минерализуется гумус черноземов (В.В. Докучаев назвал за это черноземы «скупым рыцарем»), а наиболее легко – в почвах тропических влажных лесов. Запас гумуса в тропических почвах невелик (мощность гумусового горизонта составляет несколько сантиметров, а содержание гумуса в нем – не более 4%), тем не менее за счет быстрого круговорота веществ эти экосистемы дают высокую биологическую продукцию (см. 10.6).

Лесная подстилка – слой детрита на поверхности лесной почвы, образованный в основном опавшими листьями и веточками деревьев. Подстилка играет важную роль в жизни лесной экосистемы. В подстилке сконцентрировано значительное число видов-детритофагов, а также редуцентов, представленных в основном грибами. Подстилка впитывает влагу дождей и тающего снега, что уменьшает поверхностный сток воды, а в горных лесах снижает вероятность развития эрозии почвы. Подстилка играет роль фильтра, который задерживает вещества, содержащиеся в воде (остатки удобрений, пестицидов, тяжелые металлы и т.д.). По этой причине вода лесных родников всегда достаточно чистая. По своей роли в экосистеме к лесной подстилке близка **ветошь** – сухие побеги растений в степи (степной войлок).

Отношение массы лесной подстилки (или ветоши в травяных сообществах) к годовому опадению листьев и веток служит показателем скорости разложения детрита. Чем выше этот индекс, тем ниже интенсивность круговорота веществ. Запас опада (т/га) и индекс скорости его разложения (годы) составляют: в тундрах – 44 (50), в тайге – 14 (10–17), в широколиственных лесах 14 (3–4), в саванне – 3 (1), в степи – 3 (2), во влажных тропических лесах – 3 (0,1).

Торф – это слабо разложившиеся растительные остатки, которые накапливаются в болотной экосистеме. Под микроскопом нетрудно идентифицировать остатки растений видам, сформировавшим торф. Болота разных типов формируют торф разной степени богатства минеральными и органическими веществами. Наиболее богат минеральными веществами торф низинных болот, наиболее беден – верховых.

Донные осадки (сапропель) – отложения на дне континентальных водоемов, которые состоят из органических остатков, смешанных с минеральными осадками. В отличие от гумуса, который постоянно участвует в круговороте веществ в экосистеме, донные осадки – достаточно консервативное образование, в круговороте участвует лишь самая верхняя их часть, слой толщиной не более 5 см, а весь остальной детрит практически исключается из круговорота. Это, кстати, объясняет феномен самоочищения водоемов: загрязняющие вещества, попав на дно с умершим планктоном, захораниваются там и не вовлекаются в круговорот. Значительное накопление органического вещества на дне озер происходит только там, где создается анаэробная зона, в которой бактерии расходуют весь кислород и скорость минерализации органического вещества резко снижается. Вероятность возникновения дефицита кислорода в воде тем выше, чем продуктивнее экосистема (см. 11.1).

На дне водохранилищ, созданных на реках, интенсивно загрязняемых городами и промышленными предприятиями, «законсервированы» огромные массы токсичных осадков, что, кстати, служит основным аргументом против ликвидации этих водохранилищ.

Контрольные вопросы

1. Какую роль играет детрит в экосистеме?
2. Перечислите основные формы детрита.
3. Как меняется содержание гумуса в разных почвах?
4. Какую функциональную роль в лесной экосистеме выполняет подстилка?

5. Какие факторы способствуют накоплению донных осадков?

10.6. Биологическая продукция и запас биомассы

Биологическая продукция – скорость накопления биомассы в экосистеме, отражающая способность организмов производить органическое вещество в процессе своей жизнедеятельности.

Биологическая продукция измеряется количеством органического вещества, создаваемого за единицу времени на единицу площади (т/га/год, кг/кв. м/год, г/кв. м/день и т.д.).

Различают *первичную* (создаваемую растениями и другими автотрофами) и *вторичную* (создаваемую гетеротрофами) биологическую продукцию. В составе первичной продукции различается *валовая* (т.е. общая продукция фотосинтеза) и *чистая* биологическая продукция – «прибыль», которая остается в растениях после затрат на дыхание и выделение органического вещества из корней в почву (эти вещества используются симбиотрофами) и водорослями фитопланктона в воду (эти вещества усваиваются бактериями).

Соотношение валовой и чистой первичной биологической продукции зависит от благоприятности условий среды: чем условия лучше, тем затраты на дыхание и содержание «обслуживающего персонала» ниже. В благоприятных условиях чистая продукция может составлять до 50% от валовой, в неблагоприятных – 5-10% (Рахманкулова, 2002).

Р. Уиттекер (1980) по первичной биологической продукции (в сухом веществе) разделяет экосистемы на четыре класса:

- очень высокая (свыше 2 кг/м² в год). Такая продукция характерна для влажных тропических лесов, коралловых рифов, геотермальных «оазисов» рифтовых зон глубоководий океана, плавней – высоких и густых зарослей тростника в дельтах Волги, Дона и Урала;

- высокая (1–2 кг/м² в год). Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогоза или тростника на озере, посевы кукурузы и многолетних трав, если используются орошение и минеральные удобрения;

- умеренная (0,25–1 кг/м² в год). Преобладающая часть сельскохозяйственных посевов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, заросшие водными растениями озера, «морские луга» из водорослей;

- низкая (менее 0,25 кг/м² в год). Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытопанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, каменистые степи. Такую же низкую продукцию имеет большинство морских экосистем зоны пелагиали (см. 11.2).

Средняя биологическая продукция экосистем Земли не превышает 0,3 кг/м² в год, так как на планете преобладают низкопродуктивные экосистемы пустынь и океанов.

Биомасса – это запас (количество) живого органического вещества (растений, животных, грибов, бактерий), «капитал» экосистемы, который разделяется на фитомассу (массу растений), зоомассу (массу животных), микробную массу. Средняя биомасса на единице поверхности суши составляет 0,5 кг/га.

Основной химический элемент в биомассе – углерод, 1 г органического углерода соответствует в среднем 2,4 г сухой биомассы. В биомассе на 100 частей углерода приходится 15 частей азота и 1 часть фосфора. Однако соотношение углерода и азота различается в биомассах животных и растений, что и объясняет их разное качество как пищевого ресурса (см. 2.2.1).

Кроме углерода, азота и фосфора, в биомассе содержится много кислорода, водорода и серы. (Вспомните слово «CHNOPS», см. 2.2.1.)

Поскольку длительность жизни разных организмов различна, то биомасса может быть больше годичной продукции (в лесах – в 50 раз, в степи – в 3-5 раз), равна ей (в сообществах культурных однолетних растений) или меньше (в водных экосистемах, где преобладают

короткоживущие организмы планктона, дающие несколько поколений за год).

Обычно биомасса растений больше биомассы животных, хотя из этого правила есть исключения. Например в водоемах масса зоопланктона может быть больше массы фитопланктона, так как жизнь водорослей фитопланктона менее продолжительна, чем жизнь организмов зоопланктона (за время жизни планктонного рачка может смениться до 4 поколений водорослей).

Соотношение величины биомассы разных трофических уровней отражается экологическими пирамидами. Пирамиды биомассы наземных экосистем всегда имеют широкое основание и сужаются с повышением трофического уровня. Пирамиды биомассы водных экосистем могут иметь форму юлы (рис. 20): максимальная биомасса сосредоточена в среднем трофическом уровне зоопланктона, организмы которого живут дольше, чем одноклеточные водоросли фитопланктона. На высших уровнях нектона (рыб) также происходит снижение биомассы.

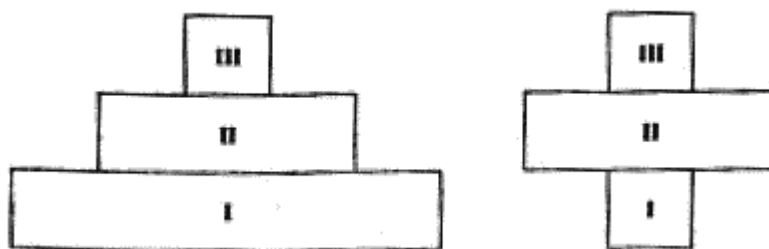


Рис. 20. Экологические пирамиды биомассы наземной и водной экосистем.

В структуре биомассы различают биомассу надземной и подземной части экосистемы. В большинстве экосистем подземная биомасса растений превышает надземную, причем у луговых сообществ в 3–10 раз, в степных в 30–50, в пустынных в 50–100 раз. Исключение составляют леса, где надземная биомасса значительно превышает подземную. Подземная биомасса животных всегда во много раз больше, чем надземная. В агроценозах надземная и подземная биомасса могут быть примерно равными, а в лесах надземная биомасса превышает подземную.

Круговорот органического вещества в биосфере происходит в среднем за 4 года. В разных экосистемах этот показатель сильно различается: в водных экосистемах круговорот происходит в 1000–2000 раз быстрее, чем в лесу.

Контрольные вопросы

1. Что такое первичная и вторичная биологическая продукция?
2. Как различается величина первичной и вторичной биологической продукции в разных экосистемах?
3. В каких пределах меняется биологическая продукция разных экосистем?
4. Какова средняя величина биологической продукции экосистем Земли?
5. Сравните понятия «биологическая продукция» и «биомасса».
6. Как меняется соотношение биологической продукции и биомассы в разных экосистемах?
7. Каков усредненный химический состав биомассы планеты?
8. Что такое экологическая пирамида? Какие варианты экологических пирамид Вы знаете?
9. Сравните экологические пирамиды наземной и водной экосистемы.
10. С какой скоростью происходит круговорот биомассы в разных экосистемах?

10.7. Состав биоты (биоразнообразие) экосистемы

Несмотря на то, что для эколога экосистема – это в первую очередь явление функциональное, которое оценивается по интенсивности потока энергии, протекающей через нее, характеру круговоротов веществ, величине биологической продукции (первичной и вторичной), важную роль играет изучение биоты – живого населения экосистемы, в которой в конечном итоге отражается ее функция.

Биота большинства экосистем имеет сложный состав, представленный большим числом разных таксонов. К примеру, биота наземных экосистем включает растения (низшие и высшие), огромное разнообразие видов животных, грибов и бактерий. Это разнообразие в принципе можно учесть, но никто никогда этого не делал. Чтобы осуществить полный учет биоты только одной экосистемы, потребуется участие в работе нескольких десятков специалистов по разным таксонам растений (мхов, споровых сосудистых, голосеменных, цветковых), грибов, лишайников, животных (разные группы простейших, насекомых, птиц, млекопитающих и т.д.), бактерий. Результат работы такой научной команды будет стоить очень дорого, а его научная значимость окажется невысокой (так как будет не более чем иллюстрацией, представляющей всего лишь одну из экосистем). Затраты на изучение многих экосистем для выявления общих закономерностей связи биоразнообразия с условиями среды будут нереально высокими.

Обычно биоразнообразие экосистемы определяют примерно по числу входящих в нее видов растений, т.е. по видовому богатству растительных сообществ. В разных экосистемах число видов гетеротрофов, связанных с одним видом растений, возрастает от нескольких десятков до нескольких сотен. Несмотря на то, что такие «валовые» данные очень приблизительны, принцип «разнообразие порождает разнообразие» является основным для общей количественной оценки биоты экосистем.

Впрочем, вопрос о закономерностях формирования видового богатства растительных сообществ, на основании которого «прикидывают» состав гетеротрофов (консументов и редуцентов), однозначно решить не удастся. Р. Уиттекер (1980) писал о том, что видовое богатство – наиболее трудно прогнозируемая характеристика растительного сообщества.

Основные факторы, которые влияют на видовое богатство разных растительных сообществ и, соответственно, на экосистемы, следующие.

1. “Пул”, т.е. потенциальный запас видов в данном районе, общее богатство флоры, из состава которой могут отбираться виды для формирования того или иного сообщества.

2. Благоприятность условий для произрастания растений, формирующих фитоценоз («инвайронментальное сито»).

3. Переменность режимов среды. При меняющихся режимах среды (в первую очередь увлажнения) видовое богатство повышается. Этим объясняется очень высокое видовое богатство северных степей (более 100 видов растений на 1 м²).

4. Наличие растения-виолента. При его появлении видовое богатство резко снижается. Пример тому – буковые леса, почти лишенные напочвенного покрова, и бедные видами сообщества тростника в дельтах рек.

5. Режим нарушений. Умеренный режим нарушений препятствует усилению роли виолентов и тем самым способствует повышению видового богатства (гипотеза «высокого видового богатства при умеренных нарушениях»).

6. “Карусели” (van der Maarel, Sykes, 1993) – мелкомасштабные циклические изменения сообществ, в ходе которых несколько видов со сходной конкурентной способностью поочередно занимают одну и ту же экологическую нишу. «Карусели» наиболее наглядны в лесных сообществах: при выпадении отдельных видов деревьев формируются «окна» со своим специфическим видовым составом.

7. Время (возраст экосистемы). Для того, чтобы в сообществе собрались все виды, которые потенциально могут в нем произрастать, необходимо определенное время. Это универсальный фактор, действующий в любом сообществе, но в разном «биологическом времени».

Все перечисленные факторы формирования видового богатства взаимодействуют, чем

и объясняется сложность прогноза видового богатства, о которой писал Р. Уиттекер. Он выделял главные географические широтные и высотные градиенты видового разнообразия, которое нарастает от высоких широт к низким и от высокогорий к равнинам.

В современном мире наблюдается тенденция снижения видового богатства экосистем из-за усиливающегося влияния на них человека. Поэтому существование многих видов находится под угрозой.

Контрольные вопросы

1. Почему сложно получить данные о полном составе биоты разных экосистем?
2. Как можно примерно оценить биологическое разнообразие экосистемы?
3. Какие факторы влияют на биологическое разнообразие растительных сообществ и экосистем?

10.8. Связь биоразнообразия с функциональными параметрами экосистемы

Для проблемы охраны биоразнообразия важен вопрос о его связи с функциональными характеристиками экосистем. Есть мнение, что количество видов в экосистемах «избыточно», так как число функциональных ролей ограничено и всегда больше, чем число их исполнителей. Все растения, к примеру, являются продуцентами-фототрофами, хотя работают по-разному, так как имеют разные экологические ниши (см. 9.2). Однако занимать одну нишу могут несколько видов. Например исчезновение зубчатого каштана в американских широколиственных лесах (см. 8.5) практически не повлияло на функциональные параметры этих экосистем: ниша каштана была занята другими видами широколиственных деревьев, которые вносят такой же вклад в первичную биологическую продукцию, что и каштан. В поймах рек европейской части России исчезнувший вяз заместился другими видами деревьев.

Почти любое растение может быть потреблено различными фитофагами, а диета у большинства фитофагов в свою очередь широкая, т.е. они могут питаться разными видами.

Все это в конечном итоге и породило мнение экологов-технократов (особенно американских корнукопианцев, от cornu-copia – рог изобилия) о том, что число видов избыточно и при потере даже 1/3 биологического разнообразия не произойдет никакой экологической катастрофы.

Вопрос о том, избыточно ли биоразнообразие в экосистемах или нет, не имеет однозначного решения, так как разные виды играют в разных экосистемах разную роль. Среди видов могут быть «ключевые», которые незаменимы, так как определяют функциональные параметры экосистемы – доминанты, образующие большую биомассу, или «контролеры» популяций этих доминантов (паразиты, фитофаги, хищники, мутуалы). Все прочие виды – «заменимы», их исчезновение и замещение другими видами не сказывается на продуктивности экосистем.

Нет прямой связи между биоразнообразием экосистем и их продуктивностью (Гиляров, 1996). В разных экосистемах эти отношения различны: существуют маловидовые высокопродуктивные экосистемы (заросли тростника в дельтах южных рек) и многовидовые низкопродуктивные (альварные луга на карбонатных почвах в Швеции и Эстонии).

Нет прямой связи и между биоразнообразием экосистем и их устойчивостью, т.е. способностью поддерживать и восстанавливать экологическое равновесие при влиянии на экосистему нарушающих факторов. Существуют устойчивые экосистемы из небольшого числа видов и неустойчивые – с большим числом видов. Так на островах Тихого океана, подверженных частым ураганам, устойчивость экосистем достигается за счет сравнительно небольшого числа видов. В то же время многие экосистемы влажных тропических лесов с высоким биоразнообразием оказываются неустойчивыми и медленно восстанавливаются даже после небольших нарушений.

Все сказанное о возможно существующей в некоторых экосистемах «избыточности» видов не снимает проблемы охраны биоразнообразия, так как оно обладает «самодостаточной» ценностью (см. 4.6).

Контрольные вопросы

1. Что понимают под «избыточностью» видового богатства экосистемы?
2. Как связаны биологическое разнообразие и биологическая продукция экосистемы?
3. Как связаны биологическое разнообразие и устойчивость экосистемы?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Разнообразие взглядов на понимание объема экосистемы.
2. Значение детритофагов в жизни экосистемы.
3. Биологическая «энергетика» экосистем.
4. Факторы, определяющие биологическую продукцию и биомассу экосистем.
5. Почему важно охранять биологическое разнообразие экосистем?

Глава 11. Разнообразие экосистем

Разнообразие экосистем очень велико, и потому рассмотрим несколько примеров, достаточных для того, чтобы проиллюстрировать действие двух основных законов жизни любой экосистемы – круговорота веществ и однократности использования энергии, постоянно поступающей в экосистему извне.

Из числа естественных автотрофных экосистем рассмотрим фототрофные экосистемы лесов и пресноводных водоемов, морей, а также хемотрофные экосистемы «черных курильщиков». Особенности естественных гетеротрофных экосистем мы обсудим на примере глубоководных «темновых» экосистем бентоса океанов и пещер.

Из числа антропогенных экосистем кратко охарактеризуем принципы функционирования сельскохозяйственных и городских экосистем. Более подробное рассмотрение антропогенных экосистем является специальной задачей наук прикладной экологии – агроэкологии и городской экологии.

В заключение главы будет рассмотрена система биомов мира – наиболее крупных единиц классификации экосистем, которые выделяются в масштабе тысяч и десятков тысяч квадратных километров.

11.1. Фототрофные естественные экосистемы: лес и озеро

Схема «работы» фотоавтотрофной экосистемы, использующей в качестве источника энергии солнечный свет, а источника углерода – углекислый газ, общеизвестна. Их функциональные блоки были рассмотрены в разделе 10.2. Сконцентрируем внимание на различиях наземных и пресноводных экосистем, которые несмотря на общую схему работы различаются по многим параметрам: характеру лимитирующих факторов, скорости круговорота веществ, длине пищевых цепей, эффективности передачи энергии в этих цепях и, наконец, по соотношению биологической продукции и биомассы (табл. 10).

Таблица 10 *Сравнение основных признаков фототрофных пресноводных и наземных экосистем*

Признак	Пресноводные экосистемы	Наземные экосистемы
Среды жизни	Водная, организменная	Наземно-воздушная, почвенная, организменная
Факторы, лимитирующие первичную биологическую продукцию	Элементы минерального питания (особенно фосфор), кислород, свет	Вода, элементы минерального питания, свет, тепло
Соотношение биологической продукции и биомассы	Среднегодовая первичная биологическая продукция больше среднегодового запаса биомассы	Среднегодовая первичная биологическая продукция меньше биомассы или равна ей
Длина пищевой цепи	4-6 звеньев	2-4 звена
Основные продуценты	Микроскопические водоросли, цианобактерии	Высшие растения
Основные консументы А) фитофаги Б) зоофаги В) детритофаги	Ракообразные, колдовратки, реже - рыбы Ракообразные, рыбы, реже - птицы Бентосные ракообразные, моллюски	Насекомые, млекопитающие, птицы Насекомые, паукообразные, млекопитающие, птицы Нематоды, черви, клещи, колемболы
Основные редуценты	Бактерии	Бактерии, грибы
Участие бактерий в цепях питания	Значительная часть бактерий поедается в живом состоянии	Большая часть бактерий в живом состоянии не поедается

Признак	Пресноводные экосистемы	Наземные экосистемы
Пирамида биомассы	Биомасса возрастает по ряду: растения - фитофаги - зоофаги I порядка, после чего убывает	Биомасса убывает по ряду: растения - фитофаги - зоофаги
Полнота выедания организмов в пищевых цепях	Может достигать 40% при поедании растений и до 80-90% на трофическом уровне	10-30% при поедании растений и до 70-80% при поедании животных
Период круговорота углерода	Меньше одного года	От нескольких лет до десятков лет

Из таблицы очевидно, что есть три главных отличия в функционировании пресноводных и наземных экосистем:

- круговорот углерода в экосистеме водоема протекает быстро – всего за несколько месяцев, в то время как в экосистеме степи он составляет 3–5 лет, а леса – десятки лет;
- биомасса продуцентов в водной экосистеме всегда меньше, чем их биологическая продукция за весь вегетационный период. В наземных экосистемах – наоборот, биомасса больше, чем продукция (в лесу – в 50 раз, на лугу и в степи – в 2–5 раз);
- биомасса планктонных животных больше биомассы растений (водорослей). В наземных экосистемах биомасса растений всегда больше биомассы фитофагов, а биомасса фитофагов – больше биомассы зоофагов.

Кроме того, водные экосистемы более динамичны, чем наземные. Они меняются в течение суток – зоопланктон к ночи собирается ближе к поверхности водоема, а в период, когда вода просвечивается солнцем и прогревается, опускается в глубину. Меняется характер экосистем по сезонам года. Во второй половине лета при высоком содержании элементов питания озера «цветут» – там массово развиваются микроскопические одноклеточные водоросли и цианобактерии. К осени биологическая продукция фитопланктона снижается, а макрофиты опускаются на дно.

Изменяются экосистемы озер от года к году в зависимости от особенностей климата и соответственно количества воды, которая поступает в озеро весной и летом (и от ее качества, т.е. содержания в ней элементов минерального питания, органических веществ, твердых минеральных частиц и др.). В сухие годы озера мелеют, состав рыбного населения обедняется при заморах.

В заключение отметим, что классы наземных и пресноводных экосистем внутренне неоднородны. В экосистемах пустынь накопление детрита ничтожно и биологическая продукция низка в силу дефицита воды и высоких затрат растений на дыхание, а в экосистемах тундр при сравнительно низкой биологической продукции накапливается большое количество детрита, поскольку вследствие дефицита тепла замедляется деятельность редуцентов и детритофагов.

Во многом по-разному функционируют экосистемы олиготрофных и эвтрофных озер. В олиготрофных экосистемах круговорот веществ протекает в основном в фотическом слое, так как планктонные консументы играют одновременно и роль редуцентов: выделяемый ими фосфор тут же усваивается водорослями. Интенсивность «питательного дождя» из фотического слоя в затемненную придонную часть невелика. В эвтрофной экосистеме, напротив, значительная часть фитопланктона не усваивается зоопланктоном, оседает на дно

и служит пищей детритофагам бентоса. При этом избыточные элементы питания захораниваются в сапропеле, что и вызывает процесс деэвтрофикации водоема.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные отличия наземных и пресноводных экосистем.
2. Как различаются функциональные параметры экосистем пустынь и тундр?
3. В чем состоит главное отличие функционирования экосистем олиготрофных и эвтрофных озер?

11.2. Фототрофные экосистемы океана

Экосистемы океанов занимают более 70% площади Земного шара. За исключением внутренних морей (крупных озер – Каспийского, Азовского) эти экосистемы сообщаются между собой. Средняя глубина океана составляет 3700 м, причем жизнь обнаруживается по всей глубине, безжизненных зон в океане нет. Химический состав морской воды включает 4 основных катиона (натрий, магний, кальций, калий) и 5 анионов (хлорид, сульфат, бикарбонат, карбонат, бромид).

В прибрежной (ее называют неретической) зоне океанов некоторую роль играют элементы минерального питания, поступающие с суши. Однако на подавляющей площади открытого океана экосистемы функционируют только за счет углерода и азота, которые усваиваются из атмосферы. Круговороты веществ в них не привязаны к определенной территории: вещества могут переноситься морскими течениями на очень большие расстояния.

Течения переносят теплые и холодные массы воды и тем самым через ее температуру влияют на условия жизни в океане. Теплую воду несут Гольфстрим и Северо-Атлантическое течение, холодную – Калифорнийское течение (по этой причине на побережье Калифорнии очень часты туманы). Кроме поверхностных ветровых течений, существуют и глубоководные перемещения водных масс. Благодаря течениям в морских экосистемах никогда не бывает недостатка кислорода.

Подъем глубинных холодных вод, насыщенных питательными элементами, к поверхности океана называется апвеллингом. Он происходит в некоторых местах Мирового океана в результате сложного взаимодействия разных течений. Выделяют пять районов апвеллинга: Перуано-Чилийский, Орегон-Калифорнийский, Югозападно-Африканский, Северозападно-Африканский, Аравийский.

В зоне апвеллинга наблюдается, как правило, высокая биологическая продукция, и ей характерны укороченные пищевые цепи, причем в фитопланктоне преобладают диатомовые водоросли, а в нектоне – сельдевые рыбы. В этих районах ведется рыбный промысел.

С Перуано-Чилийским апвеллингом у западного побережья Южной Америки (близ пустыни Атакама со среднегодовым количеством осадков 10-50 мм и крайне бедной растительностью) связано массовое развитие анчоусов, которыми питаются прибрежные морские птицы – бакланы, пеликаны и др. Об интенсивности формирования вторичной биологической продукции в этом районе можно судить по следующим данным: 5 млн птиц ежегодно съедают до 1000 т анчоусов (в отдельные годы численность птиц возрастает до 27 млн особей). Однако столь высокое потребление рыбы птицами не мешает ежегодно вылавливать 10-12 млн т анчоусов, хотя в отдельные годы улов резко падает (до 2 млн т).

Периодическое (раз в несколько лет) повышение температуры поверхностных вод Тихого океана у берегов Эквадора и Перу получило название Эль-Ниньо – Южное колебание (ЭНЮК). Продолжительность ЭНЮК – от 6-8 месяцев до 3-х лет, в среднем – 1-1,5 г. ЭНЮК чаще всего приходится на рождественские праздники (конец декабря), и потому рыбаки западного побережья Южной Америки связывали его с именем Иисуса в младенчестве. Каждое потепление воды резко снижает рыбопродуктивность океана. Между ЭНЮК

происходит похолодание воды, названное перуанцами «Ла-Нинья» (в переводе – девочка).

Различают несколько областей – зон океана (рис. 21).

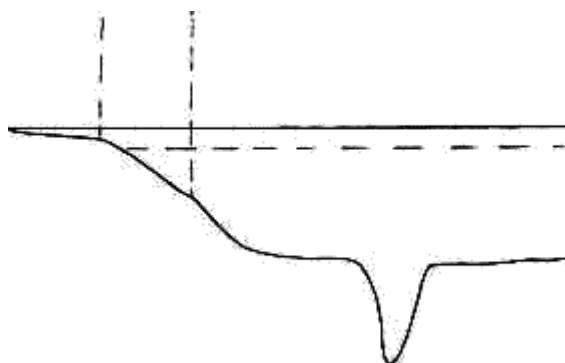


Рис. 21. Схема зонирования морских экосистем.

Литораль – освобождающаяся от воды во время отлива прибрежная зона. В этих условиях произрастают устойчивые к затоплению и засолению цветковые растения – подорожник морской, триостренник, астра морская. Зостера и филлопос-падикс поселяются у нижней границы литорали и могут жить постоянно в воде. Животное население литорали представлено большим числом особей гаммарусов, моллюсков-литорин, мидий.

Континентальный шельф – зона вдоль берегов до глубины 200 (реже 400) м. С этой областью связаны подводные заросли из ламинарий, достигающих 16 м длины. Эти заросли заселены разнообразными ракообразными, моллюсками, нематодами. Ламинариями питаются морские ежи. (На севере Тихого океана морскими ежами питаются каланы.) С этой зоной связан промысел морской рыбы (сельди, трески, камбалы, минтая, хека и др.), ракообразных (крабов, креветок, лангустов) и моллюсков (кальмаров).

Пелагиаль – толща воды остальной части океана. Это самая обширная географическая зона планеты, занимающая около 70% площади Мирового океана, это «пустыня» с биомассой 1-2 г/м.

В зависимости от глубины различаются четыре вертикальных слоя океана:

– *фотический* – светлая часть океана, где обитают фотосинтезирующие организмы (микроскопические водоросли и цианобактерии, в прибрежном шельфе к ним добавляются бурые и красные водоросли), образующие первичную биологическую продукцию. Толщина этого слоя во многом определяется географической широтой. В районе экватора вертикально падающие солнечные лучи пробивают толщу воды в 250 м, а в Белом море те же лучи, но падающие под острым углом, способны просветить не более 25 м. Влияет на толщину фотического слоя и фитопланктон, который при массовом развитии может снижать прозрачность воды в 10 раз;

– *афотический* – расположенный глубже обширный «темный» слой океана, где обитают разнообразные гетеротрофы, включая множество рыб;

– *абиссаль* (бенталь) – придонная область афотического слоя пелагиали («вечной ночи»), где распространены простейшие из отряда фораминифер (до 0,5 млн экз. на 1 м²) и нематоды – круглые черви очень малого размера (0,5-1 мм длины). Из крупных организмов встречаются морские ежи, голотурии, морские лилии и губки, но не более одного экземпляра на 1 м.

– *ультраабиссаль* – глубоководные желоба на глубине свыше 8 тыс. м, где на каждый 1 см² поверхности давит столб воды весом более 1 т. Однако и в этой части океана есть жизнь – обитают голотурии, морские звезды, двухстворчатые моллюски, разнообразные ракообразные.

Пищевые цепи в океанических экосистемах, как и в пресноводных, обычно состоят из 6 звеньев, последнее звено представлено nekтоном – рыбами, млекопитающими и моллюсками. Около 10% биологической продукции в составе «питательного дождя» опускается в темные глубины океана, в том числе лишь 0,03-0,05% захоранивается в осадках,

остальное потребляется гетеротрофами. Продукция повышается при волнении моря, способствующем обогащению воды кислородом.

Самую высокую биологическую продукцию имеют коралловые рифы, эстуарии (лиманы, побережья в местах впадения рек) и зоны апвеллинга. Умеренно продуктивна зона континентального шельфа.

Контрольные вопросы

1. Расскажите о «горизонтальном» зонировании океана.
2. Какие «вертикальные» зоны различаются в океане?
3. Из скольких звеньев состоят пищевые цепи экосистем фотического слоя океана.
4. Какую роль в жизни океанических экосистем играют течения?
5. Перечислите основные районы апвеллинга.

11.3. Хемоавтотрофные экосистемы рифтовых зон

В рифтовых зонах (местах разломов плит литосферы) подводного хребта Тихого океана из расщелин горной породы выделяются горячие воды, насыщенные сероводородом, сульфидами железа, цинка, меди и других тяжелых металлов. В этих зонах в 70-х гг. XX века были открыты хемоавтотрофные экосистемы, получившие название глубоководных геотермальных «оазисов». Температура «гейзеров» достигает 300°C, однако горячие воды не кипят вследствие высокого давления. Содержащиеся в горячей воде соли при контакте с холодной морской водой осаждаются и формируют конусовидные образования высотой до 15 м, которые называются «черными курильщиками». У оснований «черных курильщиков» и формируется «оазис».

Продуцентами этих экосистем являются серобактерии, образующие скопления – бактериальные маты. За счет симбиоза с ними живут и наиболее важные организмы этой экосистемы – вестиментиферы – представители типа погонофор (черви длиной 1–2,2 м, заключенные в длинные белые трубки из хитиноподобного вещества, см. 8.6). В этих экосистемах, кроме того, много видов животных-хищников (крабы, моллюски, некоторые глубоководные рыбы).

Позднее подобные «оазисы» были обнаружены и в других океанах. Биологическая продукция «оазисов» в десятки тысяч раз превышает продукцию типичных бентосных гетеротрофных экосистем (см. 11.2). Биомасса только вестиментифер может достигать 10–15 кг/м.

Однако экосистемы «оазисов» существуют недолго и разрушаются после того, как прекратится деятельность подводных гейзеров.

Кроме «оазисов» существуют еще и геотермальные «поля», которые обнаружены вдоль Центрального Атлантического хребта, простирающегося от Исландии до экватора. Они охватывают непосредственно хребет и окружающие его приподнятые участки дна, ширина «полей» может достигать 75 км. Температура вод, поднимающихся из расщелин – от 50 до 300°C. Жизнь экосистем «полей» в отличие от «оазисов» представлена только бактериями. Состав бактерий и продуктивность этих экосистем пока не изучены, но очевидно, что она много выше, чем у типичных экосистем абиссали.

На сегодняшний день исследовано более 40 «полей», и особенно тщательно – «Потерянный город», расположенный в 15 км от главной гряды Центрального Атлантического хребта (30° с.ш.) на глубине 700-800 м. Строения «города» из конусовидных образований неправильной формы напоминают сказочные замки высотой 60-80 м.

Контрольные вопросы

1. Какие условия складываются в рифтовых зонах глубоководий океана?
2. Расскажите об экосистемах «черных курильщиков».
3. Что такое геотермальные поля и где они распространены?

11.4. Гетеротрофные и автотрофно-гетеротрофные естественные экосистемы

Гетеротрофные экосистемы существуют за счет поступления органического вещества извне, т.е. зависят от автотрофных экосистем. Такие отношения можно рассматривать как «комменсализм на уровне экосистем»: экосистемы, поставляющие органическое вещество, от этих поставок существенно не страдают, а получающие органическое вещество гетеротрофные экосистемы – выигрывают.

Гетеротрофными являются экосистемы океанических глубоководий, в которых организмы живут за счет скудного «питательного дождя» из остатков организмов планктона и нектона и пеллет – экскрементов ракообразных, упакованных в особые оболочки. Органические вещества, выпадающие из светового слоя океана, постепенно съедаются по мере опускания в глубокие слои, и на глубину 4-5 км, где в кромешной тьме живут некоторые моллюски, ракообразные и даже рыбы, попадают сушие крохи. В итоге биологическая продукция таких экосистем крайне низка, а запас биомассы составляет доли грамма на 1 м.

Еще ниже биологическая продукция и биомасса сообществ клещей на вечных снегах, которые живут за счет органических остатков, задуваемых снизу из заселенных вертикальных поясов гор.

Типично гетеротрофными являются экосистемы темных пещер. Поступление органического вещества в них связано либо с экскрементами летучих мышей, которые в ночное время вылетают из пещер на охоту, либо с органическим веществом, которое заносится в пещеру током вод из освещенных территорий (Бирштейн, 1985). В составе населения таких экосистем могут быть жуки, паукообразные, мокрицы и многоножки. Второй трофический уровень (хищников) в пещерных экосистемах, как правило, не выражен, но обильны бактерии-редуценты.

Существуют переходные от автотрофных к гетеротрофным типы экосистем, их пример – затененные лесные водоемы, где основным источником органического вещества является опад листьев деревьев, но имеется и некоторое количество организмов автотрофного планктона. Ю. Одум (1996) описывает автотрофно-гетеротрофную экосистему мангров в эстуариях, где главной пищевой цепью является детритная, которую открывают многочисленные детритофаги, питающиеся опадающими листьями. Кроме детритофагов в таких экосистемах есть еще не менее двух трофических уровней хищных рыб.

Контрольные вопросы

1. Расскажите о бентических экосистемах глубоководий океана.
2. За счет каких источников вещества и энергии функционируют экосистемы темных пещер?
3. Приведите примеры естественных автотрофных и гетеротрофных экосистем.

11.5. Сельскохозяйственные экосистемы

Сельскохозяйственные экосистемы (агроэкосистемы) занимают около 1/3 территории суши, при этом 10% – это пашня, а остальное – естественные кормовые угодья. Агроэкосистемы относятся к фотоавтотрофным – имеют ту же принципиальную схему функционирования с передачей энергии по цепи «продуценты – консументы – редуценты», что и естественные наземные экосистемы. Их отличие заключается в том, что состав, структура и функция управляются не естественными механизмами самоорганизации, а

человеком. Как пишет Ю.Одум (1986), человек стоит на вершине экологической пирамиды и стремится спрямить пищевые цепи. Так чтобы получать максимальное количество первичной (растениеводческой) и вторичной (животноводческой) продукции нужного качества (Одум, 1986).

Кроме того, агроэкосистемы значительно более открыты, чем естественные экосистемы: с растениеводческой и животноводческой продукцией из них происходит отток элементов питания. Некоторое количество элементов питания теряется и за счет вымывания в грунтовые и наземные воды, а также эрозии – смыывания или сдувания с полей мелкозема, который является наиболее питательной частью почвы.

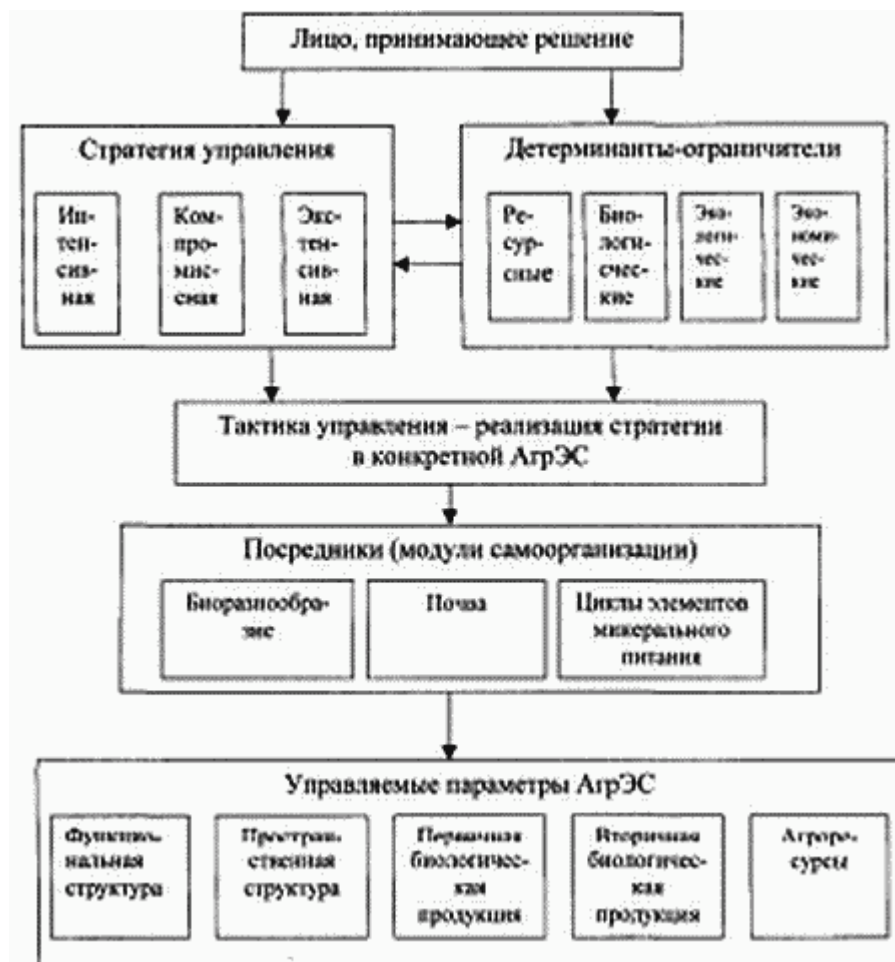


Рис. 22. Схема управления сельскохозяйственной экосистемой (по Миркину, Хазиахметову, 2000).

Для того, чтобы управлять агроэкосистемой (рис. 22), человек затрачивает антропогенную энергию – на обработку почвы и полив, на производство и внесение удобрений и химических средств защиты растений, на обогрев животноводческих помещений в зимнее время и т.д. Количество затрачиваемой антропогенной энергии зависит от избранной стратегии управления. Сельское хозяйство может быть интенсивным (высокие вложения энергии), экстенсивным (низкие вложения энергии) или компромиссным (умеренные вложения энергии). Компромиссная стратегия наиболее целесообразна, так как позволяет сочетать достаточно высокий выход сельскохозяйственной продукции с сохранением условий среды и экономией энергии.

Однако даже при интенсивной стратегии управления доля антропогенной энергии в энергетическом бюджете экосистемы составляет не более 1%. Основным источником энергии для «работы» агроэкосистемы является Солнце.

Человек управляет практически всеми параметрами агроэкосистемы:

- составом продуцентов (заменяет естественные растительные сообщества на искусственные посевы сельскохозяйственных растений и посадки плодовых деревьев);
- составом консументов (заменяет естественных фитофагов на домашний скот);
- соотношением потоков энергии по главным пищевым цепям «растение – человек» и «растение – скот – человек» (специализирует хозяйство на производстве растениеводческой или животноводческой продукции или на равное соотношение того и другого);
- непроизводительным оттоком вещества и энергии по дополнительным пищевым цепям: «почва – сорные растения», «культурные растения – насекомые-фитофаги», «хозяин (культурные растения, домашние животные) – паразит», т.е. контролирует плотность деструктивной биоты (Swift, Anderson, 1993) – популяций сорных растений, насекомых фитофагов, паразитов;
- уровнем первичной биологической продукции (улучшая условия для развития растений за счет обработки почвы, удобрений и полива).

Человек управляет агроэкосистемой через биологических посредников, к которым относятся культурные растения, сельскохозяйственные животные, почвенная биота и все прочие организмы, населяющие агроэкосистему (насекомые-энтомофаги и опылители, птицы, растения сенокосов и пастбищ и др.). Посредники играют роль биологических усилителей, позволяющих уменьшать затраты антропогенной энергии.

Способы управления агроэкосистемой совершенствовались в течение десяти тысяч лет истории сельского хозяйства (появились мощная сельскохозяйственная техника, минеральные удобрения, пестициды, стимуляторы роста и т.д.), однако возможности управления и сегодня по-прежнему ограничиваются целым рядом условий – экологических и биологических:

- агресурсами – климатом (количеством осадков и продолжительностью теплого периода), характером почв и рельефом. От этих условий зависит состав видов и сортов возделываемых растений и видов и пород сельскохозяйственных животных;
- потенциалом формирования первичной биологической продукции – верхним пределом эффективности фотосинтеза, который в большинстве случаев не превышает 1% поступающей солнечной энергии (в особо продуктивных посевах в теплом климате на удобрении и поливе – до 2%);
- максимально возможной долей хозяйственно ценных фракций в урожае – хлопкового волокна, клубней, корнеплодов, зерна и т.д. (например зерна может быть не больше 40% от всей биологической продукции, хотя у пшеницы сорта «Мексикале», выведенного «отцом» зеленой революции Н. Берлоугом, долю зерна удалось довести до 60%);
- неизбежным рассеиванием энергии при переходе ее с первого трофического уровня на второй (при откорме скота): для получения 1 кг вторичной биологической продукции при откорме бройлеров, свиней и коров необходимо затратить (в пересчете на зерно) 2, 4 и 6 кг корма;
- плодовитостью сельскохозяйственных животных: ограничены верхние пределы яйценоскости кур, числа потомства у коров и свиней и т.д.

Биологические ограничители преодолеть невозможно, хотя влияние ресурсных ограничителей может быть ослаблено при интенсивной стратегии управления (высокие дозы удобрений, полив, создание закрытого грунта, террасирование склонов). Однако как показал опыт зеленой революции 60-х гг. XX в., когда на поля пришли сверхурожайные сорта, высокие вложения энергии привели к разрушению агресурсов – почвы, истощению ресурсов воды и ее загрязнению, снижению биоразнообразия. Таким образом, высокие энергозатраты на управление агроэкосистемой экологически неоправданны. Кроме того, энергия сама по себе дефицитна, так как ограничены ресурсы энергоносителей, а производство и транспортировка энергии сопровождаются загрязнением среды.

По этой причине при экологически ориентированном управлении агроэкосистемой и умеренных затратах антропогенной энергии получение достаточно большого количества сельскохозяйственной продукции высокого качества не снижает устойчивости

агроэкосистемы (т.е. обеспечивает сохранение ее агоресурсов).

Чтобы вести сельское хозяйство в соответствии с этими требованиями, человек вынужден ограничивать:

- долю пашни (особенно под выгодными, но разрушающими почву культурами – подсолнечник, кукуруза, рис), сохраняя часть агроэкосистемы под многолетними травяными сообществами кормовых угодий или под лесом (естественным или лесопосадками);
- вмешательство в жизнь почвы при ее обработке (использовать не отвальные плуги, а рыхлители) и дозы минеральных удобрений и химических средств защиты растений;
- поголовье скота.

Кроме того, для экологически ориентированного управления агроэкосистемами он должен:

- возделывать виды и сорта культурных растений и разводить породы сельскохозяйственных животных, которые требуют меньших затрат антропогенной энергии (засухоустойчивые виды, не требующие полива, например сорго; лошадей, которые круглый год содержатся на пастбищах, и т.д.);
- использовать экологичные севообороты с многолетними травами и сидератами (их зеленую массу не убирают, а запахивают в почву как удобрение) для восстановления плодородия почв;
- возделывать поликультуры и сортосмеси, т.е. смеси культурных растений, которые более полно используют агоресурсы и требуют меньших затрат на защиту растений;
- рассредоточивать скот по территории агроэкосистемы (содержать его на небольших фермах), чтобы облегчить внесение навоза на поля.

Агроэкосистемы, которые создаются в соответствии с этими принципами, называются самоподдерживающимися (sustainable). В них обеспечивается предельно возможное сходство с естественными экосистемами.

К сожалению, в настоящее время доля устойчивых агро-экосистем в мире (и особенно в России) мала. Под влиянием сельского хозяйства продолжается разрушение почв, нарушаются гидрологические и гидрохимические характеристики агроландшафтов, снижается биологическое разнообразие.

Контрольные вопросы

1. Какую площадь суши планеты занимают агроэкосистемы?
2. Чем отличаются агроэкосистемы от естественных фотоавтотрофных экосистем?
3. Какова доля антропогенной энергии, затрачиваемой на управление агроэкосистемой, в энергетическом бюджете последней?
4. Перечислите основные параметры агроэкосистемы, которыми управляет человек.
5. Какие биологические посредники использует человек для управления агроэкосистемой?
6. Перечислите ресурсные ограничители при управлении агроэкосистемой.
7. Расскажите о биологических ограничителях при управлении агроэкосистемой.
8. Что такое компромиссная система управления агроэкосистемой, каковы ее экологические и экономические преимущества?
9. Какие параметры характеризуют устойчивую агроэкосистему?

11.6. Городские экосистемы

Городские экосистемы (территории городов и их население) – это гетеротрофные антропогенные экосистемы. Однако в отличие от сельскохозяйственных экосистем в них нет элементов саморегуляции. Отнесение городов к экосистемам достаточно условно, это, скорее, «антиэкосистемы», для которых характерны три особенности:

- зависимость, т.е. необходимость постоянного поступления ресурсов и энергии;

- неравновесность, т.е. невозможность достижения экологического равновесия;
- аккумуляирование твердого вещества за счет превышения его ввоза в город над вывозом (примерно 10:1). Это в прошлом приводило к повышению уровня поверхности города (формированию культурного слоя, который в старых городах достигает нескольких метров), а сегодня ведет к увеличению площади полигонов хранения бытовых и промышленных отходов.

По образному выражению Ю.Одума (1986), города являются “паразитами биосферы”, которые потребляют огромное количество кислорода, воды и других ресурсов, а продуцируют только углекислый газ и загрязнение окружающей среды. На космических снимках города с расползающимися инфраструктурами напоминают раковые опухоли.

Задачи экологически ориентированного управления городскими экосистемами в отличие от управления агроэкосистемами, которое осуществляется с использованием организмов-посредников, – чисто технологические, связанные с совершенствованием технологий производства промышленных предприятий, экологизацией коммунального хозяйства и транспорта.

За счет совершенствования производства и транспортных средств и развития системы общественного городского транспорта (последнее особенно важно, так как автомобили дают от 50 до 90% загрязнения городской атмосферы) улучшается качество городской атмосферы и воды.

Технологически решаются и задачи уменьшения энергопотребления городов за счет рассредоточения установок по получению энергии (из углеродистых энергоносителей, солнечных коллекторов и т.д.), ее более экономного использования в коммунальном хозяйстве (замена ламп накаливания лампами холодного свечения, теплоизоляция стен, использование экономичной бытовой техники и т.д.) и на промышленных предприятиях. Аналогично инженерными являются вопросы расходования воды и соответственно очистки загрязненных стоков, уменьшения количества, хранения и переработки твердых бытовых отходов.

На каждого горожанина работает от 1 до 3 гектаров сельскохозяйственных угодий (в том числе 0,5 га пашни). Соответственно экологической является задача экономного расходования продуктов питания и недопущения их порчи.

Если человек не может сделать городскую среду равновесной, то он должен делать все возможное, чтобы ограничить пагубное влияние городов на окружающие их естественные и сельскохозяйственные экосистемы.

Идеальным вариантом городских экосистем являются экосити – небольшие (с населением 50-100 тыс. человек) зеленые города. Однако рост народонаселения делает возможности расселения людей в экосити весьма ограниченными (по существу, «экосити» есть в любом пригороде большого города, где в коттеджах живет наиболее процветающая часть общества). Задача экологии – управлять экосистемами крупных городов (в том числе и мегаполисами масштаба Токио или Нью-Йорка, население которых превышает 10 млн человек) Так чтобы делать в них жизнь горожан более благоприятной и ослабить пагубное влияние этих «паразитов биосферы» на окружающую среду – прекратить процесс расползания городов и уменьшить загрязнение атмосферы, воды и почвы.

Города должны сохраняться в сложившихся границах и расти в первую очередь вверх, освобождая место для зеленых насаждений, которые являются наиболее эффективным и универсальным средством улучшения городской среды. Зеленые насаждения улучшают микроклимат, уменьшают химическое загрязнение атмосферы, снижают уровень физического загрязнения (в первую очередь шумового) и благотворно влияют на психологическое состояние горожан. По экологическим нормативам на одного горожанина должно приходиться 50 м² зеленых насаждений в рамках города и 300 м² в пригородных лесах.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные особенности городских экосистем.
2. Почему Ю. Одум назвал города «паразитами биосферы»?
3. Что такое экосити?
4. В каком направлении должны экологизироваться современные города?

11.7. Биомы

Биом – это высшая единица классификации экосистем. По Ю. Одуму (1986), это крупная региональная или субконтинентальная биосистема, характеризующаяся каким-либо основным типом растительности или другой особенностью ландшафта. Биомы наземных экосистем формируются под воздействием комплекса условий среды, в первую очередь – климата. По объему «биом» совпадает с географическим понятием «природная зона».

Наиболее важные биомы суши:

- тундры (арктические и альпийские) – безлесные территории, расположенные севернее (или выше) лесного пояса;
- тайга – хвойные леса умеренной зоны;
- листопадные (широколиственные) леса умеренной зоны;
- степи умеренной зоны (имеют две паузы в вегетации – зимой и во второй половине лета во время засухи);
- тропические степи и саванны (вегетируют круглый год, но в период засухи их биологическая продукция резко снижается);
- пустыни – экосистемы в условиях сильного стресса засухи при годовом количестве осадков менее 200 мм;
- полувечнозеленые сезонные тропические леса («зимне-зеленые» леса, сбрасывающие листья летом);
- тропические дождевые леса (вегетируют круглый год и являются самыми продуктивными экосистемами Земли).

Биомы водных экосистем определяются в первую очередь соленостью воды, содержанием в ней элементов питания, кислорода и температурой, скоростью течения.

Так экосистемы пресных вод разделяются на биомы стоячих и проточных вод. Экосистемы стоячих вод более разнообразны, так как в этом случае шире пределы изменения условий, определяющих состав биоты и ее продукцию, – глубины водоема, химического состава воды, степени зарастания водоема. В биомах проточных вод большую роль играет скорость течения и различен состав биоты на перекатах и плесах.

Среди экосистем морских побережий различают биомы приморских скалистых побережий, достаточно бедных элементами питания, и эстуариев (лиманов) – богатых элементами питания илистых отмелей у впадения рек.

Среди пелагических экосистем океана различают биомы фотических (автотрофных) сообществ верхнего слоя вод (поверхностные пелагические сообщества) и морских глубоководных пелагических гетеротрофных сообществ.

Как биомы рассматриваются бентосные сообщества континентального шельфа, коралловые рифы (высокопродуктивные сообщества тропических морей) и хемоавтотрофные сообщества гидротермальных оазисов.

Биологическая продукция и биомасса экосистем разных биомов значительно различается (табл. 11).

Таблица 11 *Биологическая продукция и биомасса основных биомов мира (в сухом веществе, Уиттекер, 1980)*

Биом	Площадь, млн км ²	Чистая первичная продукция, кг/м ² /год	Биомасса на единицу площади, кг/м ²	Биомасса на всем земном ша- ре, млрд т
Тропический дождевой лес	17	2,2	45	765
Широколиствен- ный лес	7	1,2	30	210
Тайга	12	0,8	20	240
Саванна	15	0,9	4	60
Степь	9	0,6	1,6	14
Тундра	8	0,14	0,6	5
Пустыни	18	0,09	0,7	13
Пахотные земли	14	0,65	1	14
Пресноводные экосистемы	2	0,25	0,02	0,05
Континенталь- ный шельф	26,6	0,36	0,01	0,27
Коралловые риффы	0,6	2,5	2	1,2
Эстуарии	1,4	1,5	1	1,4

Контрольные вопросы

1. Что такое биом?
2. Перечислите основные биомы суши.
3. Какие биомы выделяются в океанах?
4. По какому принципу разделяются биомы континентальных водоемов?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Разнообразие наземных экосистем.
2. Разнообразие пресноводных экосистем.
3. Экосистемы океанов.
4. Особенности сельскохозяйственных экосистем.
5. Экологические проблемы городских экосистем.

Глава 12. Динамика экосистем

Экосистемы постоянно меняются, причем в разном «биологическом времени» и разном «биологическом пространстве». При этом в любой точке экосистемы одновременно происходят под влиянием самых разных причин изменения, накладывающиеся друг на друга.

Ситуация напоминает траекторию движения молекулы в колбе лабораторной мешалки, в которой разбалтывается смесь почвы и воды. Молекула совершает броуновское движение, вместе с колбой – колебательное, «встряхивательное» в мешалке, движется вместе с планетой при ее вращении вокруг своей оси и совершает полет вокруг солнца, путешествуя в галактике вместе с солнечной системой, и т.д. Кроме того, в этот сложный тренд изменения положения молекулы могут встраиваться ее движения в связи с подъемами и опусканиями уровня суши, местными колебаниями поверхности почвы вследствие прохождения тяжелой техники и т.д.

По этой причине, чтобы разобраться в общих закономерностях динамики экосистем, необходимо расчленить все компоненты изменений под влиянием разных факторов и рассмотреть их порознь в разном «биологическом пространстве» и в разном «биологическом времени».

Следует сделать одно важное предварительное замечание. Мы уже отмечали, что полностью пересчитать все виды, входящие в состав экосистемы, при реальных затратах времени не удастся. Именно поэтому экологи понимают экосистемы как явления в первую очередь функциональные, оценивают их продуктивность, круговороты веществ, закономерности перехода энергии по пищевым цепям и т.д. По этой же причине никто никогда не пытался изучить динамику экосистем с учетом всех входящих в их состав видов. Чаще всего о динамике наземных экосистем судят по изменению состояния ее автотрофного блока – совокупности растительных сообществ (или одного растительного сообщества), априори полагая, что эти изменения индуцируют и перестройку всей гетеротрофной биоты экосистемы в соответствии с принципом «разнообразие порождает разнообразие». Связь гетеротрофной биоты с растениями при этом может быть прямой – они питаются этими растениями и косвенной – состав растительного сообщества отражает состояние условий среды, которые влияют на состав консументов и редуцентов (влажность почвы, содержание в воде кислорода, реакция среды и т.д.).

Динамика экосистем обычно изучается по схеме:

а) выявление динамики растительных сообществ с выделением стадий этой динамики как некой «жанвы» для изучения изменения гетеротрофных компонентов экосистемы;

б) изучение динамики гетеротрофной биоты. При этом исследуется динамика либо наиболее важных видов (редких или ресурсных с целью их охраны или рационального использования), либо крупных таксономических групп – птиц, рыб, млекопитающих, отдельных групп насекомых.

Динамика растительных сообществ – это один из наиболее развитых разделов современной науки о растительности (Миркин и др., 2000). Именно поэтому, рассматривая динамику экосистем, мы в значительной мере будем опираться на теоретические разработки этой науки.

12.1. Классификация изменений экосистем

Все изменения можно разделить на два больших класса, причем, тоже связанных плавным переходом: циклическая динамика и векторизованные (направленные) изменения.

Циклические изменения – это изменения состава, структуры и функций экосистемы вокруг некоторой средней величины, соответствующей состоянию экологического равновесия. При экологическом равновесии в экосистеме:

– состав видов сохраняется постоянным (хотя часть из них периодически находится в покое или отсутствует в результате миграции);

– продукция автотрофов полностью перерабатывается гетеротрофами (суммарная продукция биоценоза равна ее суммарному дыханию), хотя часть ее может временно переходить в детрит;

– круговороты веществ замкнуты: сколько какого-то элемента израсходовано организмами, столько и возвращено обратно в окружающую среду.

Если какое-то количество веществ покинуло экосистему (при «фоновой» эрозии почв, внутрисочвенном стоке, за счет денитрификации, испарения и т.д.), то оно компенсируется поступлением веществ в экосистему извне (идет процесс выщелачивания материнских пород, биологическая фиксация азота, выпадают осадки и т.д.).

Направленные (векторизованные) *изменения* – это изменения состава и функциональных параметров экосистемы. По своей природе они могут быть подразделены на три основных типа.

Нарушения – резкие изменения состава и функции экосистемы под влиянием внешнего фактора – при землетрясении, селовом потоке, пожаре, наводнении, распашке, вырубке леса, разливе нефти и т.д. Разные нарушения охватывают разное биологическое пространство: от нескольких квадратных метров (разлив небольшого количества нефти, вырубание одного или нескольких деревьев) до десятков квадратных километров (крупные пожары).

В зависимости от фактора, вызвавшего нарушение, и особенностей (устойчивости) экосистемы результат может быть разным. Настолько разным, что трудно делать какие-либо обобщения о реакции экосистем на нарушения.

Автогенные сукцессии – постепенные изменения экосистемы под влиянием жизнедеятельности ее биоты, при которых меняются состав видов и функциональные параметры экосистемы в направлении формирования равновесного с климатом устойчивого состояния – климакса. В зависимости от того, возрастают или убывают в ходе сукцессий биологическая продукция, запас биомассы, видовое богатство, они подразделяются на *прогрессивные* и *регрессивные*.

Различаются три варианта автогенных сукцессий:

– **первичные автотрофные**. Эти сукцессии начинаются «от нуля», т.е. в условиях, где практически не было жизни, которая в ходе сукцессии осваивает новое пространство;

– **вторичные автотрофные** (восстановительные). Эти сукцессии начинаются после полного или частичного разрушения экосистемы под влиянием нарушений или после прекращения процесса рассматриваемых ниже аллогенных сукцессий. Как правило, вторичные сукцессии протекают быстрее, чем первичные, так как от разрушенной первичной экосистемы остается какой-то запас «остатков жизни» – семян растений и их вегетативных органов в почве, спор мхов и грибов, покоящиеся стадии почвенных животных и т.д.;

– **гетеротрофные** (деградационные). В этой сукцессии последовательно сменяют друг друга группы детритофагов и редуцентов и связанные с ними хищники и паразиты.

Аллогенные сукцессии – изменения экосистем под влиянием внешнего по отношению к ним фактора. Эти сукцессии продолжаются до тех пор, пока действует внешний фактор. Как только его действие прекратится, начнется вторичная восстановительная сукцессия.

Эволюция экосистем. Эти изменения также постепенны, как и сукцессии, но отличаются результатом – возникают новые ансамбли видов, которых в природе еще не было. Такие изменения экосистем могут быть природными и антропогенными. Природная эволюция протекает в геологическом масштабе времени. В настоящее время она почти полностью подавлена *антропогенной эволюцией* экосистем.

Как и сукцессии, эволюция экосистем может быть не только *прогрессивной*, сопровождающейся их усложнением (обогащением состава видов), но и *регрессивной*, при которой происходит обеднение состава биоты экосистемы. Регрессивной, как правило, является антропогенная эволюция экосистем.

Рассмотрим перечисленные варианты динамики экосистем более подробно.

Контрольные вопросы

1. Какие общие черты характерны для циклических изменений экосистем?
2. Перечислите основные формы направленных изменений экосистем.
3. Чем отличаются прогрессивные и регрессивные изменения экосистем?

12.2. Циклические изменения экосистем

Циклические изменения экосистем очень разнообразны, они могут вызываться абиогенными причинами (в первую очередь изменением условий в суточном, годовом и многолетнем (разногодовом)) и биогенными – флуктуациями плотности популяций «ключевых» видов. Циклическая динамика протекает в разных масштабах «биологического времени» и «биологического пространства».

Суточные изменения наиболее наглядны в водных экосистемах, где в период максимальной освещенности зоопланктон рассредоточивается по толще воды, но в вечерние часы, когда освещенность уменьшается, он концентрируется близ поверхности. Суточные изменения связаны с биоритмами (см. 4.4.2): в жизнедеятельности дневных и ночных животных, в закрывании на ночь цветков, в изменении положения листовых пластинок многих видов деревьев. У лотоса орехоносного, который образует «поля» в Астраханском заповеднике, ночью листья лежат на поверхности воды, как у кувшинки или кубышки, но днем приподнимаются над ней на несколько сантиметров, что резко изменяет условия жизни населения поверхности водоема, которое в дневные часы может жить под зонтом из листа лотоса.

В суточном ритме меняются и функциональные параметры экосистемы – интенсивность фотосинтеза и переработки первичной биологической продукции во вторичную. Лишь в почве, заселенной армией простейших и беспозвоночных животных, жизнь в ночные часы замедляется незначительно.

Сезонные изменения. Сезонные ритмы организмов общеизвестны. С сезонами года связаны жизненные циклы большинства живых организмов (цветение и плодоношение растений, выведение потомства животными и т.д.). Обитатели экосистемы хорошо адаптированы к смене времен года: растения на зиму сбрасывают листья, теплокровные животные «утепляются», увеличивая прослойку жира и густоту шерстного покрова, впадают в спячку или мигрируют в более благоприятные условия (птицы), меняют «маскировочные халаты» (зайцы становятся белыми) и т.д. В зависимости от сезона года существенно различаются и функциональные параметры экосистемы. В умеренных широтах в зимнее время резко снижаются продукция и дыхание, хотя в тропических лесах сезонность «работы» экосистемы практически отсутствует. В степях жизнь экосистем замедляется дважды – зимой и во второй половине лета в период дефицита влаги.

Сезонная динамика ярко проявляется в водных экосистемах. В первой половине лета вода насыщена элементами минерального питания и бурно (в соответствии с экспоненциальной кривой) размножаются виды фитопланктона. Их обилие к середине лета снижается в результате выедания зоопланктоном. К осени макрофиты опускаются на дно. Эвтрофицированные водоемы во второй половине лета «цветут» (происходит массовое развитие цианобактерий).

Многолетние (разногодовые) изменения. Они еще более разнообразны. Под влиянием климатических особенностей года (динамики температуры, количества осадков, паводков в пойменных экосистемах) изменяется величина первичной и вторичной биологической продукции. Кроме того, часть видов переживает неблагоприятные по климату годы в состоянии покоя (в год засухи в луговых сообществах развивается не более одной трети видов растений, а остальные переходят в состояние покоя – семян, «спящих» подземных органов и т.д.). Не менее значительными могут быть изменения в составе животного населения. Так засухами порождаются миграции саранчи.

Примером многолетних изменений экосистем, вызываемых биотическими причинами, является динамика степных экосистем Монголии под влиянием всплесков численности полевки Брандта – мышевидного грызуна, который является «ключевым» видом. При массовом развитии полевки резко меняется состав растительного сообщества: вместо ковылей, листья которых съедают грызуны, из подземных корневищ развиваются побеги других злаков, особенно востреца (*Elymus chinensis*). Однако вслед за пиком численности

начинается спад плотности популяции грызуна. И через несколько лет популяции ковылей также восстанавливаются, а корневищные злаки переходят в прежнее состояние «полупокоя» и «готовятся» к новой вспышке обилия грызунов. Колебания фаз «*Elymus chinensis* – *Stipa krilovii*» – характерная особенность монгольских степей, которую описали выдающиеся исследователи А.А. Юнатов и Е.М. Лавренко.

В европейских широколиственных лесах в некоторые годы массово развивается непарный шелкопряд. Его гусеницы почти полностью поедают листву деревьев, что улучшает условия для жизни растений напочвенного покрова (освещенность, обеспеченность элементами минерального питания за счет экскрементов гусениц). В итоге резко падает биологическая продукция деревьев, но возрастает продукция трав и соответственно связанных с ними фитофагов.

Кабаны постоянно перерывают участки леса в поисках корма. На пороях площадью несколько десятков метров разрастаются рудеральные растения, однако в течение 4-5 лет происходит восстановление напочвенного покрова и как следствие – циклическая динамика всей биоты. Естественно, что «вспашка» кабанами участка леса резко изменяет жизнь всего почвенного ценоза. Активизируется деятельность бактерий-аэробов и животных, предпочитающих условия рыхлых и хорошо аэрированных почв.

Более продолжительны циклы, вызываемые деятельностью бобров: после того, как они запрудят реку, в течение нескольких лет происходит интенсивная перестройка экосистемы и возрастает роль влаголюбивых растений и их спутников. Виды деревьев, неустойчивых к подтоплению и затоплению, вообще погибают. Однако за 10-20 лет использования этой территории бобры выедают растения, служащие им кормовой базой (в первую очередь ольху) и меняют место жительства. Происходит достаточно быстрое разрушение «гидромелиорированной» экосистемы и восстановление прежней. Этот цикл продолжается примерно 100 лет.

В масштабе десятилетий происходят обратимые изменения лесов Дальнего Востока, связанные с биологическими циклами видов бамбука из рода *Sasa*, являющихся ключевыми в этих экосистемах. Бамбуки, развивающиеся в подлеске, подавляют возобновление деревьев. Но они монокрапики (т.е. плодоносят всего один раз и после этого погибают), и после гибели очередной генерации бамбука в течение нескольких лет до следующего его разрастания активно возобновляются популяции деревьев.

В широколиственных лесах Восточной Европы в результате выпадения отдельных деревьев (от старости или под влиянием ветра) образуются «окна». В «окнах» размером несколько десятков метров формируются сообщества из эксплерентов (рудеральных трав, ольхи, березы), которые спустя несколько десятилетий замещаются «основными» видами этого типа леса. Исследователи тропических лесов называли эти сменяющие друг друга группы «дриадами» и «номадами». Динамика «дриад» и «номад» соответствует одной из моделей устойчивости экосистем: устойчивость в крупном масштабе биологического пространства складывается из неустойчивостей в его мелком масштабе.

В целом любые циклические изменения экосистем – это отражение их пластичности, т.е. приспособленности состава, структуры и функций к колебаниям условий среды и жизненным циклам «ключевых» видов.

Контрольные вопросы

1. Перечислите варианты циклических изменений экосистем.
2. Приведите примеры суточных изменений экосистем.
3. Приведите примеры сезонных изменений экосистем.
4. По каким причинам происходят разногодичные изменения экосистем, приведите их примеры.

12.3. Первичные автогенные сукцессии и климакс

Первичные автогенные сукцессии зарастания субстратов, образующихся после таяния ледника на Новой Земле, еще в начале XIX столетия описал русский ученый К. Бэр (Трасс, 1976). Тем не менее концепция первичной автогенной сукцессии, в результате которой экосистема переходит в экологически равновесное состояние, наиболее соответствующее климату, связана с именем выдающегося американского эколога Ф. Клементса. Это равновесное состояние было названо *климаксом*. Экосистемы стадий сукцессии на пути к климаксу Клементс назвал *серийными*.

Клементс считал, что в любом географическом районе с одним типом климата есть только один тип экосистемы (моноклимакс), который наиболее соответствует этому климату. К примеру, в Восточной Европе в биоме тайги – это еловый лес, в биоме широколиственных лесов – липово-дубовый лес, в биоме степей – разнотравно-ковыльная степь. Все иные типы экосистем «стремятся» перейти в этот тип, т.е. происходит процесс конвергенции (выравнивания) состава экосистем одного района: на скалах образуются почвы; озера зарастают, превращаясь в болота, которые со временем высыхают; происходит измельчение минеральных частиц (пески превращаются в суглинки); более сухие местообитания становятся более влажными за счет накопления органического вещества, которое способно удерживать дождевые и снеговые воды.

Кроме того, Клементс выделял множество разных типов сообществ (и соответствующих им экосистем), которые в результате действия какого-либо внешнего фактора «застревают» на определенной стадии сукцессии и не могут перейти в климакс, т.е. являются хронически сериальными. Например, субклимакс – это экосистема поймы реки, которая не переходит в климакс вследствие регулярных паводков. Дисклимакс – это экосистема, которая не переходит в климакс в результате действия нарушающего ее фактора (например интенсивно использующееся пастбище).

В ходе сукцессий экосистем, формирующих климакс, возрастают продуктивность и биомасса, видовое богатство, сложность структуры (формируются почвы, появляются растения разных жизненных форм – деревья, кустарники, травы, что формирует дополнительные ниши для гетеротрофов). Повышается роль различных механизмов сосуществования – дифференциации экологических ниш, мутуализма, коадаптации между хищниками и их жертвами и т.д. Условия для жизни растений и видов гетеротрофной биоты в ходе такой сукцессии улучшаются, а сама последовательность видов в ходе сукцессии жестко детерминирована законами «онтогенеза» экосистем.

Экологи, развивавшие функциональный взгляд на экосистему (А. Лотка, Г. Одум, Р. Пинкертон, Р. Маргалеф) подчеркивали, что по мере приближения к климаксу происходит сдвиг потока энергии от продуктивности к дыханию (Лотка говорил даже о «законе максимума биологической энергии»). Ю. Одум (1986) подчеркнул, что в ходе сукцессии по мере ее приближения к климаксу происходит выравнивание соотношения продукции (P) и дыхания (R), т.е. в климаксовой экосистеме $P=R$. Вся продукция, которая образована за год, растрачивается на дыхание, и потому дальнейшего увеличения биомассы не происходит. Отношение величины биомассы к продукции (B/P) возрастает до тех пор, пока на единицу потока энергии не будет приходится максимум биомассы для данного климата (этот максимум будет различаться в зонах тайги, широколиственных лесов, степи, пустыни и т.д.).

По мере приближения к климаксу круговороты биогенных элементов становятся все более замкнутыми и медленными, причем возрастает доля биогенов, которые фиксированы в живых организмах и детрите (включая и гумус почвы).

В ходе сукцессии происходят «эстафеты» представителей флоры, фауны, грибов, микроорганизмов, причем в большинстве случаев виды r-стратегии сменяются видами K-стратегии (по Макатуру и Уилсону) или (по Раменскому и Грайму) виды стратегии R – видами стратегий C, S и различных переходных вторичных типов (CS, CR, RS, CRS). Таким образом, малолетники сменяются многолетниками, а травы – деревьями, что приводит к увеличению биологической продукции за счет более полного использования ресурсов.

Работы Клементса навсегда останутся классикой экологии и краеугольным камнем теории динамики экосистем. Тем не менее сформулированные им представления в ходе дальнейшего развития экологии претерпели существенные изменения:

1. А. Тенсли и А. Найколсон показали, что в одном районе может формироваться не один, а несколько климаксов, т.е. экосистемы, которые формируются при сукцессиях зарастания скал, озер, песков, лессовидных суглинков и т.д., будут различными. Концепция моноклимакса, таким образом, переросла в концепцию *поликлимакса*. Р. Уиттекер, развивая эти представления, сформулировал концепцию «климакс-континуума». Он считал, что разные экосистемы поликлимакса связаны друг с другом плавными переходами и по этой причине в каждой точке – свой климакс.

2. Климакс – это не обязательно самая продуктивная и богатая видами экосистема. Как правило, наибольшим видовым богатством и продуктивностью отличаются как раз «предклимаксовые» серийные экосистемы.

3. Сукцессия не является жестко детерминированным, «запрограммированным» процессом, подобным онтогенезу организма, а имеет стохастический характер. Закономерности сукцессий можно выявить только при обобщении (усреднении) результатов наблюдений за несколькими конкретными сукцессиями, протекающими в одних и тех же условиях. В конкретных сукцессионных последовательностях приход видов в сукцессию и уход из нее может происходить в разной очередности. Более того, некоторые виды могут участвовать в одной конкретной сукцессии и не участвовать в другой. Мы уже говорили о том, что функциональных «ролей» в любой экосистеме всегда много меньше, чем число их возможных «исполнителей» (см. 10.8).

Контрольные вопросы

1. Расскажите о представлениях Ф. Клементса в вопросе динамики экосистем.
2. Перечислите функциональные параметры климаксовой экосистемы.
3. Виды с какими типами стратегий представлены на разных стадиях автогенной сукцессии?
4. Какие положения концепции Ф. Клементса об экологической сукцессии и климаксе были пересмотрены?

12.4. Модели автогенных сукцессий

Ф. Клементс считал, что все сукцессии развития экосистем в направлении климакса подчиняются одной модели: улучшаются условия для жизни биоты, и потому возрастают биологическая продукция и видовое богатство экосистемы. Современные экологи различают не менее трех моделей сукцессий (Connell, Slayter, 1977):

– *модель благоприятствования*. Соответствует представлениям о сукцессии Клементса: продуктивность и видовое богатство в ходе сукцессии возрастают вплоть до стадии климакса. Классический пример такой сукцессии – зарастание скал, где последовательно сменяют друг друга стадии цианобактерий и водорослей, накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников и деревьев;

– *модель толерантности*. В ходе сукцессии условия ухудшаются, пример – переход низинного болота в верховое, при котором происходит ухудшение условий минерального питания, и потому снижаются продуктивность и видовое богатство. Ухудшаются условия для жизни биоты и в ходе сукцессии на богатых субстратах: первым растениям-поселенцам достается больше ресурсов минерального питания и света, чем вторым и третьим, которые должны обеспечивать себя ресурсами в условиях возрастающей конкуренции;

– *модель ингибирования*. В ходе сукцессии появляется «ключевой» вид (или гильдия ключевых видов), который блокирует дальнейшие изменения. В результате происходит остановка сукцессии и она не доходит до стадии климакса. Например на лесных гарях в

Шотландии кукушкин лен блокирует поселение деревьев, в пустынях Средней Азии поселению кустарников и саксаула препятствует корка, которую образуют цианобактерии, водоросли и некоторые мхи. Восстановление прерии в Северной Америке блокируется разрастанием заносных европейских злаков-однолетников, в первую очередь *Bromus tectorum*.

В ходе сукцессии может происходить смена модели благоприятствования моделью толерантности: на первых стадиях условия улучшаются, а по мере приближения к климаксу – ухудшаются.

Наглядный пример сукцессии со сменой модели – формирование растительности при освобождении побережья фиорда ото льда на Аляске (Chapin et al., 1994). Выделяется четыре стадии процесса:

- пионерная (до 20 лет). Поверхность субстрата покрывается «черной коркой» из азотфиксирующих цианобактерий, гаметофитов хвоща (*Equisetum variegatum*), лишайников, печеночников, на фоне которых рассеянно встречаются травы, кустарничек *Dryas drummondii*, отдельные экземпляры ивы, тополя (*Populus trichocarpa*), ели (*Picea sitchensis*) и ольхи (*Alnus sinuata*);

- стадия *Dryas* (между 20 и 30 годами). Вся поверхность покрыта ковром кустарника, в котором рассеяны одиночные экземпляры ив, тополей, елей и ольхи;

- стадия ольхи (между 50 и 100 годами);

- стадия ели (после 100 лет).

В ходе сукцессии формируется почва, которая обогащается органическим веществом и азотом, а смена видов растений идет в направлении повышения их высоты и длительности жизни, что соответствует модели благоприятствования. Однако при этом возрастает уровень конкуренции за свет и почвенные ресурсы (особенно на стадии ели), ухудшаются условия для приживания всходов, повышается вероятность гибели семян, что соответствует модели толерантности. смена моделей происходит на четвертой стадии.

Смена модели благоприятствования моделью толерантности характерна и для сукцессий экосистем в теплом климате. Так при зарастании лавовых потоков на первых стадиях условия улучшаются за счет бобовых (особенно из р. *Lupinus*), которые способствуют обогащению субстрата азотом, а в дальнейшем – ухудшаются, так как обостряется конкуренция.

Несмотря на то, что автогенные сукцессии протекают спонтанно по присущим им внутренним законам, человек, зная эти законы, может влиять на скорость сукцессии. Так для ускорения самозарастания отвалов пустой породы их поверхность покрывается тонким слоем торфа или почвы, в которой содержатся семена растений. Кроме того, процесс зарастания может быть ускорен посевом семян луговых трав или посадкой кустарников и деревьев.

Контрольные вопросы

1. Чем отличаются сукцессии, протекающие в соответствии с моделями благоприятствования и толерантности?
2. Приведите примеры сукцессий, протекающих по модели ингибирования.
3. Приведите примеры сукцессий со сменой моделей.

12.5. Гетеротрофные сукцессии

Движущей силой автотрофных сукцессий является солнечная энергия, усваиваемая растениями-продуцентами и передаваемая по пищевым цепям консументам и редуцентам. Однако подобно тому, как существуют гетеротрофные экосистемы, возможны и гетеротрофные сукцессии (их называют также деградиационными). Эти сукцессии происходят при разложении мертвого органического вещества (детрита): трупа животного, «лепешки»

экскрементов коровы, упавшего ствола дерева, лесной подстилки и т.д. В гетеротрофных сукцессиях происходит «эстафета» биоты, которая представлена беспозвоночными, грибами и бактериями.

Гетеротрофная сукцессия в опавшей хвое сосны продолжается около 10 лет (Бигон и др., 1989). Поскольку опавшая хвоя постоянно покрывается новыми слоями опада, то изучение лесной подстилки от ее верхней границы до почвы позволяет судить об изменении биоты во времени. Сукцессия происходит постепенно, тем не менее ее можно условно разделить на три стадии:

- первая. Длится около 6 месяцев, в течение которых происходит первый этап разложения хвои. Впрочем, до 50% живых сосновых хвоинок уже поражено грибом *Coniosporium*, который открывает эту сукцессию. После опадения хвои этот гриб быстро исчезает, и на ней поселяются *Fusicoccum* и *Pullularia*. В конце стадии массово развивается *Desmazierella*;

- вторая. Длится два года. В число участников сукцессии, кроме *Desmazierella*, включаются *Sympodiella* и *Helicoma*, к которым добавляются почвенные клещи;

- третья. Наиболее продолжительная, которая длится 7 лет. Основными деструкторами хвоинок становятся почвенные животные – ногохвостки, клещи и олигохеты-энхитреиды. Хвоя спрессовывается, после чего интенсивность разложения резко снижается и сукцессия вступает в стадию «климакса».

Другой пример – сукцессия состава насекомых-ксилофагов, участвующих в разложении древесины. Различаются пять стадий этой сукцессии (Кашкаров, 1944) со своим населением детритофагов: живой древесины, ослабленной древесины, мертвого целого дерева, частично разложившейся древесины, полностью разложившейся древесины.

Гетеротрофную сукцессию можно продемонстрировать в эксперименте на сенном растворе, где вначале расцветает пышная культура разнообразных бактерий, которые при добавлении прудовой воды сменяются простейшими из родов *Eupotricha*, *Amoeba*, *Vorticella*. После того, как ресурсы исчерпываются, сукцессия останавливается, а участвовавшие в ней организмы переходят в покоящееся состояние.

Контрольные вопросы

1. Какие сукцессии называются гетеротрофными?
2. Приведите пример гетеротрофной сукцессии.
3. Каким экспериментом можно проиллюстрировать гетеротрофную сукцессию?

12.6. Вторичные автогенные (восстановительные) сукцессии

Восстановительные сукцессии по своему характеру мало отличаются от первичных, но, как отмечалось, протекают в экосистемах, которые частично или полностью нарушены внешним воздействием (как правило, деятельностью человека). Они обычно протекают быстрее, чем первичные, на их скорость влияет степень сохранности экосистемы и наличие источников диаспор для ее восстановления.

Классический пример такой сукцессии – восстановление степи или леса на месте заброшенной пашни. Примерно 150 лет назад основными системами земледелия в России были залежно-переложная и подсечно-огневая (соответственно в степной и лесной зонах). Участок земли использовался как пашня 5-10 лет, после чего забрасывался, т. к. почва истощалась и обильно развивались сорняки, представлявшие первую стадию восстановительной сукцессии уже под пологом культурного растения. Контролировать сорняки при отсутствии тракторов и пестицидов человек не умел.

Постепенно на заброшенном поле, через стадии полевых (сегетальных) сорняков, которые доминировали в первый год, и рудеральных видов, разраставшихся в последующие 3-5 лет, формировался степной травостой или вырастал лес. В ходе этой сукцессии

восстанавливалось плодородие почвы, а сорные растения вытеснялись более мощными рудеральными, луговыми и лесными видами. Соответственно обогащалась и фауна.

Восстановление растительности на залежах происходило достаточно долго – не менее 25 лет. Человек научился ускорять этот процесс. Дж. Кертис (J. Curtis) в двадцатых годах прошлого столетия значительно быстрее восстанавливал прерии за счет «искусственного семенного дождя» – смеси семян, собранных на сохранившихся участках прерии. Восстановление лугов высевом смеси семян, собранных в естественных луговых сообществах, практикуется сегодня в Англии.

Ставропольский ботаник Д. Дзыбов разработал экономичный способ ускорения восстановительной сукцессии путем рассева сена с целинного степного участка на вспаханную почву. Семена высыпаясь в почву, и сукцессия восстановления степи резко ускоряется: к пятому году в такой «агростепи» есть уже до 80% видов растений целинной степи. Для ускорения восстановительных сукцессий экосистем тундры на Аляске, нарушенных при добыче нефти, применяли азотные удобрения.

Восстановительные сукцессии активно протекают не только на залежах, но и в посевах многолетних трав. Это позволяет использовать старовозрастные посевы многолетних трав для повышения биологического разнообразия сельскохозяйственных экосистем.

Само собой разумеется, что в ходе восстановительных сукцессий меняется вся гетеротрофная биота экосистемы. В литературе приводятся данные об изменениях фауны птиц, грызунов, насекомых.

Сукцессия состава населения птиц изучалась в прериях США (Одум, 1986). Количество видов гнездящихся птиц менялось от 15 до 239, причем на разных стадиях сукцессии состав птичьего населения существенно менялся:

- на первой стадии (первые три года), когда доминировали травянистые растения, число видов птиц менялось от 15 до 40 видов, причем доминировали саванный воробей и луговой трупиал;

- на второй стадии – кустарников, которая продолжалась 22 года, орнитофауна возросла до 136 видов, причем наиболее массовыми были: американская славка, овсянка, желтогрудая славка;

- на третьей стадии – соснового леса, которая представляла 35-100 годы сукцессии, орнитофауна была самой богатой и достигала 239 видов. Самыми массовыми были древесница, тонагра, тиранн, верион желтолобый;

- на заключительной стадии – дубово-гикориевого леса, которая формируется через 150-200 лет после забрасывания пашни, разнообразие птичьего населения снизилось до 228 видов. К видам соснового леса добавляются американская кукушка, еще два вида древесницы и тиранн зеленый.

Аналогичные данные о динамике фауны при восстановлении леса получила М.Н. Керзина (1956). Так восстановление ельника (Костромская область) сопровождалось изменением фауны грызунов и насекомых. На стадии открытой лесосеки (1-2 года после вырубki) фауна грызунов была представлена видами из рода *Microtus*, на смену которым при восстановлении леса приходили типичные лесные виды грызунов из рода *Clethrionomys*, причем на средней стадии сукцессии эти виды сочетались. Сходный характер имела и динамика насекомых (табл. 12). В целом энтомофауна обеднялась за счет резкого уменьшения числа цикад, уменьшалось количество особей других групп, исключая пауков, количество которых увеличивалось.

Таблица 12 *Динамика численности основных групп насекомых при восстановлении еловых, елово-пихтовых и сосновых лесов (на 100 взмахов сачком; по М.Н. Керзиной, 1956)*

Группы насекомых и пауки	Стадии сукцессии		
	Открытые вырубки	Зарастающие вырубки	Спелый лес
Цикады	126	23	-
Клопы	34	15	8
Жуки	11	11	7
Двукрылые	132	159	107
Пауки	9	16	15
Всего	312	224	137

Распространенным вариантом вторичной восстановительной сукцессии является постпастбищная демутация. При снижении пастбищной нагрузки начинается процесс восстановления пострадавших от выпаса высоких трав: овсяницы луговой, ежи сборной и костреца безостого – на лугах и ковылей – в степях. Пациенты-пастбищники (подорожники, одуванчик, лапчатка гусиная, клевер ползучий на лугу; полынь австрийская и типчак в степи) при отсутствии сильного выпаса теряют свои конкурентные преимущества и резко снижают обилие.

К вторичным восстановительным сукцессиям относится изменение водной экосистемы в результате деэвтрофикации после того, как поступление биогенов в экосистему со стоками прекратилось. Такие сукцессии были изучены на озере Вашингтон крупным американским экологом Т. Эдмондсоном (1998). В ходе описанной сукцессии обильно размножившиеся цианобактерии постепенно вытесняются зелеными и диатомовыми водорослями и параллельно возрастает биоразнообразие зоопланктона и нектона (рыб). Избыточные биогены, поглощенные планктонными организмами, после их смерти оседают на дно водоема и захораниваются в сапропеле.

После снижения содержания питательных элементов водная экосистема восстанавливается. Птицы заносят семена водных растений и икру рыб.

Контрольные вопросы

1. Какие сукцессии относятся к вторичным автогенным (восстановительным)?
2. Охарактеризуйте восстановительную сукцессию растительного сообщества на конкретном примере.
3. Приведите примеры изменения гетеротрофной биоты экосистемы в ходе восстановительной сукцессии.
4. Как протекают сукцессии деэвтрофикации водных экосистем?

12.7. Аллогенные сукцессии

Аллогенные сукцессии вызываются факторами, внешними по отношению к экосистемам. Такие сукцессии чаще всего протекают в результате влияния человека, хотя возможны и природные аллогенные изменения. Их пример – изменение состава экосистемы поймы в результате меандрирования реки и углубления ею базиса эрозии русла. В итоге уровень поймы повышается, а длительность заливания и количество наилка уменьшаются. В результате этого в экосистемах пойм умеренной полосы последовательно сменяют друг друга сообщества ивняков, тополельников, вязовых и липово-дубовых лесов и полностью меняется состав травянистых видов. Меняется и состав гетеротрофной биоты, так как

растительные сообщества предоставляют им соответствующую кормовую базу. Кроме того, состав растительного сообщества отражает длительность затопления в период паводка, что во многом предопределяет возможность выживания разных видов насекомых, птиц, почвенной фауны и т.д.

Наиболее распространенным примером аллогенной сукцессии является изменение экосистем злаковников (лугов и степей) под влиянием выпаса. При высоких пастбищных нагрузках снижается видовое богатство, биологическая продукция, биомасса и происходят изменения состава растительного сообщества и сопровождающей его фауны: на смену высоким и хорошо поедаемым растениям приходят низкорослые и плохо поедаемые (последние могут быть и высокорослыми, как, например, виды чертополоха – род *Carduus*). В степных экосистемах различаются стадии пастбищной дигрессии: ковыльная, типчаковая (с *Festuca valesiaca* или *F. pseudovina*), полыньковая с господством *Artemisia austriaca*. На заключительных стадиях такой сукцессии происходит рудерализация и массово развиваются однолетники, которые используют для быстрого роста перерывы между циклами стравливания и условия ослабленной конкуренции с многолетниками, которые угнетены выпасом.

Сегодня чрезвычайно распространенным и нежелательным процессом изменения водных экосистем является их эвтрофикация – изменение в результате поступления большого количества элементов минерального питания, в первую очередь фосфора. Основной причиной эвтрофикации является смыв удобрений с полей, а также стоки животноводческих ферм.

В ходе сукцессии первыми гибнут диатомовые водоросли, вслед за ними – зеленые водоросли, которые вытесняются цианобактериями. Некоторые штаммы цианобактерий выделяют в воду токсичные вещества, которые вызывают гибель многих организмов. При опускании на дно они разлагаются редуцентами, что требует большого количества кислорода. В итоге в таком обедненном кислородом водоеме гибнет большинство видов рыб и макрофитов (в первую очередь таких требовательных к чистой воде, как сальвиния, водокрас лягушечий, горец земноводный). В то же время, роголистник, рогоз широколистный и ряски могут выдерживать достаточно высокий уровень загрязнения и сохраняться в такой эвтрофицированной экосистеме. Вокруг эвтрофицированного водоема ощущается дурной запах, в мелководье скапливается бурая пена, содержащая погибший планктон.

Если количество стоков ограничено или они уже прекращены, водная экосистема сама может справиться с загрязнением – произойдет процесс деэвтрофикации, описанный в предыдущем разделе. Успешно противостоять эвтрофикации могут макрофиты, активно усваивающие элементы питания.

Однако самоочистительная способность водных экосистем ограничена, и потому если стоки поступают длительное время и в большом количестве – они гибнут.

От эвтрофикации следует отличать отравление водных экосистем промышленными и бытовыми стоками, которые содержат токсичные вещества, например тяжелые металлы. Если поступление токсикантов ограничено, то экосистема может справиться и с ними: ядовитые вещества попадут в организмы ее обитателей, а после их смерти будут захоронены на дне. На дне водоемов Куйбышевского, Волгоградского и других водохранилищ накопился многометровый слой токсичных осадков, образующихся в процессе самоочищения.

Однако, если поступит значительное количество токсичных веществ и тем более если они будут поступать регулярно, водная экосистема восстановиться не сможет.

Другим примером аллогенной сукцессии является изменение состава экосистем под влиянием радиации. Они были изучены Р. Уиттекером и Г. Вудвелом (Whittaker, Woodwell, 1972) на радиационном полигоне о. Лонг (США). При повышении дозы радиации (использовался источник гамма-излучения) происходила сукцессия, которая была как бы зеркальным отражением сукцессии зарастания скал, описанной Ф. Клементсом: вначале гибли деревья, потом кустарники, травы, мхи, и при самых высоких дозах радиации

сохранялись только почвенные водоросли. В районе Чернобыля после аварии сукцессия прошла первую стадию: в лесах, расположенных вблизи АЭС, усах древостой (однако спустя несколько лет он начал интенсивно восстанавливаться).

Как правило, аллогенные сукцессии сопровождаются снижением продуктивности и биоразнообразия, хотя на первых стадиях сукцессии эти параметры могут возрасти. Травяные сообщества при умеренном выпасе, леса при некотором влиянии отдыхающих или водные экосистемы при легкой эвтрофикации имеют более богатый видовой состав, чем те же сообщества, не испытывающие внешних влияний.

В некоторых случаях при аллогенной сукцессии возрастает продукция, но снижается видовое богатство. Это наблюдается при изменении лугов под влиянием минеральных удобрений: число видов в сообществах уменьшается в 2-2,5 раза. Причина тому – обострение конкуренции при повышении уровня обеспечения ресурсами. Так большой ущерб видовому составу европейских горных лугов на бедных почвах принесли мероприятия по их улучшению путем внесения минеральных удобрений. Подобным образом снижение видового богатства может сопровождаться возрастанием биологической продукции и при эвтрофикации водоемов.

Контрольные вопросы

1. Расскажите об изменениях экосистем под влиянием интенсивного выпаса.
2. Какие изменения происходят в водных экосистемах при эвтрофикации?
3. Как влияют на экосистемы высокие дозы радиации?

12.8. природная эволюция экосистем

Отличие эволюции экосистем от сукцессий заключается в том, что в ходе эволюции появляются новые комбинации видов и вырабатываются новые механизмы их сосуществования. Итогом природной эволюции является разнообразие экосистем, которое было рассмотрено в главе 11. В отличие от организмов экосистемы и их биоты как целостности не эволюционируют. Эволюция экосистем протекает как сеткообразный процесс, который складывается из более или менее независимой эволюции видов, входящих в их состав (Уиттекер, 1980).

Для организмов одного трофического уровня главным механизмом эволюции является диверсификация, т.е. усиление несходства видов – эволюция не «к», а «от», что позволяет видам занимать разные экологические ниши и устойчиво сосуществовать в сообществе. Принцип разделения экологических ниш смягчает конкуренцию и может дополняться уже рассмотренными механизмами взаимного (как в семейных группах животных) или одностороннего благоприятствования (как у растений-нянь и их подопечных).

Однако диверсификация – это не единственный механизм эволюции организмов одного трофического уровня. В ходе эволюции возможна и унификация экологических характеристик видов. В этом случае, обладая равными конкурентными способностями, виды могут сосуществовать в одном сообществе благодаря влиянию хищников и паразитов, которые ослабляют конкурирующие особи. Кроме того, такие виды могут занимать одну и ту же нишу в разных местах сообщества или поочередно в одном месте. Соотношение диверсификации и унификации, видимо, нетождественно в разных группах организмов.

У взаимодействующих организмов разных трофических уровней в ходе эволюции может формироваться широчайшая гамма коадаптаций: от различных форм мутуализма (облигатного или протокооперации), аменсализма, комменсализма до приспособлений, смягчающих антагонистические отношения (между растениями и фитофагами, хищниками и жертвами, хозяевами и паразитами).

Коадаптации отношений «растение – фитофаг» и «хищник – жертва» часто имеют диффузный (коллективный) характер: приспособляются друг к другу не отдельные виды

(вид А– вид Б), а целые гильдии («команды»). Например в саванне приспосабливаются друг к другу «команды» трав и травоядных, древесных растений и веткоядных. Разумеется, приспособление в этом случае означает не взаимопомощь, а снижение интенсивности антагонистических отношений.

Вследствие диффузной коадаптации в основе «триплетов» из организмов трех трофических уровней («растение – фитофаг – зоофаг», «фитофаг – хищник первого порядка – хищник второго порядка», «хищник первого порядка – хищник второго порядка – паразит») лежат не пищевые цепи, а пищевые сети, в которых виды могут замещать друг друга. В этом проявляется уже упомянутый принцип: количество функциональных ролей много меньше, чем число их потенциальных исполнителей.

В то же время сеткообразность процесса эволюции экосистем не исключает возможности возникновения прочных и однозначных связей, в первую очередь в парах «хозяин – паразит» или при мутуалистических отношениях.

Контрольные вопросы

1. Какую роль в эволюции экосистем играет диверсификация видов?
2. Расскажите о роли унификации видов для их сосуществования.
3. Что такое диффузная коадаптация?

12.9. антропогенная эволюция экосистем

Природная эволюция экосистем протекает в масштабе тысячелетий, в настоящее время она подавлена антропогенной эволюцией, связанной с деятельностью человека. Биологическое время антропогенной эволюции имеет масштаб десятилетий и столетий.

Антропогенная эволюция экосистем разделяется на два больших класса (по типу процессов): целенаправленная и стихийная. В первом случае человек формирует новые типы искусственных экосистем. Результатом этой эволюции являются все агроэкосистемы, садово-парковые ансамбли, морские огороды бурых водорослей, фермы устриц и т.д. Однако к «плановой» эволюции всегда добавляются «неплановые» процессы – происходит внедрение спонтанных видов, например сорных видов растений и насекомых-фитофагов в агроценозы. Человек стремится подавить эти «неплановые» процессы, но это оказывается практически невозможным.

Стихийная антропогенная эволюция экосистем играет большую роль, чем целенаправленная. Она более разнообразна и, как правило, имеет регрессивный характер: ведет к снижению биологического разнообразия, а иногда и продуктивности.

Основу стихийной антропогенной эволюции составляет появление в экосистемах видов, непреднамеренно (реже преднамеренно) занесенных человеком из других районов. Масштаб этого процесса столь велик, что принял характер «великого переселения» и «гомогенизации» биосферы под влиянием человека (Lodge, 1993). Заносные виды называются адвентивными (Kornas, 1978, 1990), а процесс внедрения (инвазии) адвентивных видов в экосистемы – адвентивизацией.

Причиной расселения адвентивных видов является антропогенное нарушение процессов саморегуляции экосистем при отсутствии видов-антагонистов (Элтон, 1960), как у североамериканской опунции в Австралии и амазонского водяного гиацинта в Африке и Азии, или, напротив, при появлении вида-патогена, к которому у местного вида, ставшего его хозяином, нет иммунитета, как в историях с гибелью *Castanea dentata* и нарушением африканских саванн вирусом коровьей чумы (см. 8.5).

«Экологические взрывы» вызывает занос видов, которые оказываются ключевыми. Чаше такие «взрывы» вовсе не происходят, так как адвентивный вид вообще не вытесняет аборигенные виды из сообщества или если вытесняет, то берет на себя выполнение функциональной роли вытесненного вида.

В процессе антропогенной эволюции могут усиливаться и некоторые виды местной флоры и фауны, которые оказались преадаптированными к режиму возрастающих антропогенных нагрузок. В прошлом они были связаны с местами локальных естественных нарушений – горных селей, пороев, вытаптываемых участков экосистем у водоемов, лежбищ крупных фитофагов, таких как зубры или бизоны, и т.д.

Результатом антропогенной эволюции экосистем, кроме того, является:

- уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия (число страниц в Красных книгах во всех странах год от года увеличивается);
- смещение границ природных зон – развитие процесса опустынивания в степной зоне, вытеснение травяной растительностью лесов у южной границы их распространения;
- возникновение новых экосистем, устойчивых к влиянию человека (например экосистем сбитых пастбищ с обедненным видовым богатством);
- формирование новых сообществ на антропогенных субстратах при их естественном зарастании или рекультивации.

Однако основу антропогенной эволюции сегодня, безусловно, составляет процесс расселения заносных видов, называемый адвентивизацией. Вопрос этот столь актуален, что специально рассматривается в следующем разделе.

Контрольные вопросы

1. Чем отличаются целенаправленная и стихийная разновидности антропогенной эволюции экосистем?
2. Приведите примеры «экологических взрывов» при антропогенной эволюции экосистем.
3. К каким результатам приводит антропогенная эволюция экосистем?

12.10. Масштабы процесса адвентивизации биосферы

В числе адвентивных видов имеются представители практически всех групп органического мира, хотя наиболее изучены адвентивные виды растений.

Растения расселялись человеком при любых миграциях (кочевья, военные походы, торговые маршруты и т.д.). Однако особенно активным переселение растений с материка на материк стало после открытия Америки Колумбом. При этом поток растений из Старого света в Новый свет оказался более мощным, чем в обратном направлении. Имеют место феномены «африканизации» американских саванн (White, 1977) и «европеизации» средиземноморских сообществ Калифорнии (Noe, Zedler, 2001). Первый эпизод был связан с усилением потока диаспор из Африки с сеном, на котором в трюмах спали черные рабы, и одновременным разрушением травяного яруса саванн под воздействием крупного рогатого скота. В этих условиях получили распространение африканские злаки *Hyperphenia ruta*, *Panicum maximum*, *Brachiaria mutica*. В Калифорнии большая часть видов из естественных однолетних злаковников вытеснена европейскими *Bromus mollis* и *Lolium multiflorum*.

На сегодняшний день картина адвентивизации флор разных материков выглядит следующим образом (Lonsdale, 1999): Северная Америка – 19%, Австралия – 17%, Южная Америка – 13%, Европа – 9%, Африка – 7%, Азия – 7%. Максимальная доля З.в. выявлена в сельскохозяйственных и городских экосистемах – 31%, далее следуют леса умеренной полосы, во флоре которых доля З.в. достигает 22%. В биоме средиземноморских склерофитных кустарников также много З.в. – 17%. Этот показатель резко снижается у альпийской растительности (11%), в саваннах (8%) и пустынях (6%). Адвентивные виды есть в составе флоры любого резервата, кроме Антарктиды (где вообще нет растений).

К числу адвентивных относится большинство видов сорных растений, которые перевозились из района в район с культурными растениями, а также многие рудеральные растения, распространявшиеся при нарушении человеком естественных экосистем. На

юго-востоке европейской части России быстро расселяются агрессивные рудеральные виды из родов амброзия и циклахена, которые образуют чистые заросли.

Особенно легко расселяются водные адвентивные виды. В последние годы во многих водоемах тропического и субтропического поясов массово расселились водный гиацинт и сальвиния назойливая. Они наносят значительный экономический ущерб, в особенности в странах Африки, Юго-Восточной Азии и в Австралии. В оросительных каналах Европы большой вред наносит элодея канадская, а в водоемах Канады – разросшаяся там европейская уруть колосистая. В оросительных системах США много хлопот доставляет африканское растение аллигаторова трава. В Австралии рисовые поля зарастают занесенным из Азии куриным просом.

Экосистеме Средиземного моря наносит ущерб тропическая водоросль каулерпа, выделяющая в воду сильнодействующие токсины (по-видимому, каулерпа занесена с балластными водами, хотя возможно, что виновниками ее расселения были аквариумисты).

Картина распространения адвентивных видов животных менее полная. Среди них есть немало опасных видов, способных из-за отсутствия естественных врагов, контролирующих их численность, нанести значительный ущерб экосистемам. Общеизвестны последствия натурализации кролика в Австралии.

В последние годы экосистемы Черного, Азовского и Каспийского морей страдают от видов гребневика – беспозвоночного животного, занесенного с балластными водами судов. Гребневик поедает икру и молодь рыбы.

Экосистемы североамериканских Великих озер изменяются под влиянием европейского окуня, отличающегося прожорливостью и уничтожающего молодь местных видов рыб. Большой ущерб этим экосистемам (а также судам и промышленным предприятиям) наносят экзотические виды моллюсков (в частности дрейссена, которая занесена из Европы). Бурно размножаясь, они забивают водопроводные трубы и облепляют днища судов.

В озере Иссыккуль недавно появился занесенный с Дальнего Востока малоценный агрессивный вид рыбы элеотрис, а по рекам и озерам Подмосковья уже давно расселился дальневосточный ротан, поедающий молодь рыбы. В последние годы он расселяется в верхней Волге (уже зарегистрирован у г. Саратова).

В целом процесс адвентивизации экосистем особенно активизировался после 1950 г. благодаря быстрому развитию транспортных средств, а после 1970 г. вследствие развития процессов глобализации рынка и экономики. После 2030 г. прогнозируется усиление адвентивизации вследствие потепления климата (di Castri, 1990). Однако потепление климата может неодинаково сказаться на разных биомах. Экосистемы тундр, к примеру, обладают высокой буферностью, и потому при потеплении климата их инвазивный потенциал может сохраниться прежним за счет того, что изменится соотношение между видами в сообществах: роль сосудистых растений увеличится, а споровых – уменьшится.

Анализ последствий антропогенной эволюции показывает, что человек должен быть осмотрительным при плановой интродукции вида из одного района в другой и более осторожным в случаях, когда может произойти непреднамеренный занос видов, и принимать меры к уже распространившимся заносным видам, если они пагубно влияют на естественные экосистемы.

Контрольные вопросы

1. Какое историческое событие рассматривается как начало интенсивной адвентивизации флоры и фауны?
2. Расскажите об африканизации американских саванн и европеизации злаковников Калифорнии.
3. Дайте общую картину современного уровня адвентивизации флоры в глобальном масштабе.

4. Приведите примеры пагубного влияния на экосистемы адвентивных видов животных.

5. Какие факторы будут способствовать процессу антропогенной гомогенизации биосферы в будущем?

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Значение циклической динамики экосистем для поддержания их устойчивости.
2. Развитие взглядов Ф. Клементса на природу экологической сукцессии.
3. Возможности использования потенциала восстановительных сукцессий для сохранения экосистем.
4. Аллогенные сукцессии как фактор разрушения биосферы.
5. Природная и антропогенная ветви эволюции экосистем: сравнение и оценка вклада в изменение биосферы.

Глава 13. Биосфера

При рассмотрении экосистем мы говорили о потоках энергии и вещества. Для характеристики процесса трансформации энергии мы приводили «закон Линдемана» (правило 10%) и обсуждали отклонения от этого закона, а закономерности циклической циркуляции веществ пока не обсуждали. Это было сделано сознательно: при пространственной неопределенности (безранговости) экосистем говорить о круговоротах веществ в пределах одной экосистемы невозможно. По этой причине мы рассматриваем круговороты веществ только в самой большой экосистеме – биосфере.

Истоки представлений о биосфере уходят в работы А. Лавуазье, Ж.Б. Ламарка и А. Гумбольдта (см. 1.1), однако термин «биосфера» предложил австрийский ученый Э. Зюсс в 1875 г. Этим термином он обозначил одну из оболочек Земли – пространство, в котором есть жизнь. Целостное учение о биосфере создал русский ученый В.И. Вернадский (1926), обосновавший геологическую преобразующую роль живых организмов. Они являются основной геологической силой, которая создала биосферу и поддерживает ее состояние в настоящее время. К понятию «биосфера» близко понятие “гея” (от греч. Гейя – богиня Земли), которое в 70-х гг. нашего столетия предложил английский ученый Дж. Ловелок.

13.1. Биосфера как оболочка Земли

Кроме биосферы Зюсс выделил еще три оболочки – *атмосферу*, *гидросферу* и *литосферу*.

Атмосфера – самая наружная газообразная оболочка Земли, она простирается до высоты 100 км. Основные составляющие атмосферы – азот (78%), кислород (20,95%), аргон (0,93%), диоксид углерода (0,03%). Атмосфера является отчасти продуктом жизнедеятельности организмов, так как кислород атмосферы – это результат деятельности фотосинтезирующих организмов – цианобактерий и растений. На высоте 20-45 км расположен озоновый слой, содержание озона в нем примерно в 10 раз выше, чем в атмосфере у поверхности Земли. Этот слой защищает поверхность планеты от избытка ультрафиолетовых лучей, неблагоприятно влияющих на живые организмы.

Между атмосферой и земной поверхностью происходит постоянный обмен теплом, влагой и химическими элементами.

На состояние атмосферы влияет хозяйственная деятельность человека, благодаря которой в ней появились метан, оксиды азота и другие газы, вызывающие атмосферные процессы – парниковый эффект, разрушение озонового слоя, кислые дожди, смог.

Гидросфера оказывается не сплошной оболочкой: моря и океаны покрывают Землю

только на 2/3, остальное занято сушей. На суше гидросфера представлена фрагментарно – озерами, реками, грунтовыми водами (табл. 13).

Таблица 13 *Распределение водных масс в гидросфере Земли (по Львовичу, 1986)*

Часть гидросферы	Объем воды, тыс. куб. км	% от общего объема вод
Мировой океан	1 370 000	94
Подземные воды	60 000	4
Ледники	24 000	1,7
Озера	280	0,02
Вода в почве	80	0,01
Пары атмосферы	14	0,001
Реки	1,2	0,0001
Вся гидросфера	1 454 000	100

Гидросфера на 94% представлена солеными водами океанов и морей, а вклад рек в водный бюджет планеты в 10 раз меньше, чем количество водных паров в атмосфере. Три четверти пресной воды недоступны организмам, так как законсервированы в ледниках гор и полярных шапках Арктики и Антарктиды.

Гидросфера испытывает все возрастающее влияние хозяйственной деятельности человека, которая ведет к нарушению рассматриваемого ниже биосферного круговорота воды (ускорение процесса таяния ледников, уменьшение количества жидкой пресной воды и увеличение парообразной воды в результате испарений мелиорированных агроэкосистем).

Литосфера – это верхняя твердая оболочка Земли, мощность которой составляет 50-200 км. Верхний слой литосферы называется земной корой. Вещества, слагающие литосферу, частично образованы за счет деятельности организмов, и это не только торф, каменный уголь, горючие сланцы, но и куда более распространенный карбонат кальция, образовавшийся из моллюсков и других морских животных. Совершенно особую среду представляет собой почва (см. 2.6), находящаяся на границе литосферы и атмосферы.

В настоящее время на литосферу оказывает сильнейшее техногенное влияние человек, особенно за счет развития процессов эрозии, увеличения твердого стока, сжигания ископаемого топлива и создания инженерных сооружений. Искусственные (техногенные) грунты уже покрывают более 55% площади суши Земли, а в ряде урбанизированных районов (Европа, Япония, Гонконг и др.) они покрывают 95-100% территории и их мощность достигает нескольких десятков метров. Суммарная площадь, покрытая всеми видами инженерных сооружений (здания, дороги, водохранилища, каналы и т.п.) в 2000 г. достигла 1/6 площади суши.

Биосфера охватывает всю гидросферу, часть атмосферы и часть литосферы. Ее верхняя граница расположена на высоте 6 км над уровнем моря, нижняя – на глубине 15 км в толще земной коры (на такой глубине обитают бактерии в нефтяных водах) и 11 км в океане. По сравнению с диаметром Земли (13000 км) биосфера – это тонкая пленка на ее поверхности. Однако основная жизнь в биосфере сконцентрирована в значительно более узких пределах, охватывающих всего несколько десятков метров на континентах, в атмосфере и в океане (табл. 14).

Таблица 14 *Структура биомассы биосферы (сухое вещество)*

Среда	Группа организмов	Масса, 10^{12} т	Доля, %
Континенты	Автотрофные	2,40	99,2
	Гетеротрофные	0,02	0,8
	Итого	2,42	100
Океаны	Автотрофные	0,0002	6,3
	Гетеротрофные	0,0030	93,7
	Итого	0,0032	100
Биосфера	Автотрофные	2,4002	99,0
	Гетеротрофные	0.0232	1,0
	Итого	2.4232	100

В биосфере происходит круговорот всех веществ, т.е. их многократное участие в процессах синтеза и разрушения органического вещества. В круговоротах в той или иной степени участвуют практически все химические элементы, однако наиболее важными для биосферы являются круговороты воды, кислорода, углерода, азота, фосфора.

Контрольные вопросы

1. С именами каких ученых связано рождение и развитие представления о биосфере?
2. Назовите оболочки Земли, которые выделил Э. Зюсс.
3. Расскажите о составе атмосферы.
4. Какова структура гидросферы?
5. Охарактеризуйте масштаб техногенных нарушений литосферы человеком.
6. Назовите верхнюю и нижнюю границы биосферы.

13.2. Основные круговороты веществ в биосфере

Важнейшей характеристикой биосферы являются протекающие в ней круговороты веществ, которые обусловлены биогенными и абиогенными причинами. В настоящее время они нарушаются хозяйственной деятельностью человека, что ведет к нарушению биосферы и может иметь тяжелые последствия для будущих поколений землян. Рассмотрим круговороты наиболее важных биогенов – углерода, кислорода, азота, воды.

13.2.1. Круговорот углерода

Это один из самых важных биосферных круговоротов, поскольку углерод составляет основу органических веществ. В круговороте особенно велика роль диоксида углерода (рис. 23).

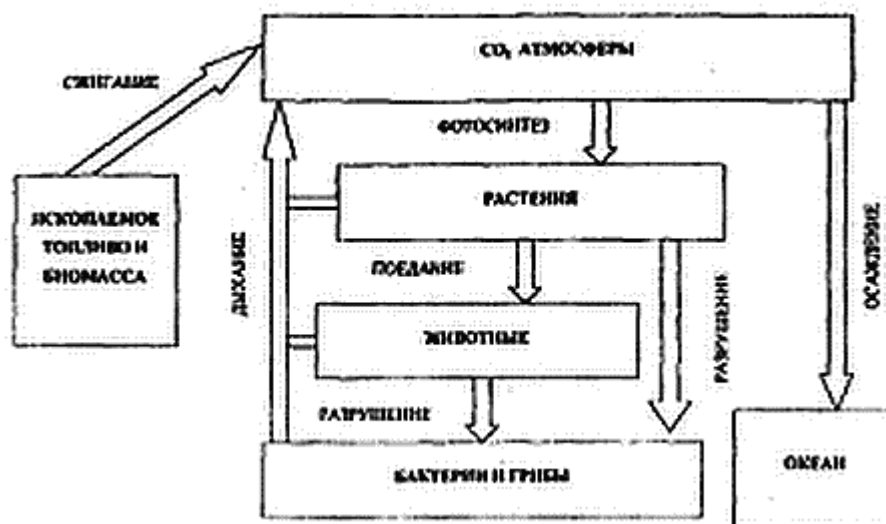


Рис. 23. Круговорот углерода в биосфере.

Запасы «живого» углерода в составе организмов суши и океана составляют, по разным данным, 550-750 Гт (1 Гт равна 1 млрд т), причем 99,5% этого количества сосредоточено на суше, остальное – в океане. Кроме того, в океане содержится до 700 Гт в составе растворенного органического вещества.

Запасы неорганического углерода значительно больше. Над каждым квадратным метром суши и океана находится 1 кг углерода атмосферы, и под каждым квадратным метром океана при глубине 4 км – 100 кг углерода в форме карбонатов и бикарбонатов. Еще больше запасы углерода в осадочных породах – в известняках содержатся карбонаты, в сланцах – керогены и т.д.

Примерно 1/3 «живого» углерода (около 200 Гт) циркулирует, т.е. ежегодно усваивается организмами в процессе фотосинтеза и возвращается обратно в атмосферу, причем вклад океана и суши в этот процесс примерно сходный. Несмотря на то, что биомасса океана много меньше биомассы суши, его биологическая продукция создается множеством поколений короткоживущих водорослей (соотношение биомассы и биологической продукции в океане примерно такое же, как в пресноводной экосистеме, см. 11.1).

До 50% (по некоторым данным – до 90%) углерода в форме диоксида возвращают в атмосферу микроорганизмы-редуценты почвы. В этот процесс равный вклад вносят бактерии и грибы. Возврат диоксида углерода при дыхании всех прочих организмов, таким образом, меньше, чем при деятельности редуцентов.

Некоторые бактерии, кроме диоксида углерода, образуют метан. Выделение метана из почвы возрастает при переувлажнении, когда создаются анаэробные условия, благоприятные для деятельности метанообразующих бактерий. По этой причине резко увеличивается выделение метана лесной почвой, если древостой вырублен и вследствие уменьшения транспирации происходит ее заболачивание. Много метана выделяют рисовые поля и домашний скот.

В настоящее время отмечается нарушение круговорота углерода в связи со сжиганием значительного количества ископаемых углеродистых энергоносителей, а также при дегазации пахотных почв и осушении болот. В целом содержание диоксида углерода в атмосфере ежегодно возрастает на 0,6%. Еще быстрее возрастает содержание метана – на 1-2%. Эти газы являются главными виновниками усиления парникового эффекта, который на 50% зависит от диоксида углерода и на 33% – от метана.

Последствия усиления парникового эффекта для биосферы неясны, наиболее вероятный прогноз – потепление климата. Однако поскольку «машинами» климата являются морские течения, то вследствие их изменения при таянии ледников в ряде районов возможно

существенное похолодание (в том числе в Европе в результате изменения течения Гольфстрим). Под влиянием изменения концентрации диоксида углерода значительно учащаются крупные стихийные бедствия (наводнения, засухи и т.д.)

Приведенные данные характеризуют биогенный круговорот углерода. В круговороте участвуют и геохимические процессы, при которых происходит обмен атмосферного углерода и углерода, содержащегося в горных породах. Однако данных о скорости этих процессов нет. Полагают лишь, что их интенсивность менялась в истории планеты и парниковый эффект, который наблюдается сегодня, многократно проявлялся в прошлом при усилении геохимических процессов с выделением диоксида углерода и при ослаблении процессов, которые “оттягивали” его из атмосферы.

Для того, чтобы вернуть круговороту углерода равновесие, необходимо увеличить площадь лесов и сократить выброс газов при сжигании углеродистых энергоносителей.

Контрольные вопросы

1. Каково соотношение количества «живого» углерода на суше и в океане?
2. Каково соотношение количества «мертвого» углерода в атмосфере и в океане?
3. Какая доля «живого» углерода ежегодно вовлекается в круговорот?
4. Какая доля углерода возвращается в атмосферу редуцентами наземных экосистем?
5. Перечислите факторы, нарушающие круговорот углерода.
6. Какие последствия может иметь усиление парникового эффекта?

13.2.2. Круговорот воды

Вода испаряется не только с поверхности водоемов и почв, но и живых организмов, ткани которых на 70 % состоят из воды (рис. 24). Большое количество воды (около 1/3 всей воды осадков) испаряется растениями, особенно деревьями: на созидание 1 кг органического вещества в разных районах они расходуют от 200 до 700 л воды.

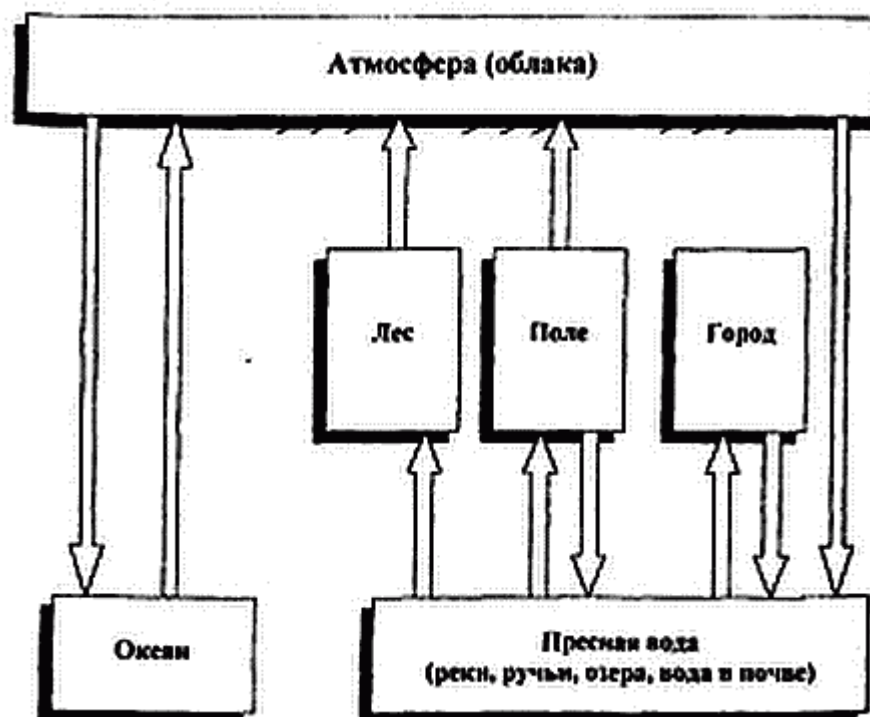


Рис. 24. Круговорот воды в биосфере.

Различные фракции воды гидросферы участвуют в круговороте по-разному и с разной

скоростью. Так полное обновление воды в составе ледников происходит за 8 тыс. лет, подземных вод – за 5 тыс. лет, океана – за 3 тыс. лет, почвы – за 1 год. Пары атмосферы и речные воды полностью обновляются за 10-12 суток.

До развития цивилизации круговорот воды был равновесным, однако в последние десятилетия вмешательство человека нарушает этот цикл. В частности уменьшается испарение воды лесами ввиду сокращения их площади и, напротив, увеличивается испарение с поверхности почвы при орошении сельскохозяйственных культур. Испарение воды с поверхности океана уменьшается вследствие появления на ее значительной части пленки нефти. Влияет на круговорот воды потепление климата, вызываемое парниковым эффектом. При усилении этих тенденций могут произойти существенные изменения круговорота, опасные для биосферы.

Важную роль в годовом водном балансе биосферы играет океан (табл. 15). Испарение с его поверхности примерно в два раза больше, чем с поверхности суши.

Таблица 15 *Годовой водный баланс Земли (по Львовичу, 1986)*

Элементы водного баланса	Объем, км ³	Слой, мм
Периферическая часть суши (116800 км ²)		
Осадки	106000	910
Речной сток	44230	380
Испарение	61770	530
Замкнутая бессточная часть суши (32100 км ²)		
Осадки	7500	238
Испарение	7500	238
Мировой океан (361100 км ²)		
Осадки	411600	1140
Приток пресных вод	44230	120
Испарение	455830	1260
Земной шар (510000 км ²)		
Осадки	525100	1030
Испарение	525100	1030

Контрольные вопросы

1. Какой вклад в испарение воды вносит океан?
2. Какой вклад в испарение воды вносят растения?
3. С какой скоростью осуществляется круговорот разных фракций воды?
4. Расскажите о причинах нарушения круговорота воды.

13.2.3. Круговорот азота

Циркуляция азота в биосфере протекает по следующей схеме (рис. 25):

– перевод инертного азота атмосферы в доступные для растений формы (биологическая азотфиксация, образование аммиака при грозовых разрядах, производство азотных

удобрений на заводах),

- усвоение азота растениями,
- переход части азота из растений в ткани животных,
- накопление азота в детрите,
- разложение детрита микроорганизмами-редуцентами вплоть до восстановления молекулярного азота, который возвращается в атмосферу

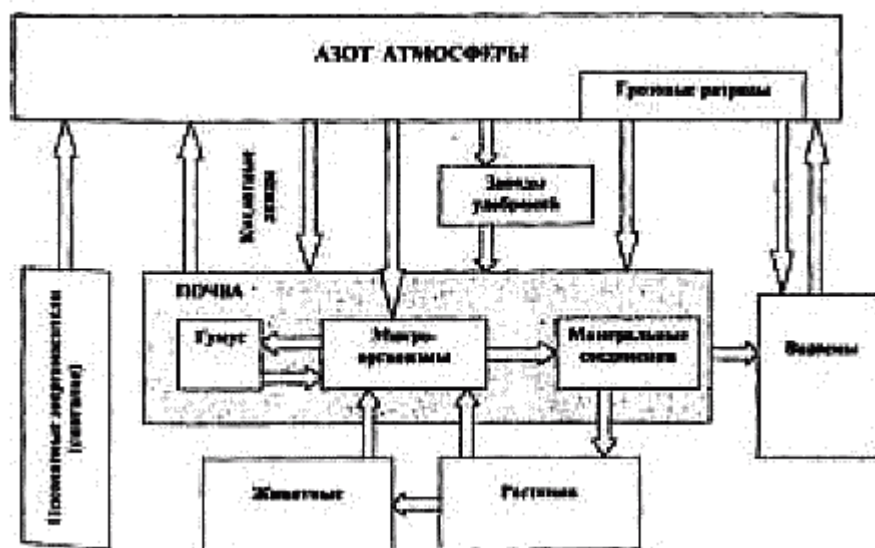


Рис. 25. Круговорот азота в биосфере.

В морских экосистемах азотфиксаторами являются цианобактерии, связывающие азот в аммиак, который усваивается фитопланктоном.

В настоящее время вследствие уменьшения доли естественных экосистем, биологическая азотфиксация стала меньше промышленной фиксации азота (соответственно 90-130 и 140 миллионов тонн в год), причем к 2020 г. ожидается увеличение промышленной азотфиксации на 60%. До половины азота, вносимого на поля, вымывается в грунтовые воды, озера, реки и вызывает эвтрофикацию водоемов.

Значительное количество азота в форме оксидов азота поступает в атмосферу, а затем в почву и водоемы в результате ее загрязнения промышленностью и транспортом (кислотные дожди). Этот азот был изъят из атмосферы экосистемами геологического прошлого и длительное время находился «на депоненте» в угле, газе, нефти, при сжигании которых он возвращается в круговорот. Например в США с атмосферными осадками выпадает 20-50 кг/га в год азота, а в отдельных районах эмиссия достигает 115 кг/га.

Экологически безопасной считается величина эмиссии азота 10-30 кг/га в год. При более высоких нагрузках происходят значительные изменения в экосистемах: почвы подкисляются, происходит выщелачивание питательных элементов в глубокие горизонты, возможно усыхание древостоев и массовое развитие заносных видов-нитрофилов. Кроме того, высокое содержание азота в растениях, выросших на загрязненных азотом почвах, повышает их поедаемость, что может привести к выпадению из растительных сообществ даже доминантных видов. Так в некоторых пустошах Западной Европы после того, как в вереске повысилось содержание азота, массово размножился вересковый жук (его количество достигало 2000 экземпляров на 1 м²). Жук практически полностью выел этот кустарник из сообществ. Те же изменения в составе загрязняемых промышленным азотом сообществ отмечены и в Калифорнии.

Однако не всегда кислотные дожди оказывают пагубное влияние на экосистемы. Экосистемы степной зоны, где почвы имеют слабощелочную реакцию, от выпадения кислотных дождей не только не страдают, но даже увеличивают свою продуктивность за счет дополнительного азота.

Восстановление естественного круговорота азота возможно за счет уменьшения производства азотных удобрений, резкого сокращения промышленных выбросов оксидов азота в атмосферу и расширения площади посевов бобовых, которые симбиотически связаны с бактериями-азотфиксаторами.

Контрольные вопросы

1. Перечислите основные этапы круговорота азота.
2. Через какие каналы атмосферный азот попадает в экосистемы?
3. Какой вклад в круговорот вносит техногенный азот?
4. Расскажите о вкладе в круговорот азота сжигания азотсодержащих энергоносителей.
5. Что нужно сделать для нормализации круговорота азота?

13.2.4. Круговорот кислорода

Кислород атмосферы имеет биогенное происхождение и его циркуляция в биосфере осуществляется путем пополнения запасов в атмосфере в результате фотосинтеза растений и поглощения при дыхании организмов и сжигании топлива в хозяйстве человека (рис. 26). Кроме того, некоторое количество кислорода образуется в верхних слоях атмосферы при диссоциации воды и разрушении озона под действием ультрафиолетового излучения, и часть кислорода расходуется на окислительные процессы в земной коре, при вулканических извержениях и др.

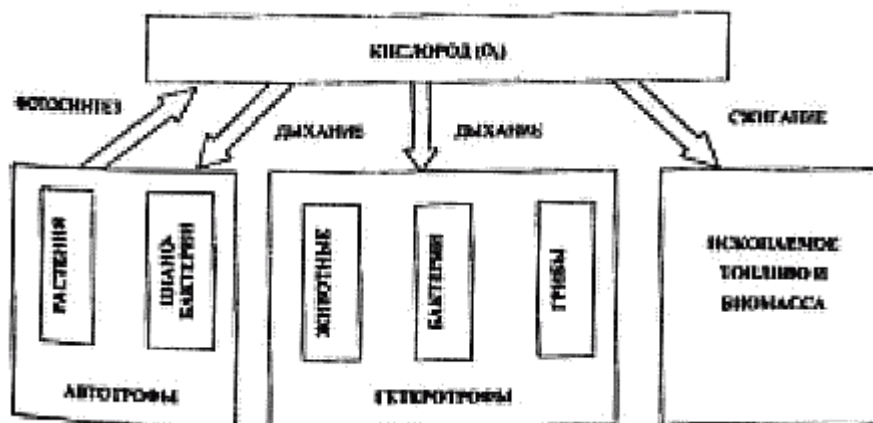


Рис. 26. Круговорот кислорода в биосфере.

Этот круговорот очень сложный, так как кислород вступает в разнообразные реакции и входит в состав очень большого числа органических и неорганических соединений, и замедленный. Для полного обновления всего кислорода атмосферы требуется около 2 тысяч лет (для сравнения: ежегодно обновляется около 1/3 диоксида углерода атмосферы).

В настоящее время поддерживается равновесный круговорот кислорода, хотя в крупных густонаселенных городах с большим количеством транспорта и промышленных предприятий возникают локальные нарушения.

Однако отмечено ухудшение состояния озонового слоя и образование «озоновых дыр» (областей с пониженным содержанием озона) над полюсами Земли, что представляет экологическую опасность. Временные «дыры» возникают также над обширными районами вне полюсов (в том числе и над континентальными районами России). Причиной этих явлений является попадание в озоновый слой хлора и оксидов азота, которые образуются в почве из минеральных удобрений при их разрушении микроорганизмами, а также содержатся в выхлопных газах автомобилей. Эти вещества разрушают озон с более высокой скоростью, чем он может образовываться из кислорода под влиянием ультрафиолетовых

лучей.

Сохранение озонового слоя – одна из глобальных задач мирового сообщества. Для прекращения разрушения озонового слоя и его восстановления необходимо отказаться от использования хлорсодержащих веществ – хлорфторуглеродов (фреонов), используемых в аэрозольных упаковках и холодильных установках. Необходимо также уменьшение количества выхлопных газов двигателей внутреннего сгорания и доз азотных минеральных удобрений в сельском хозяйстве.

Содержание озона может увеличиваться в приземном слое атмосферы, так как озон является фотооксидантом, образующимся из оксида азота и углеводородов под влиянием ультрафиолетовых лучей. В этом случае он оказывается опасным загрязнителем, вызывающим раздражение дыхательных путей человека. Однако отрицательно сказывается на здоровье человека и чрезмерно низкое содержание озона в атмосфере.

Контрольные вопросы

1. Назовите основной источник пополнения запаса кислорода в атмосфере.
2. Укажите, при каких процессах происходит поглощение кислорода из атмосферы.
3. За какое время происходит обновление запаса кислорода в атмосфере?
4. Охарактеризуйте проблему сохранения озонового слоя атмосферы.

13.2.5. Круговорот фосфора

О круговороте фосфора за обозримое время можно говорить лишь условно. Будучи гораздо тяжелее углерода, кислорода и азота, фосфор почти не образует летучих соединений – он стекает с суши в океан, а возвращается в основном при подъеме суши в ходе геологических преобразований. По этой причине круговорот фосфора называют «открытым» (рис. 27).

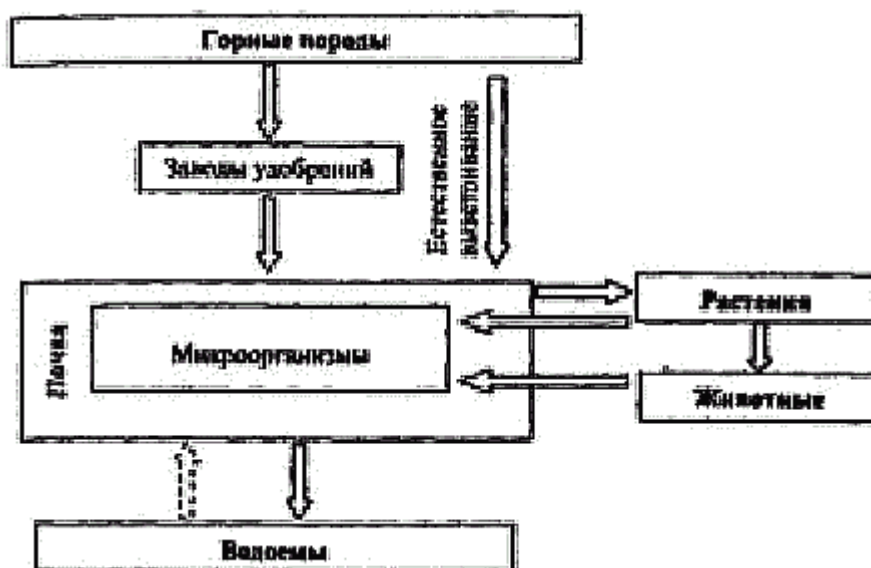


Рис. 27. Круговорот фосфора в биосфере.

Фосфор содержится в горных породах, откуда выщелачивается в почву и усваивается растениями, а затем по пищевым цепям переходит к животным. После разложения мертвых тел растений и животных не весь фосфор вовлекается в круговорот, часть его вымывается из почвы в водоемы (реки, озера, моря). Там фосфор оседает на дно и почти не возвращается на сушу, лишь небольшое количество его возвращается с выловленной человеком рыбой или с экскрементами птиц, питающихся рыбой. Скопления экскрементов морских птиц служили в

недалеком прошлом источником ценнейшего органического удобрения – гуано, но в настоящее время ресурсы гуано практически исчерпаны.

Отток фосфора с суши в океан усиливается вследствие возрастания поверхностного стока воды при уничтожении лесов, распашке почв и внесении фосфорных удобрений. Поскольку запасы фосфора на суше ограничены, а его возврат из океана проблематичен (хотя в настоящее время активно исследуются возможности его добычи со дна океана), в будущем в земледелии возможен острый дефицит фосфора, что вызовет снижение урожаев (в первую очередь зерна). Поэтому необходима экономия ресурсов фосфора.

Контрольные вопросы

1. Почему круговорот фосфора называется открытым?
2. Где сконцентрированы запасы фосфора?
3. Почему фосфор концентрируется на дне океанов?
4. Какие последствия для сельского хозяйства будет иметь исчерпание запасов фосфора.

13.3. Ноосфера

В заключение главы необходимо сказать несколько слов о расхожем (особенно по страницам популярных «зеленых» экологических изданий) термине «ноосфера», который был независимо внедрен в экологический обиход П. Терьяром де Шарденом и В.И. Вернадским. Однако если Терьяр де Шарден понимал под ноосферой в первую очередь глобальное развитие «коллективного разума», то Вернадский считал, что этот «коллективный разум» должен преобразовать биосферу, улучшив условия для жизни человека на планете.

Вернадский исходил из сциентистского взгляда на отношения человека и природы, т.е. считал, что наука может решить практически любые проблемы вплоть до управления основными циклами веществ и перехода человека на «автотрофное питание» с непосредственным использованием солнечной энергии для производства продуктов питания (минуя посредническую роль растений).

Взгляды Вернадского на ноосферу – пример экологического утопизма. Система связей в биосфере («биосферный рынок») столь сложна, что человек не может управлять ей. Серьезные вмешательства в биосферные круговороты ведут к резкому обострению экологической ситуации, что уже наблюдается сегодня (разрушение озонового экрана, потепление климата, глобальное загрязнение среды, появление новых «экологических болезней» и т.д.).

Человек может сохраниться только вместе с биосферой, «встроив» свою хозяйственную деятельность в биосферные циклы. Н.Н. Моисеев писал о возможности «коадаптации человека и биосферы» и формирования на этой основе некоего «квазиустойчивого состояния» последней, при котором изменения круговоротов веществ не будут превышать пороговых значений, начиная с которых могут произойти необратимые изменения. Это новое состояние биосферы возможно при построении мирового сообщества устойчивого развития, однако рассмотрение этой проблемы лежит за рамками общей экологии.

Темы докладов на семинарских занятиях

1. Структура биосферы и ее соотношение с другими оболочками Земли по Э. Зюссу.
2. Опасность антропогенных нарушений круговоротов веществ в биосфере.
3. Критическая оценка представлений В.И. Вернадского о ноосфере.

Заключение

Современная экология разрослась в широкий междисциплинарный комплекс, в составе которого десятки разных наук, исследующих взаимоотношения организмов (в первую очередь человека) и окружающей среды. При этом специалист конкретной науки этого комплекса может лишь в самом общем плане ориентироваться в том, чем занимаются его коллеги из смежной области. К примеру, специалист по морской экологии наверняка немного знает о том, чем занимаются лесные экологи, агроэкологи или специалисты по экологической оптимизации городской среды. «Универсальных» экологов больше нет. Тем не менее есть одна наука, которую должны знать все экологи, это – общая (биологическая) экология.

В любой экологической науке специалист сталкивается с необходимостью оценить влияние экологических факторов (природных или порождаемых деятельностью человека) на живые организмы, которые существуют не сами по себе, а организованы в популяции, сообщества и экосистемы. Поэтому он должен знать о том, как реагируют эти разноуровневые биологические системы на влияние различных факторов. Это особенно необходимо специалистам-экологам, работающим в области сельского, лесного и городского хозяйств. Не приходится говорить о том, насколько важны знания общей экологии для географов, в первую очередь – преподавателей средней школы. Через географию школьник получает не менее половины экологических знаний, и они должны быть согласованы с представлениями биологической экологии.

Именно с учетом того, что пользоваться учебником будут студенты с разной направленностью профессиональной подготовки, авторы старались сделать его, с одной стороны, достаточно полным и охватывающим весь круг проблем современной общей экологии, а с другой – доступным. Они сознательно избегали математизации описываемых закономерностей и излагали материал на уровне логического описания. Минимизировано количество цифр, которые характеризуют экологические процессы, и в первую очередь биосферные циклы. Для облегчения усвоения материала студентами (и использования учебника преподавателями) после всех разделов приводятся контрольные вопросы, а после глав – темы докладов на семинарских занятиях.

Для того, чтобы понять содержание даже наиболее сложных глав учебника – о популяциях и экосистемах, вполне достаточно знаний биологии и химии в объеме школьной программы.

Наш учебник представляет первую ступень экологического знания. Это «врата в экологию». Те, кто избрал общую экологию своей специальностью, как и специалисты по охране природы или рациональному использованию естественных популяций и экосистем, смогут пополнить свои знания за счет дополнительной учебной и научной литературы.

Список рекомендуемой литературы

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. В 2-х т. – М.: Мир, 1989.

Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1990.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Популярный экологический словарь. Издание 2-е. – М.: Устойчивый мир, 2003.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). – Самара: Самарский научный центр

РАН, 1999.

Шилов И.А. Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1998.