

Департамент экологии и природопользования Кировской области
ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет»

**Серия тематических сборников и DVD-дисков
«Экологическая мозаика»**

Сборник 1

КЛАССИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ



«Вятка - территория экологии»

Департамент экологии и природопользования Кировской области
ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет»

Серия тематических сборников и DVD-дисков «Экологическая мозаика»

Сборник 1

КЛАССИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие

**Киров
2012**

УДК 502
ББК 26.231.2
К 47

Печатается по решению Координационно-методического совета
по экологическому образованию, воспитанию и просвещению населения
Кировской области
Составитель - **Л.В. Кондакова**

Под общей редакцией Т.Я. Ашихминой, И.М. Зарубиной, Л.В.
Кондаковой, Е.В. Рябовой

К 47 Классическая экология: учебно-методическое пособие / сост.
Кондакова Л.В. – Киров: ООО «Типография «Старая Вятка», 2012. – 95 с.: ил. –
(Серия тематических сборников и DVD-дисков «Экологическая мозаика». Сборник 1)

ISBN 978-5-91061-302-1 (Сб. 1)
ISBN 978-5-91061-301-4

Классическая экология. Материалы, представленные в данном сборнике, могут быть использованы в образовательном и воспитательном процессе при обучении учащихся экологии.

Разработка серии тематических сборников и DVD-дисков «Экологическая мозаика» выполнена в рамках научно-исследовательской работы «Разработка современных технологий формирования экологической культуры населения» в процессе реализации пилотного проекта по развитию системы экологического образования и просвещения «Вятка – территория экологии».

Пилотный проект был разработан по поручению Губернатора Кировской области Н.Ю. Белых департаментом экологии и природопользования Кировской области при активном участии Координационно-методического совета по экологическому образованию, воспитанию и просвещению населения Кировской области.

Подготовка и издание сборника осуществлены за счет средств ведомственной целевой программы «Обеспечение охраны окружающей среды и рационального природопользования в Кировской области» на 2012–2014 годы.

ISBN 978-5-91061-302-1 (Сб. 1)
ISBN 978-5-91061-301-4

© Департамент экологии и природопользования Кировской области, 2012
© Вятский государственный гуманитарный университет (ВятГГУ), 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Введение	6
Предмет, задачи, структура экологии, методы исследований.....	6
Проблемы, изучаемые экологией	11
1. Организм и среда.....	15
1.1. Среда обитания. Факторы среды.....	15
1.2. Общие законы зависимости организмов от факторов среды.....	19
1.3. Пути приспособления организмов к среде обитания.....	24
2. Экология популяций	26
2.1. Понятие популяции	26
2.2. Структура популяций.....	29
2.3. Динамика численности популяций.....	37
2.4. Взаимодействия популяций	42
3. Экология сообществ.....	48
3.1. Биocenoz. Биогeoценoз. Экoсистeмa	48
3.2. Трофическая структура экосистемы.....	54
3.3. Энергетика экосистемы	60
3.4. Продуктивность и биомасса экосистем	64
3.5. Динамика и развитие экосистем. Сукцессии.....	66
3.6. Стабильность и устойчивость экосистем.....	69
Библиографический список	71
Приложение 1. Основные законы и принципы экологии	73
Приложение 2. Практические работы.....	79
Приложение 3. Словарь экологических терминов	88

ПРЕДИСЛОВИЕ

Разработка и издание серии тематических сборников осуществлялись в рамках пилотного проекта по развитию системы экологического образования и просвещения «Вятка – территория экологии». Данный проект был подготовлен департаментом экологии и природопользования Кировской области по заданию губернатора Кировской области Н.Ю. Белых после проведения заседания Госсовета под председательством Д.А. Медведева. В разработке проекта принимали участие члены координационно-методического совета по экологическому образованию, воспитанию и просвещению населения Кировской области.

Проект направлен на формирование экологического сознания подрастающего поколения. Основными задачами проекта являются:

- создание условий для развития системы экологического образования и просвещения на территории Кировской области;
- обновление содержания экологопросветительской и природоохранной работы за счет внедрения основ экологических знаний, реализации практико-ориентированных проектов и акций (практических природоохранных, творческих, исследовательских, туристско-краеведческих, информационных, журналистских и пр.), направленных на улучшение окружающей среды и здоровья населения, разработки инновационных проектов в области экологического образования и просвещения;
- объединение усилий органов исполнительной власти области и органов местного самоуправления, учреждений образования и культуры, молодежных, общественных и иных организаций в целях формирования экологически ответственного мировоззрения детей и молодежи.

Первым этапом реализации проекта стала разработка серии тематических сборников «Экологическая мозаика» редакторским коллективом кафедры экологии и лаборатории биомониторинга ВятГГУ, включающим: Т.Я. Ашихмину, Л.В. Кондакову, Е.В. Рябову, С.Ю. Огородникову, А.А. Хохлова, Н.М. Зимонину, а также главного специалиста департамента экологии и природопользования И.М. Зарубину.

В подготовке ряда сборников и их разделов принимали участие работники учреждений образования и культуры Кировской области: С.В. Бабина, Л.Л. Балахничева, Л.А. Беляков, Г.А. Воронина, Е.И. Ворончихин, Г.Г. Двинина, Т.А. Демшина, Е.Я. Домнина, Н.Ю. Кольцова, Е.В. Конышев, З.П. Макаренко, Л.М. Попцова, В.М. Рябов, Ю.В. Семенов, Л.И. Скворцова, М.Ф. Соловьева, С.Ю. Трефилова, Н.Н. Ходырев, Е.А. Чемоданова, а также студенты-экологи ВятГГУ: О. Пирогова, Г. Зарипова, Ф. Гильмутдинова, Э. Габдулхакова.

В рамках разработанной серии из 20 отдельных тематических сборников «Экологическая мозаика» представлены 2 блока материалов:

1. Классическая экология и науки об охране окружающей среды.

2. Методические материалы по экологическому образованию, воспитанию и просвещению, базирующиеся на теоретических основах экологических наук.

Цель подготовки данных сборников – дать в руки педагогов, библиотекарей, музейных работников, воспитателей детских домов и других работников учреждений образования и культуры материалы, необходимые в учебной, воспитательной и просветительской экологической работе среди детей, учащейся молодежи и населения Кировской области.

Данные материалы рекомендуется использовать как в реализации пилотного проекта, так и в последующей деятельности в области экологического образования, воспитания и просвещения.

При подготовке сборников использовались имеющиеся научные и учебно-методические материалы различных регионов России: книги, монографии, сборники конференций, методические рекомендации, в том числе интернет-ресурсы.

Значительную часть материалов составили издания, выполненные в рамках реализации областной целевой программы «Экология и природопользование» в Кировской области».

Ценность представленных материалов заключается в том, что в них собран и отражен имеющийся теоретический, методологический и практический опыт, накопленный с конца 90-х г. XX в. специалистами вузов, образовательных и культурных учреждений, природоохранных органов в Кировской области.

От себя лично и редакторского коллектива выражаю особую благодарность работникам учреждений образования и культуры Кировской области, которые прислали свои авторские разработки по проведению разноплановых мероприятий по экологическому образованию, воспитанию и просвещению населения.

*А.В. Албегова,
глава департамента экологии и природопользования
Кировской области*

ВВЕДЕНИЕ

Современная среда обитания и свойственная ей жизнь на Земле порождены живыми организмами многих геологических эпох. В XX веке вследствие бурного роста народонаселения и повышения уровня энерговооруженности человека резко усилилось его влияние на природу. Наступление человеческой цивилизации на окружающую среду проявляется в усилении парникового эффекта, выпадении кислотных осадков, уменьшении озонового слоя, загрязнении гидросферы, уничтожении лесов и почвенного покрова, сокращении биоразнообразия.

Изменить отношение к природе, бережно относиться ко всему живому, экономить природные ресурсы, перерабатывать отходы – вот задачи, которые выходят сегодня на передний план. Сохранение биосферы является необходимым условием выживания человечества. Особую роль в формировании бережного отношения ко всему живому должна сыграть школа, именно здесь новые поколения людей должны освоить основы экологической культуры.

Подготовленная серия сборников по экологии направлена на практическую помощь учителям школ в деле экологического воспитания школьников.

Предмет, задачи, структура экологии, методы исследований [18, 17, 1]

Экология – древнейшая и одновременно совсем молодая наука. Область ее компетенции простирается от организменного уровня до биосферы. И если в «нижних этажах» своей компетенции экология выступает как фундаментальная биологическая наука, то в «верхних этажах» все сильнее ощущается влияние наук о Земле. Собственная и специфическая область компетенции экологии – уровень экологических систем.

Современная экология представляет собой обширный комплекс научных направлений, использующих огромный арсенал научных методов и технических средств исследования.

Из множества определений предмета экологии чаще всего употребляется следующее: **экология** – это наука о взаимоотношениях живых организмов и среды их обитания. Термин «экология» (от греч. oikos - жилище, обитель, дом и logos - слово, учение) ввел в научный обиход выдающийся немецкий биолог Эрнст Геккель в 1866 г.

Известный американский эколог Ю. Одум еще в 1963 г. назвал экологию наукой о строении и функциях природы в целом, а в его фундаментальной «Экологии» (1986) она трактуется уже как *междисциплинарная область знания об устройстве и функционировании многоуровневых систем в природе и обществе в их взаимосвязи*. Это очень широкое определение, и оно больше других соответствует сегодняшнему широкому пониманию экологии.

Главной задачей современной экологии как науки является консолидация различных ее разделов и огромного фактического материала на единой

теоретической платформе, сведение их в систему, отражающую все стороны реальных взаимоотношений природы и человеческого общества.

Важнейшие *общие задачи современной экологии* в ее широком понимании сводятся к следующим.

Раскрытие места и роли человека, цивилизации, техносферы в существовании экосферы планеты Земля с позиций экологических законов.

Экологизация сознания людей: формирование новой идеологии и методологии гуманистического экоцентризма, направленных на переход к экологически ориентированной постиндустриальной цивилизации, на экологизацию экономики, производства, политики, образования.

Всеобъемлющая диагностика состояния природы планеты и ее ресурсов; определение порога выносливости живой природы планеты – биосферы – по отношению к антропогенной нагрузке.

Разработка прогнозов изменений биосферы и состояния окружающей человека среды при разных сценариях экономического и социального развития человечества.

Формирование такой стратегии поведения человеческого общества, такой экономики и таких технологий, которые приведут масштабы и характер хозяйственной деятельности в соответствие с экологической выносливостью природы и остановят глобальный экологический кризис.

В современной экологии, науке об окружающей среде, сталкиваются две системы взглядов, два разных подхода к проблеме взаимоотношений Человека и Природы.

Согласно одному подходу, эти взаимоотношения строятся по правилам, которые устанавливает сам человек. Овладевая законами природы, подчиняя их своим интересам, опираясь на свой разум, социальную организацию и технологическую мощь, человек считает себя свободным от давления большинства тех сил, которые действуют в живой природе. Этот подход называют *антропоцентрическим*, или *технологическим*, т. е. ставящим человека, его технологии, его «власть над природой» в центр экологических проблем. Он характерен для многих политиков, экономистов, хозяйственников и представляется естественным для большинства инженеров.

Согласно другому подходу, человек как биологический вид в значительной мере остается под контролем главных экологических законов и в своих взаимоотношениях с природой вынужден принимать ее условия. Развитие человеческого общества рассматривается как часть эволюции природы, где действуют законы экологических пределов, необратимости и отбора. Возникновение проблем окружающей человека среды обусловлено не только ее загрязнением, но и антропогенным, т. е. порожденным самим человеком, превышением порога выносливости биосферы, нарушением ее регуляторных функций. Это - биоцентрический, или экоцентрический, подход, ставящий в центр экологических проблем выносливость живой природы и зависимость от нее человеческого общества. Он характерен для профессиональных экологов и системных аналитиков, воспринявших экологическую ориентацию глобальных проблем. В отличие от

антропоцентризма экоцентризм исходит из представления об объективном существовании единой системы, в которой все живые организмы планеты Земля – микробы, растения и животные, включая людей с их ресурсами, хозяйством, техникой и культурой, – взаимодействуют между собой и с окружающей природной средой.

На наших глазах экология приобретает черты всеобъемлющего и очень актуального мировоззрения, представленного единством законов и истории природы и общества.

В настоящее время могут быть выделены несколько разделов «большой» экологии. Это общая теоретическая экология, биоэкология, геоэкология, экология человека и социальная экология, прикладная экология. Каждый раздел имеет свои подразделения и связи с другими частями экологии и смежными науками.

Общая экология посвящена объединению разнообразных экологических знаний на едином научном фундаменте. Ее ядром является теоретическая экология, которая устанавливает общие закономерности функционирования экологических систем, в том числе эколого-экономических и природно-хозяйственных систем.

Биоэкология – основа всей экологии. Главная ее часть – экология естественных биологических систем: особей как представителей определенных видов (аутэкология), популяций (популяционная экология, или демэкология), многовидовых сообществ, биоценозов (синэкология), экологических систем (биогеоценология, учение об экосистемах). Другой составной частью является экология таксономических групп организмов – царств бактерий, грибов, растений, животных, а также более мелких систематических единиц: типов, классов, отрядов и т. п. Еще одну часть составляет эволюционная экология – учение о роли экологических факторов в эволюции и о смене экологических условий в истории Земли. Именно в биоэкологии на основе изучения роли потоков веществ, энергии и информации в жизни сообществ организмов формируется представление об экологии как об экономике природы.

Геоэкология изучает взаимоотношения организмов и среды обитания с точки зрения их географической принадлежности и влияния географических факторов. В нее входят: экология обитателей разных сред (наземной, почвенной, пресноводной, морской, преобразованной человеком); природно-климатических зон (тундры, тайги, степи, пустынь, тропических лесов и др.); ландшафтов (речных долин, морских берегов, болот, островов, гор, коралловых рифов и т. п.). К геоэкологии относится также экологическое описание различных географических областей, регионов, стран, континентов.

На стыке биоэкологии и геохимии Земли на основе изучения роли живых организмов в планетарной трансформации солнечной энергии и в круговороте химических элементов возникло *учение о биосфере* – глобальной экологической системе.

Экология человека – комплекс дисциплин, исследующих взаимодействие человека как индивида (биологической особи) и личности (социального субъекта) с окружающей его природной и социальной средой.

Социальная экология как часть экологии человека – это объединение научных отраслей, изучающих связь общественных структур (начиная с семьи и других малых общественных групп) с природной и социальной средой их окружения. К этому объединению относятся: экологические факторы цивилизации, экология человеческих популяций, экологическая демография, экология этносов и этногенеза – формирования рас и наций.

Прикладная экология – большой комплекс дисциплин, связанных с разными областями человеческой деятельности и взаимоотношений между человеческим обществом и природой.

Практическая значимость экологии состоит в первую очередь в том, что она может и должна осуществлять **научный контроль природопользования**. Природопользование является главной частью ресурсной базы экономики. Экологический контроль природопользования и управления ресурсами еще крайне слаб. Из-за этого сохраняются серьезные противоречия между экономическими интересами и экологическими требованиями. Экологией сейчас часто называют охрану окружающей человека среды, а иногда и просто состояние этой среды. Это неправильно.

Методы экологии. Методическую основу современной экологии составляет сочетание системного подхода, натурных наблюдений, эксперимента и моделирования. Системный подход пронизывает большинство экологических исследований, так как любой объект экологии представляет собой систему или часть системы в силу всеобщей связи элементов живой природы.

Методы регистрации и оценки состояния среды являются необходимой частью любого экологического исследования. К ним относятся метеорологические наблюдения; измерения температуры, прозрачности, солености и химического состава воды; определение характеристик почвенной среды, измерения освещенности, радиационного фона, напряженности физических полей, определение химической и бактериальной загрязненности среды и т. п.

Мониторинг – периодическое или непрерывное слежение за состоянием экологических объектов и за качеством среды. Большое практическое значение имеет регистрация состава и количества вредных примесей в воде, воздухе, почве, растениях в зонах антропогенного загрязнения, а также исследования переноса загрязнителей в разных средах. В настоящее время техника экологического мониторинга быстро развивается, используя новейшие методы физико-химического экспресс-анализа, дистанционного зондирования, телеметрии и компьютерной обработки данных. Важными средствами экологического мониторинга, позволяющими получить интегральную оценку качества среды, являются *биоиндикация* и *биотестирование* - использование для контроля состояния среды некоторых организмов, особо чувствительных к изменениям среды и к появлению в ней вредных примесей (см. *Сборник 15 «Экологический мониторинг»*).

Методы количественного учета организмов и методы оценки биомассы и продуктивности растений и животных лежат в основе изучения природных сообществ. Для этого применяются подсчеты особей на контрольных площадках, в объемах воды или почвы, маршрутные учеты, отлов и мечение

животных, наблюдения за их перемещениями с помощью телеметрии и другие средства вплоть до аэрокосмической регистрации численности стад, скоплений рыбы, густоты древостоя, состояния посевов и урожайности полей.

Исследования влияния факторов среды на жизнедеятельность организмов составляют наиболее разнообразную группу методов экологии. В их число входят различные, подчас сложные и длительные наблюдения в природе. Но чаще применяются экспериментальные подходы, когда в лабораторных условиях регистрируется воздействие строго контролируемого фактора на те или иные функции растений или животных, а также анализируется применимость полученных на животных результатов к экологии человека. Этим путем устанавливаются оптимальные или граничные условия существования организмов, нормы их реакции на факторы среды. В частности, так определяются критические и летальные дозы химических и других агентов, по которым рассчитывают предельно допустимые концентрации и воздействия, лежащие в основе экологического нормирования. Ясно, что в данном случае экология смыкается с физиологией, биохимией, токсикологией. Эколог использует применяемую в этих дисциплинах экспериментальную технику. Методы этой категории важны также при определении устойчивости экосистем и изучении адаптации – приспособлений растений, животных и человека к различным условиям среды.

Методы изучения взаимоотношений между организмами в многовидовых сообществах составляют важную часть системной экологии. Здесь также важны натурные наблюдения и лабораторные исследования пищевых отношений, пищевого поведения, опыты с переносом «меток», например радиоактивных изотопов, с помощью которых можно определить, сколько органического вещества и энергии переходит от одного звена пищевой цепи к другому: от растений к травоядным животным, от травоядных к хищникам. Особо следует упомянуть экспериментальную методику создания и исследования искусственных сообществ и экосистем, т. е., по существу, лабораторное натурное моделирование взаимодействий организмов друг с другом и с окружающей средой. В ряде случаев для этих целей создают искусственные частично замкнутые и самоподдерживающиеся многовидовые системы - микрокосмы.

Методы математического моделирования приобретают все большее значение в экологии.

Методы прикладной экологии быстро развиваются. Ее важными средствами становятся:

- создание геоинформационных систем (ГИС-технологий) и банков экологической информации, относящихся к различным регионам, территориям, ландшафтам, агросистемам, промышленным центрам, городам;
- комплексный эколого-экономический анализ состояния территорий для целей экологической диагностики и оздоровления экологической обстановки.

Ряд экологических исследований можно провести в школах в период работы школьного экологического лагеря, на факультативных занятиях и кружках юных исследователей природы (см. Приложения 1, 2).

Проблемы, изучаемые экологией

Имеется несколько кардинальных проблем, в которых фокусируются основные направления и разделы современной экологии. Успехи в решении этих проблем в значительной мере определяют прогресс всей экологии, и поэтому на их изучение должны быть направлены усилия в первую очередь.

Экологические механизмы адаптации к среде. Для выявления этих механизмов методами экологии прежде всего необходимы исследования адаптивной структуры популяций. Перед экологами стоят такие вопросы, как изучение адаптивных черт поведения, географической, локальной и сезонной изменчивости, адаптивной ритмики биологических процессов в популяциях, приспособительного варьирования внутривидовых групп (семьи, стада, колонии, популяции и др.), приспособительных форм пространственного распространения животных и растений и т. д.

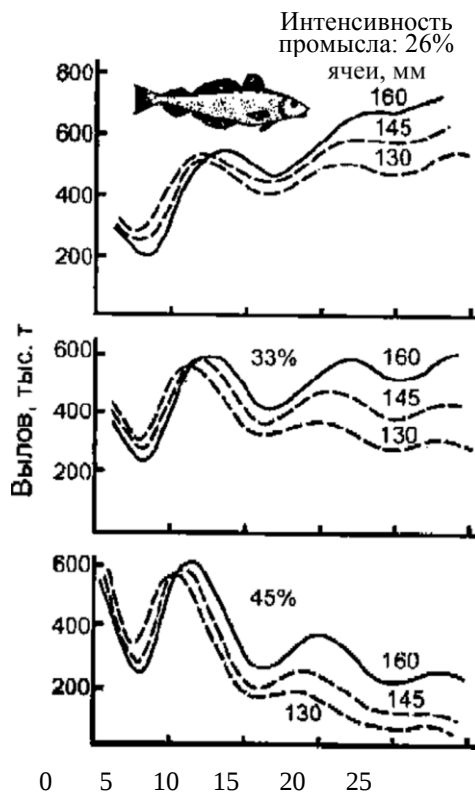
Особое значение приобретают вопросы, связанные со способами приспособлений популяций к крайним условиям, например, если изучаются биоценозы суши, адаптации к холоду, сухости, высоким температурам. Результатами таких исследований обусловлены успехи освоения человеком экстремальных ландшафтов: арктических, пустынных, высокогорных и т. д.

Регуляция численности популяций. Эта проблема лежит в основе разработки комплекса мероприятий, направленных на управление динамикой численности вредителей сельского и лесного хозяйства, переносчиков болезней человека и сельскохозяйственных животных, а также численности промысловых и разводимых видов. На результатах этих исследований базируется планирование масштабов промысла, прогнозирование результатов изъятия особей из популяций в разных условиях. Эти вопросы имеют первостепенное значение для рыбного хозяйства.

Оптимизация вылова рыбы, исключая нарушения структуры популяций, невозможна без теории рыбного промысла, которая должна опираться на результаты детального изучения закономерностей роста, развития рыб определенных видов, размерно-весового состава популяций, индивидуальной и возрастной плодовитости в зависимости от условий среды обитания, а также влияния промысла на запасы рыб и условия их воспроизводства. Грамотный промысел требует грамотных экологов, а теория промысла служит основой для составления долгосрочных прогнозов. Пример такого прогноза показан на рис. 1.

Как видно из рисунка, при высокой начальной интенсивности промысла улов сайки через 25 лет ниже, чем при минимальных начальных размерах вылова. Кроме того, его динамика мало зависит от размера ячеи сетей.

Один из главных вопросов для современного сельского хозяйства заключается в разработке системы мероприятий, обеспечивающих минимум применения химических средств борьбы с вредителями путем развития и совершенствования биологических методов.



Число лет от установления режима

Рис. 1. Прогнозы Гарро и Джойса для стада сайки при трех режимах интенсивности промысла и трех размерах ячеей сети [1]

Управление продукционными процессами. Решение этой проблемы лежит в основе мероприятий, направленных на рационализацию использования биологических ресурсов. Сюда входят вопросы количественной характеристики энергетического потока на разных трофических уровнях. Во-первых, фотосинтез и формирование первичной продукции; во-вторых, утилизация гетеротрофами энергии, полученной от первого трофического уровня; и, наконец, образование вторичной продукции. Кроме того, эта проблема включает следующие моменты: интенсивность прироста и траты на метаболизм; продукционную эффективность различных звеньев пищевых цепей; факторы, влияющие на направление продукционного процесса, на роль структуры сообщества в продукционно-энергетических отношениях и др.

В комплекс экологических исследований по этой проблеме должны также входить такие вопросы, как поддержание плодородия почвы, эффективность различных типов удобрений, рациональное размещение посевов и оптимизация режима возделывания почвы, предусматривающие не только получение высокого урожая, но и длительное сохранение плодородия и стабильности почвенных процессов, а также предохранение земель от истощения, эрозии. Сходный, в принципе, круг вопросов встает и в связи с необходимостью сохранения продуктивности моря и внутренних вод.

Устойчивость природных и антропогенных ценозов. Эта проблема связана с теорией сукцессии (Сукцессия — от лат. *succession* — преемственность, наследование — это процесс саморазвития сообществ), с вопросами видового разнообразия и специфики ценотических отношений. В перспективе сознательное размещение человеком устойчивых и

неустойчивых экосистем в оптимальном сочетании, использование регуляторных механизмов в агроценозах. Такие исследования позволят в будущем создавать принципиально новые структурные единицы биосферы – природно-хозяйственные экосистемы, в которых должны преобладать черты устойчивости, стабильности, максимальной эффективности продукционного процесса.

Экологическая индикация. Сюда входит чрезвычайно широкий круг вопросов, как теоретических, так и практических, тесно связанных с нуждами различных отраслей промышленности, сельского хозяйства, морского промысла, а также с необходимостью сохранения среды обитания человека.

Задачи экологической индикации – определение свойств тех или иных компонентов ландшафта и установление направления их изменений по видовому составу обитающих в данных условиях организмов. Экологическая индикация широко используется для диагностики типов почв и установления направления изменений почвообразовательного процесса, для определения качества воды и воздуха, для поиска полезных ископаемых, особенно рассеянных, не обнаруживаемых с помощью обычных геологических и геофизических методов.

К достоинствам методов биоиндикации и биотестирования можно отнести их чувствительность, оперативность, универсальность (применимость в различных регионах), информативность и доступность, т. е. относительную дешевизну в использовании. Так, метод лишеноиндикации основан на закономерном исчезновении эпифитных лишайников при возрастании содержания загрязняющих веществ в воздухе. Например, лишайник *Lobaria pulmonaria* чувствителен даже к крайне низкому содержанию в воздухе загрязняющих веществ. Метод лишеноиндикации не требует дорогостоящего оборудования; для его применения нужен только подготовленный исследователь, способный распознавать в природе разные виды лишайников.

Кроме охарактеризованных выше общеэкологических проблем имеется множество конкретных практических вопросов, которые не могут решаться без участия экологов. Сгруппируем их следующим образом.

1. Оздоровление ландшафта, т. е. разработка мер по ликвидации угрозы заболевания человека в результате распространения различных заболеваний в природном ландшафте. В компетенцию экологии входит изучение природных очагов заболеваний; изучение экологии видов-возбудителей, переносчиков, резерваторов; выявление наиболее уязвимых мест в структуре природного очага с целью воздействия на него и др.

2. Восстановление нарушенных экосистем, т. е. комплекс вопросов, связанных с нежелательными последствиями деятельности человека и объединяемых общей задачей – вернуть нарушенные части ландшафта в сферу культурно-хозяйственного использования. Примером могут служить следующие проблемы: 1) рекультивация нарушенных и выведенных из хозяйственного пользования земельных угодий – торфоразработок, терриконов, отвалов при поверхностной добыче полезных ископаемых; 2) восстановление пастбищ, выведенных из сферы нормальной эксплуатации перевыпасом; 3) восстановление эродированного почвенного покрова и ряд других.

3. Утилизация органических отходов городов, т. е. разработка методов гумификации и минерализации органических отходов, создание замкнутых технологических циклов с использованием разнообразных групп организмов, участвующих в процессах утилизации органического вещества и дающих определенный выход биологической продукции, которая используется в последующих звеньях единого производства. В основе решения данной проблемы лежит теория трофо-энергетического функционирования экосистем и круговорота веществ.

4. Переход от промысла к хозяйству, т. е. разработка принципов и стратегии перехода от «собирательства» к высокопродуктивному земледелию, от «охоты» к культурному хозяйствованию, каковыми, например, являются полувольное и вольное разведение промысловых беспозвоночных животных, создание мощных рыборазводных комплексов и многое другое.

Задание: в Нижегородской области существуют фермы по выращиванию страусов, а какие фермы по разведению животных можно было бы создать в вашей местности? Определите их рентабельность.

5. Сохранение эталонных участков биосферы, т. е. разработка системы заповедного дела, направленной на длительное сохранение наиболее типичных ландшафтов, озер и других экосистем, отдельных видов животных и растений. Основная функция заповедников состоит в том, чтобы гарантировать здоровое состояние среды и тем самым поддерживать экологическую устойчивость. Кроме того, заповедники следует рассматривать как экологические лаборатории, в которых могут быть выяснены многие аутэкологические и синэкологические вопросы. При планировании природных заповедников важно учитывать принципы и закономерности островной теории Мак-Артура и Уилсона. Необходимо создание системы заповедных участков с разной степенью вмешательства человека в экосистему - от абсолютно заповедных до поддерживаемых человеком при заданном режиме.

Список ближайших задач был бы неполным без упоминания необходимости разработки мер по устойчивому использованию природных ресурсов. Устойчивое использование территории означает ведение хозяйства без ущерба для биоразнообразия. Оно особенно актуально по отношению к лесному и сельскому хозяйству. Устойчивое управление лесами направлено на поддержание лесных массивов в таком состоянии, при котором изъятие древесины не приводит к нарушению устойчивости лесных экосистем и сокращению биологического разнообразия. При этом особое внимание уделяется сохранению крупных сплошных массивов леса, ключевых биотопов и поддержанию климаторегулирующих и иных полезных функций леса. Задача эколога состоит в разработке и оценке критериев и индикаторов для ведения экологически устойчивого лесного и сельского хозяйства.

Вопросы для самоконтроля:

1. Определение экологии.
2. Назовите задачи современной экологии.
3. Перечислите разделы экологии.
4. Назовите проблемы, изучаемые экологией.

1. ОРГАНИЗМ И СРЕДА [1, 7, 15, 17, 20, 23, 25]

1.1. Среда обитания. Факторы среды

Под средой обитания понимают природные тела и явления, с которыми организмы находятся в прямых или косвенных взаимоотношениях. Отдельные элементы среды, на которые организмы реагируют приспособительными реакциями (адаптациями), носят название фактора.

Природная среда – среда, не измененная или почти не измененная деятельностью человека. Антропогенная среда – природная среда, измененная человеком.

На нашей планете живые организмы освоили *четыре* основные среды обитания: это *почвенная, водная, наземно-воздушная* (т. е. суша) и *живые организмы* (рис. 2).

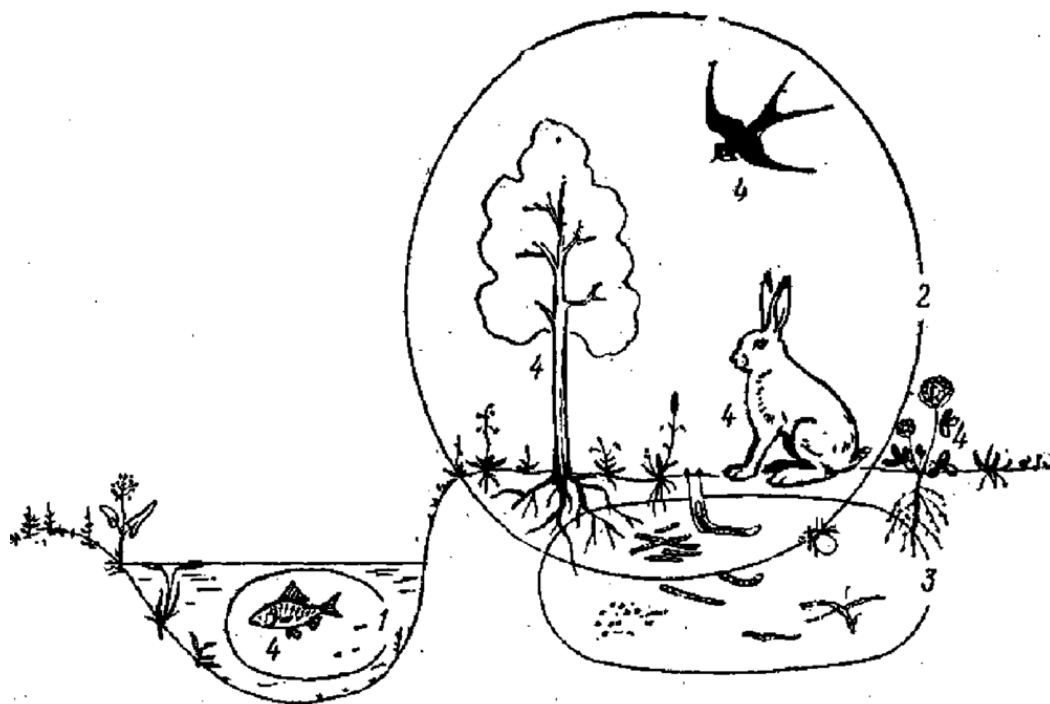


Рис. 2. Среда жизни на Земле: 1 – вода; 2 – наземно-воздушная среда жизни (суша); 3 – почва; 4 – живой организм как среда жизни.

Водная среда. Эта среда наиболее однородна среди других. Она мало изменяется в пространстве, здесь нет четких границ между отдельными экосистемами. Амплитуды значений факторов также невелики. Разница между максимальными и минимальными значениями температуры обычно не превышает 50 °С. Среде присуща высокая плотность. Для океанических вод она равна 1,3 г/см³, для пресных близка к единице. Давление изменяется только в зависимости от глубины: каждый 10-метровый слой воды увеличивает давление на одну атмосферу. Лимитирующим фактором часто бывает кислород. При повышении температуры, обогащении органическим веществом и слабым

перемешивании содержание кислорода в воде уменьшается. Вторым лимитирующим фактором – свет. Освещенность быстро уменьшается с глубиной. В идеально чистых водах свет может проникать на глубину 50–60 м, сильно загрязненных – только на несколько сантиметров.

В воде мало теплокровных, или *гомойотермных*, организмов. Это результат двух причин: малое колебание температур и недостаток кислорода. Теплокровные животные водной среды (киты, тюлени, морские коты и др.) – это бывшие обитатели суши. Их существование невозможно без периодической связи с воздушной средой. Типичные обитатели водной среды имеют переменную температуру тела и относятся к группе *пойкилотермных*. Многие обитатели вод потребляют кислород через все покровы тела. Часто дыхание сочетается с фильтрационным типом питания, при котором через организм пропускается большое количество воды.

К высокой плотности воды организмы адаптируются двумя путями. Одни используют ее как опору и находятся в состоянии свободного парения. Плотность таких организмов обычно мало отличается от плотности воды. Такие организмы объединяются в группу *планктона*. Различают растительный (фито-) и животный (зоо-) планктон. Размеры планктонных организмов обычно невелики, но на их долю приходится основная масса водных обитателей.

Активно передвигающиеся организмы адаптируются к преодолению высокой плотности воды. Для них характерна продолговатая форма тела, хорошо развитая мускулатура, наличие структур, уменьшающих трение (слизь, чешуя). Эти организмы составляют группу *нектона*. Обитатели дна составляют *бентос*. В условиях недостатка света или его отсутствия организмы для ориентации используют звук. Он в воде распространяется намного быстрее, чем в воздухе. Растения, обитающие в толще воды, используют в процессе фотосинтеза наиболее глубоко проникающие в воду голубые, синие, сине-фиолетовые лучи. Соответственно и цвет растений меняется с глубиной от зеленого к бурому и красному.

Воздействие человека на водную среду проявляется в уменьшении прозрачности, изменении химического состава (загрязнении) и температуры (тепловое загрязнение).

Наземно-воздушная среда. Для нее характерна низкая плотность воздуха, большие колебания температуры, высокая подвижность атмосферы. Лимитирующими факторами чаще всего являются недостаток или избыток тепла и влаги. Для организмов наземно-воздушной среды типичны три механизма адаптации к температурному фактору: физический, химический, поведенческий. Физический осуществляется регулированием теплоотдачи. Факторами ее являются кожные покровы, жировые отложения, испарение воды (потовыделение у животных, транспирация у растений). Этот путь характерен для *пойкилотермных* и *гомойотермных* организмов. *Химическая* адаптация базируется на поддержании определенной температуры тела. Это требует интенсивного обмена веществ. Такие адаптации свойственны *гомойотермным* и лишь частично *пойкилотермным* организмам. *Поведенческий* механизм осуществляется посредством выбора организмами предпочтительных

положений в пространстве (открытые солнцу или затененные места, разного рода укрытия и т. п.).

Регулирование водного баланса организмами осуществляется: через форму тела, покровы – *морфологический* механизм; посредством высвобождения воды из белков, жиров и углеводов, через испарения и органы выделения – *физиологический*; выбор предпочтительного положения в пространстве – *поведенческий*.

Почвенная среда имеет свойства, сближающие ее с водной и наземно-воздушной средами. Многие мелкие организмы живут здесь как гидробионты – в поровых скоплениях свободной воды. В почвах невелики колебания температур, амплитуды их быстро затухают с глубиной. Существует вероятность дефицита кислорода, особенно при избытке влаги или углекислоты. К специфическим свойствам почвы относится плотное сложение. Почва – наиболее насыщенная живыми организмами часть биосферы. В качестве лимитирующих факторов в почве выступает недостаток тепла (особенно при вечной мерзлоте), а также недостаток или избыток влаги.

Воздействия человека проявляются в разрушении почв, загрязнении, изменении физических и химических свойств (см. Приложение 2).

Организм как среда обитания. С данной средой связан паразитический и полупаразитический образ жизни. Организмы этих групп получают среду, благоприятную по температуре, влажности и другим параметрам, и готовую легкоусвояемую пищу. Результатом этого является упрощение всех систем и органов, а также потеря некоторых из них. Наиболее слабое звено в жизни паразитов – возможность потери хозяина.

Человек может как увеличивать, так и уменьшать численность паразитов, используя различные методы прямого уничтожения или ограничения численности паразитов.

Антропогенная среда – природная среда, измененная человеком. Она включает «квазиприродную среду» (окультуренные ландшафты, агроценозы и некоторые другие объекты, неспособные к самоподдержанию среды); «артеприродную среду» (искусственное окружение людей – здания, сооружения, асфальтированные и другие дороги в сочетании с природными элементами – почвой, растительностью, воздухом, светом и др.); окружающую человека среду – совокупность абиотических, биотических и социальных факторов в сочетании с «квазиприродной» и «артеприродной» средами.

Фактор среды (экологический фактор) – это неделимый элемент среды, на который организмы отвечают ответными реакциями (адаптациями).

Адаптации – это специфические приспособления организма к воздействию факторов окружающей среды, они являются *полезными* для организма, обеспечивают его выживание в меняющихся условиях. Существуют следующие формы адаптации:

1) морфологическая адаптация – это приспособление внешней формы организма к окружающей среде;

2) физиологическая адаптация – это приспособление хода обменных процессов организма к окружающей среде, например, животные пустынь могут получать воду за счёт биохимического расщепления жиров;

3) поведенческая адаптация – это, например, сезонные кочёвки птиц или спячка у животных.

Способность к адаптации – одно из важнейших свойств живого. Выживают только приспособленные организмы, приобретающие в процессе эволюции признаки, полезные для жизни. Эти признаки закрепляются в поколениях благодаря способности организмов к размножению. Адаптация к факторам среды проявляется *на всех уровнях организации живого* от клеточного до видового и глобального, т. е. на уровне биосферы в целом.

Задание: определите, как приспособились животные нашей местности (медведь, еж, орел, лягушка, уж и др.) к воздействию факторов окружающей среды? Каковы их основные виды адаптаций?

Классификация экологических факторов. Экологические факторы чрезвычайно разнообразны по происхождению, характеру действия на живые организмы, времени действия и другим особенностям.

1. Чаще всего факторы делят на 3 группы:

Абиотические факторы – это факторы неживой природы, формирующиеся под воздействием косных тел ее. К абиотическим факторам в наземных экосистемах относятся: климатические – свет, тепло, воздух, влага и др.; эдафические (почвенно-грунтовые) – гранулометрический и химический составы почв и грунтов, их физические свойства; орографические (условия рельефа). На водные организмы влияет комплекс гидрологических факторов (гидрофизические, гидрохимические).

Абиотические факторы могут оказывать на организмы прямое и косвенное действие. Два абиотических фактора – температура и количество осадков – определяют размещение по земной поверхности основных наземных экосистем.

Биотические факторы представляют собой воздействие живых существ друг на друга. Каждый организм постоянно испытывает на себе прямое или косвенное влияние других существ, вступает в связь с представителями своего вида и других видов – растениями, животными, микроорганизмами, зависит от них и сам оказывает на них воздействие. Фитогенные факторы - влияние растений (как прямое, так и косвенное). К прямому влиянию относятся механические контакты, симбиоз, паразитизм, поселения эпифитов и др. Косвенное влияние может выражаться в благоприятных и неблагоприятных для данного вида изменениях таких экологических факторов, как свет, влага, почвенное питание. Например, большинство сорных растений в агроэкосистемах неблагоприятно воздействует на почву, где произрастают культурные растения. Зоогенные факторы представляют собой влияние животных: поедание, вытаптывание, опыление, распространение семян и влияние на среду.

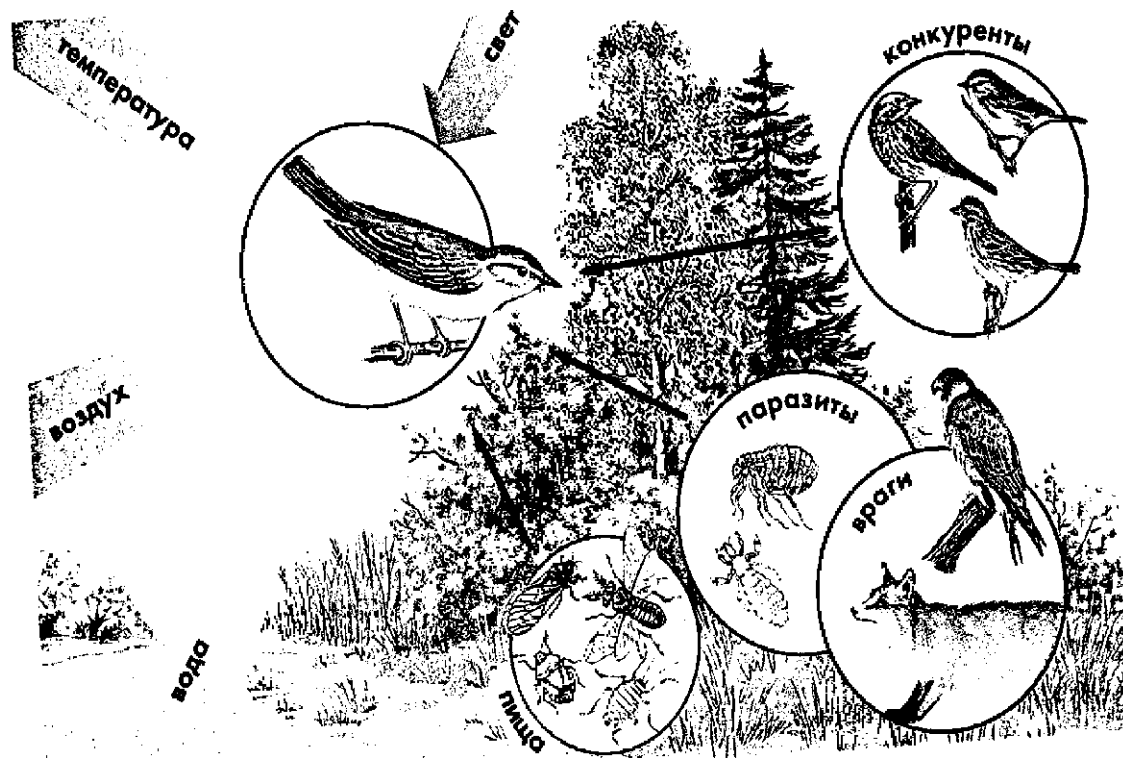


Рис. 3. Взаимосвязи организма и среды обитания

Антропогенные факторы отражают влияние деятельности человека на окружающую среду. С воздействием антропогенных факторов связано уничтожение многих видов животных и растений, разрушение экосистем (пожары, резкое изменение почвенного покрова и водного режима), загрязнение различными техногенными веществами.

2. Классификация факторов по периодичности и направленности действия, степени адаптации к ним организмов. Выделяют факторы, *действующие строго периодически* (смена времени суток, сезонов года, приливо-отливные явления и т. п.), *действующие без строгой периодичности*, но повторяющиеся время от времени (погодные явления, ураганы, наводнения, землетрясения и т. п.).

3. Следующая группа – *факторы направленного действия*, они обычно изменяются в одном направлении (потепление или похолодание климата, зарастание водоемов, заболачивание территории и т. п.). *неопределенного действия* – это антропогенные факторы. Из перечисленных групп факторов организмы легче всего адаптируются или адаптированы к тем, которые четко изменяются (строго периодические, направленные). Наибольшие трудности для адаптации представляют антропогенные факторы.

1.2. Общие законы зависимости организмов от факторов среды

Абиотические факторы среды действуют на организм прямо или косвенно. Организм может к ним приспособиться, но не в состоянии оказать на них влияние. Существуют два типа приспособления организма к внешним факторам.

Возникновение определенной степени устойчивости к данному фактору. Это пассивный путь адаптации по принципу *толерантности* (терпеливости, выносливости). Такой путь приспособления формируется как характерное видовое свойство и реализуется преимущественно на клеточно-тканевом уровне.

Активный путь адаптации. Организм с помощью специфических адаптивных механизмов компенсирует изменения, вызванные воздействующим фактором таким образом, что внутренняя среда остается относительно постоянной. Активный путь адаптации - это адаптация по *резистентному* (сопротивление, противодействие) типу.

Биотические факторы, действуя на организмы других видов, в то же время являются объектом воздействия с их стороны.

Задание:

Постройте экологическую нишу для яблоневой плодовой гнили по двум экологическим факторам: температуре (t) и влажности (W), зная, что 100% гибель ее наблюдается в точках 10 °C и 100% влажности, 4 °C и 80%, 15 °C и 40%, 28 °C и 15%, 36 °C и 55%, 37 °C и 100%; а 10% гибель соответственно в следующих точках 20 °C и 85%, 22 °C и 95%, 27 °C и 55%, 26 °C и 55%, 22 °C и 70%.

Определите, в какой области экологических факторов будет больше опасность для размножения яблоневой плодовой гнили?

1-ая область: температура 18–25 °C и влажность 70–90% 2-ая область: температура 20–35 °C и влажность 20–35%.

Закон оптимума. Помимо качественной специфики фактора реакция на него со стороны организма во многом определяется *интенсивностью воздействия фактора* (рис. 4).



Рис. 4. Влияние изменения количественного выражения фактора среды на жизнедеятельность организма (по И.А. Шилову, 1985).

1 – степень благоприятствования данных доз для организма,
2 – величина энергизаграт на адаптацию

Естественные факторы (температура, кислород, соленость и др.) в той или иной дозе необходимы для нормального функционирования организма, тогда как недостаток или избыток того или иного фактора тормозит жизнедеятельность. Количественное выражение фактора, соответствующее потребностям организма и обеспечивающее наиболее благоприятные условия для его жизни, рассматривается как *оптимальное*. *Любой экологический фактор оказывает благоприятное влияние на организмы в определенных пределах.*

Специфические адаптивные механизмы, свойственные виду, дают организму возможность переносить определенный размах отклонений фактора от оптимальных значений без нарушения нормальных функций организма. Зоны количественного выражения фактора, отклоняющиеся от оптимума, но не нарушающие жизнедеятельность организма, определяются как *зоны нормы*. Таких зон две. Дальнейший сдвиг в сторону недостатка или избытка фактора неизбежно снижает эффективность действия адаптивных механизмов и, как следствие, нарушает жизнедеятельность организма (замедление или приостановка роста, нарушение цикла размножения, неправильное течение линьки и т. п.). Этому состоянию соответствуют *зоны пессимума* (от лат. *pessimum* – причинять вред, терпеть ущерб). За пределами этих зон количественное выражение фактора таково, что полное напряжение всех приспособительных систем оказывается неэффективным, за пределами этих зон жизнь невозможна.

Адаптация к любому фактору связана с затратами энергии. В зоне оптимума адаптивные механизмы отключены и энергия расходуется только на фундаментальные жизненные процессы. При выходе значений фактора за пределы оптимума включаются адаптивные механизмы, функционирование которых сопряжено с определенными затратами энергии – тем большими, чем дальше значение фактора отклоняется от оптимального значения. Усиление расходов на адаптацию ограничивает возможный набор нормальной жизнедеятельности организма. Размах адаптируемых изменений количественного выражения фактора определяется как *экологическая валентность* вида по данному фактору, или толерантность. Величина ее различна у разных видов. Виды, переносящие большие отклонения фактора от оптимальных величин, обозначаются термином, содержащим название фактора с приставкой *эври-* (от греч. *euris* – широкий). Виды, малоустойчивые к изменениям фактора, обозначаются термином с тем же корнем, но с приставкой *стено-* (от греч. *stenos* – узкий). Например, эвритермные и стенотермные животные и растения – это виды, устойчивые и неустойчивые к колебаниям температуры. Примером эвритермности могут служить многие насекомые. Растения умеренных климатических зон переносят в активном состоянии диапазон изменений температуры порядка 60 °С, а в состоянии оцепенения – даже до 90 °С. Лиственница даурская в Якутии переносит морозы до -70 °С. Растения тропических дождевых лесов стенотермны: для них температура порядка +5...+8 °С уже может быть губительной.

Эври- и стеногалинные формы аналогично реагируют на колебания солености воды. Стеногалинны земноводные, пресноводные беспозвоночные. Эвригалинны проходные рыбы.

Если имеют в виду устойчивость к изменениям комплекса факторов, говорят об *эврибионтных* и *стенобионтных* формах (рис. 5, А).

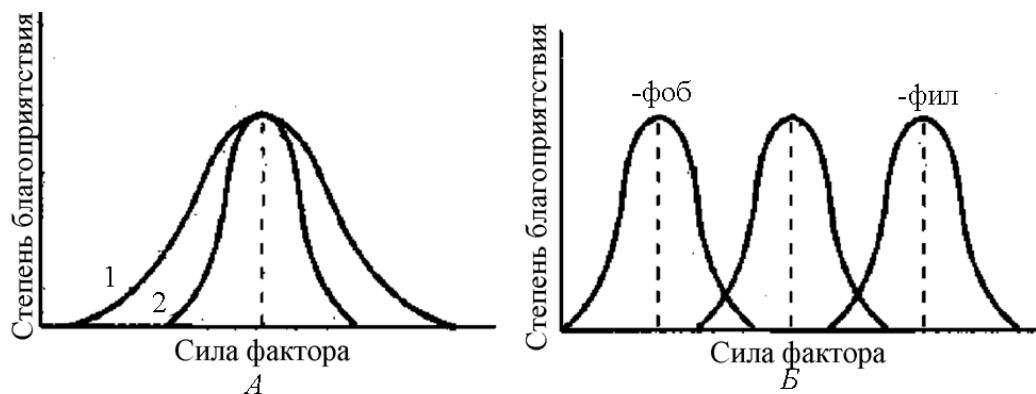


Рис. 5. Вариации отношения организма к изменениям силы воздействующего фактора: А – эврибионтные (1) и стенобионтные (2) по данному фактору формы; Б – формы, отличающиеся положением оптимума (по И.А. Шилову, 1997)

Экологическая валентность как видовое свойство эволюционно формируется в качестве приспособления к той степени колебаний данного фактора, которое свойственно естественным местам обитания вида.

Помимо величины экологической валентности, виды (и популяции одного вида) могут отличаться и местоположением оптимума на шкале количественных изменений фактора. Виды, приспособленные к высоким дозам данного фактора, терминологически обозначаются окончанием *-фил* (от греч. *phyleo* – люблю): *термофилы* (теплолюбивые виды), *оксифилы* (требовательны к высокому содержанию кислорода), *гидрофилы* (обитатели мест с высокой влажностью) и т. д. Виды, обитающие в противоположных условиях, обозначаются термином с окончанием *-фоб* (от греч. *phobos* – страх): *галлофобы* – обитатели пресных водоемов, *хионофобы* – виды, избегающие глубоководья, и т. п. (рис. 5, Б).

Закон минимума (Ю. Либих). *Выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей*, т. е. жизненные возможности лимитируют экологические факторы, количество и качество которых близки к необходимому организму или экосистеме минимуму: дальнейшее их снижение ведет к гибели организма или деструкции экосистемы.

Закон минимума был сформулирован в 1840 г. немецким учёным Ю. Либихом. Создавая теорию минерального питания растений Либих установил, что рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве.

Выяснение слабого звена в цепи чрезвычайно велико в экологическом прогнозировании.

Закон толерантности (В. Шелфорда) – ограничивающим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору.

Комплексное воздействие факторов. В естественных условиях «чистого» влияния отдельных факторов не бывает. Организм всегда подвержен воздействию сложного комплекса факторов. Каждый из факторов выражен в разной степени относительно своего оптимального значения. В естественных условиях обитания не реализуется и чисто физиологическое понимание правила оптимума. *Экологический оптимум* не представляет собой сочетания всех факторов в оптимальном выражении. Это наиболее благоприятное сочетание всех или ведущих экологических факторов, каждый из которых чаще всего несколько отклоняется от физиологического оптимума.

Совокупное действие на организм нескольких факторов среды обозначают термином *«констелляция»*. Она не представляет собой простой суммы влияния факторов. При комплексном воздействии между отдельными факторами устанавливаются особые взаимодействия, когда влияние одного фактора в какой-то мере изменяет (усиливает, ослабляет) характер воздействия другого. Например, значение *влажности воздуха* в реакциях животных на температуры. В сухом воздухе воздействие высоких температур переносится гомойотермными животными относительно легко, тогда как высокая влажность снижает температурные пороги нормального функционирования организма (высокая влажность ограничивает испарение).

Модифицирующие факторы. Некоторые факторы среды, не участвуя в тех или иных физиологических процессах, существенно изменяют воздействие других факторов. Ветер помимо механического действия существенно изменяет водный и энергетический обмен, способствуя охлаждению и усилению испарения. Изменяя форму и силу воздействия фундаментальных экологических факторов, модифицирующие факторы влияют на комплекс условий жизни растений и животных и оказываются подчас экологически не менее важными, чем факторы, непосредственно влияющие на метаболизм. Например, модифицирующие влияние снежного покрова.

Как и любая биологическая система, организм обитает в сложных и изменчивых условиях среды, с которой поддерживает непрерывные и жизненно важные взаимосвязи, основанные на обменных процессах. Устойчивость организменной системы, ее относительная самостоятельность зависят от того, насколько структура и физиологические свойства организма сохраняют свои главные особенности на фоне меняющихся внешних условий. В этом заключается *принцип гомеостаза* на уровне организма.

Гомеостаз – это состояние динамического равновесия организма со средой, при котором организм сохраняет свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций на фоне меняющихся внешних условий.

1.3. Пути приспособления организмов к среде обитания

Обмен веществ – одно из главнейших свойств жизни, определяющее тесную вещественно-энергетическую связь организмов со средой. Метаболизм проявляет сильную зависимость от условий существования. В природе мы наблюдаем два основных состояния жизни: активную жизнедеятельность и покой. При активной жизнедеятельности организмы питаются, растут, передвигаются, развиваются, размножаются, характеризуясь при этом интенсивным метаболизмом. Покой может быть разным по глубине и продолжительности, многие функции организма при этом ослабевают или не выполняются совсем, так как уровень обмена веществ падает под влиянием внешних и внутренних факторов. При глубоком подавлении обмена веществ организмы могут вообще не проявлять видимых признаков жизни. Полная временная остановка жизни получила название **анабиоза**. Состояние анабиоза намного расширяет границы сохранения жизни, в том числе и во времени. Например, в толще ледника Антарктиды при глубоком бурении были обнаружены микроорганизмы (споры бактерий, грибов и дрожжей), развившиеся впоследствии на обычных питательных средах. Возраст соответствующих горизонтов льда достигает 10–13 тыс. лет.

Анабиоз – достаточно редкое явление. Он возможен далеко не для всех видов и является крайним состоянием покоя в живой природе. Его необходимое условие – сохранение неповрежденными тонких внутриклеточных структур при высушивании или глубоком охлаждении организмов. Это условие невыполнимо для большинства видов, имеющих сложную организацию клеток, тканей и органов. Способность к анабиозу обнаруживается у видов, имеющих простое или упрощенное строение и обитающих в условиях резкого колебания влажности (пересыхающие мелкие водоемы, подушки мхов и лишайников и т. п.).

Формы покоя в состоянии пониженной жизнедеятельности делят на **гипобиоз** и **криптобиоз**, или покой вынужденный и покой физиологический. При гипобиозе торможение активности возникает под прямым давлением неблагоприятных условий и прекращается почти сразу после того, как эти условия возвращаются к норме. Подобное подавление процессов жизнедеятельности может возникать при недостатке тепла, воды, кислорода, при повышении осмотического давления и т. п. Вынужденный покой наступает на любой стадии онтогенеза. Выгоды гипобиоза – быстрое восстановление активной жизнедеятельности. Пример гипобиоза: почки побегов древесных растений, срезанные осенью и поставленные в воду в комнате, длительный период не распускаются. Пример криптобиоза: побеги, срезанные в конце зимы и поставленные в воду, развиваются быстро.

Криптобиоз связан с комплексом эндогенных физиологических перестроек, которые происходят заблаговременно до наступления неблагоприятных сезонных изменений, и организмы оказываются к ним готовы. Криптобиоз является адаптацией к сезонной или иной периодичности абиотических факторов внешней среды, их регулярной цикличности.

Он составляет часть жизненного цикла организмов, возникает не на любой, а на определенной стадии индивидуального развития, приуроченной к переживанию критических периодов года.

Состояния гипобиоза, криптобиоза и анабиоза обеспечивают выживание видов в природных условиях разных широт, часто экстремальных, позволяет сохранять организмы в течение длительных неблагоприятных периодов, расселяться в пространстве и раздвигают границы возможности и распространения жизни в целом.

Другой, противоположный путь выживания – *сопротивление* влиянию внешней среды связан с поддержанием постоянства внутренней среды и требует больших затрат энергии и специальных приспособлений во внешнем и внутреннем строении организмов. Например, теплокровные животные поддерживают внутри себя постоянную температуру, в клетках наземных растений содержатся запасы влаги, что позволяет им жить на суше.

При втором пути организмы могут поддерживать нормальную жизнедеятельность в очень широком диапазоне внешних условий, но тратят много энергии, которую им необходимо постоянно восполнять. Кроме того, такие организмы очень неустойчивы к отклонениям их внутренней среды.

Еще один способ выживания – *избегание* неблагоприятных условий и активный поиск других, более благоприятных местообитаний. Этот путь приспособлений доступен только подвижным животным, которые могут перемещаться в пространстве (например, дальние перелеты птиц, устройство нор и т. д.).

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое «среда обитания»? Классификация сред обитания.
2. Что понимается под экологическим фактором? Абиотические и биотические факторы.
3. Перечислите общие закономерности действия факторов среды на организмы. Раскройте их сущность и значение.
4. Перечислите среды жизни и наиболее типичные их свойства.
5. Назовите пути приспособления организмов к среде обитания.

2. ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИИ [15, 17, 19, 20]

2.1. Понятие популяции

Впервые понятие о популяции было сформулировано В. Иогансеном (1903): «Индивиды любого вида живого всегда представлены в природной среде не изолированными отдельностями, а только их определенным образом организованными совокупностями». Термин «популяция» происходит от латинского слова *populus* (народ) и в дословном переводе означает «население».

Любая популяция занимает определенное положение в пространстве и пространственно структурирована. Особи, входящие в состав популяции, при всем своем сходстве неравноценны по их функции в составе популяции и по своим индивидуальным свойствам. Особи, составляющие популяцию, непрерывно обмениваются информацией. Информационные процессы представляют собой специфический механизм формирования и поддержания целостности популяции как системы, во времени и пространстве.

Популяция – совокупность особей определённого вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющих определённое пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров; она отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Вид – это совокупность особей, обладающих сходством внутреннего и внешнего строения, биохимических и физиологических функций, свободно скрещивающихся и дающих плодовитое потомство, приспособленных к определенным условиям жизни, обладающих определенным типом взаимоотношений с абиотической и биотической средой и занимающих в природе определенную область – ареал.

Ареал – территория, которую занимает данный вид.

В состав одного вида организмов могут входить несколько, иногда много популяций. В популяции действуют все четыре элементарных эволюционных фактора: мутационный процесс; колебание численности (популяционные волны); изоляция; естественный отбор. При этом два первых оказываются факторами-«поставщиками» элементарного эволюционного материала, изоляция – фактором-«усилителем» возникающих генетических различий, а естественный отбор – единственным фактором, формирующим адаптации (А.В. Яблоков, 1987).

Сложность представления о популяции определяется двойственностью её положения в рядах иерархически соподчинённых биологических систем, которые отражают различные уровни организации живой материи. С одной стороны, популяция включается в генетико-эволюционный ряд, отражающий филогенез таксонов разного уровня:

Организм → популяция → вид → род → царство.

В данном случае популяция выступает как форма существования вида, и её основная функция заключается в обеспечении устойчивого выживания и воспроизведении вида в конкретных условиях, т. е. популяция в этом ряду выступает как элементарная единица преобразования вида (И.А. Шилов, 1998).

С другой стороны, популяция находится в конкретных экологических условиях и вступает в самые разнообразные взаимоотношения с популяциями других видов, т. е. всегда включена в состав конкретного биогеоценоза.

Обычно в биоценотическом плане популяция отражается в функционально-энергетическом ряду различных уровней организации жизни следующим образом:

Организм → популяция → биогеоценоз → биосфера.

В принципе последний подход отражает экологический аспект в изучении популяций. Здесь популяция выступает как функциональная подсистема конкретного биоценоза, её функция заключается в участии в трофических цепях, что определяется видоспецифическим типом обмена. Устойчивое выполнение этой функции основывается на адаптационных возможностях популяции, способности к поддержанию гомеостаза, вследствие чего обеспечивается участие вида в круговороте веществ.

Основными характеристиками популяции являются: плотность, численность, рождаемость, смертность и темп роста.

Популяции как групповые объединения особей обладают рядом специфических показателей, которые не присущи каждой отдельной особи. При этом выделяют две группы количественных показателей: статические и динамические. Состояние популяции на данный момент времени характеризуют *статические показатели* (численность и плотность).

Динамические показатели – это величины, оценивающие интенсивность проходящих в них процессов (рождаемость, смертность, прирост, темпы прироста и др.). Необходимо подчеркнуть, что сами по себе статические показатели постоянством не отличаются; во времени они меняются иногда даже очень значительно (А.М. Гиляров, 1990).

Численность – общее количество особей на выделяемой территории или в данном объеме. Этот показатель никогда не бывает постоянным и зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. Оценить общую численность природной популяции всегда довольно сложно, но в редких случаях возможно, когда речь идет о крупных и хорошо заметных организмах.

Плотность – число особей (или биомасса) на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства. Плотность популяции также изменчива и зависит от численности. В случае возрастания численности плотность популяции не увеличивается лишь в том случае, если возможно расширение ареала.

Иногда важно различать *среднюю* плотность – численность (или биомасса) на единицу всего пространства и *удельную (экологическую)* плотность – численность (или биомасса) на единицу обитаемого пространства.

Различие между этими двумя определениями хорошо проиллюстрировано Ю. Одумом (1986).

Ю. Одум приводит данные по лесному аисту в Национальном парке Эверглейдс во Флориде. В данной местности плотность мелких рыб с падением уровня воды в течение сухого сезона в целом снижается, но экологическая плотность при этом возрастает, так как по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу водной поверхности. Аисты откладывают яйца таким образом, что вылупление птенцов приходится на период пика экологической плотности рыб. Это облегчает родителям ловлю рыбы для питания птенцов. Получается, что для аиста важна экологическая, а не средняя плотность пищевых объектов.

Часто важнее знать не конкретную величину популяции в тот или иной момент времени, а ее динамику. В таких случаях полезны показатели *относительного обилия*. Они могут быть отнесены к определенным промежуткам времени, их можно выражать в процентах (например, *частота встречаемости*). При геоботанических описаниях применяют *показатель значимости* для каждого вида, объединяя при этом плотность и частоту встречаемости. Индексы относительного обилия широко используют для популяций крупных животных и наземных растений, когда оценивают численность на больших площадях.

Рождаемость – число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения. Рождаемость по определению может быть величиной положительной или равной нулю. Она характеризуется биотическим потенциалом, представляющим собой скорость, с которой при непрерывном размножении (возможном только теоретически при идеальных экологических условиях существования) особи определенного вида могут покрывать земной шар равномерным слоем. Этот важнейший, но условный показатель имеет самые разные значения. Так, для слонов он равен 0,3 м/сек, а для бактерий – сотни метров в секунду. Например, одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить всю Землю.

Максимальная рождаемость (абсолютная, физиологическая) – это теоретический максимум скорости образования новых особей в идеальных условиях (когда размножение сдерживается только физиологическими факторами). Эта величина постоянна для данной популяции.

Экологическая рождаемость (реализованная) обозначает увеличение численности популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина может варьировать в зависимости от размерно-возрастного состава популяции, от абиотических факторов (Ю. Одум, 1986).

Обычно рождаемость выражают либо как скорость, определяемую путем деления общего числа вновь появившихся особей на время (это абсолютная рождаемость), либо как число вновь появившихся особей в единицу времени на одну особь в популяции (это удельная рождаемость).

Смертность – число погибших в популяции особей в определенный отрезок времени. Подобно рождаемости она зависит от условий среды обитания, возраста и состава популяции. Смертность выражается в процентах к начальной или чаще к средней ее величине.

Экологическая смертность (реальная) – гибель особей в данных условиях среды. Эта величина, как и экологическая рождаемость, непостоянна и зависит от условий среды и состояния самой популяции. *Минимальная смертность* – величина, постоянная для конкретной популяции, которая представляет собой гибель особей в идеальных условиях.

Прирост популяции – разница между рождаемостью и смертностью. Прирост может быть положительным, нулевым или отрицательным.

Темп роста популяции – средний прирост ее за единицу времени. Изменения темпов роста популяции могут сильно различаться. Например, в одном случае темп роста сначала высок и стабилен независимо от нарастающей плотности. При достижении определенной плотности он падает до нуля. Это свидетельствует о снижении воспроизводства в популяции. В природе такая ситуация возникает при захвате популяциями организмов новых мест обитания.

2.2. Структура популяций

Различают половую, возрастную, генетическую, пространственную и экологическую структуру популяций.

Половая структура популяции. *Половая структура* – это соотношение мужских и женских особей в разных возрастных группах. Половое размножение встречается у подавляющего большинства организмов. Правда, существует целый ряд растений и беспозвоночных животных, у которых оно очень редко происходит. Половой процесс позволяет генам в каждом поколении перемешиваться и образовывать разные сочетания (Э. Пианка, 1981). Чем выше степень генетической разнородности популяции, тем быстрее и полнее популяция приспосабливается к изменению условий среды. Половая структура определяется *первичным* (при возникновении зигот), *вторичным* (у новорождённых независимо от способа «рождения») и *третичным* (к моменту наступления половой зрелости) соотношением полов.

Первичное соотношение полов определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно близко 1:1. Крайним случаем первичного определения пола, при котором возникает единственный пол – женский, являются партеногенетические формы.

Вторичное соотношение полов устанавливается в раннем возрасте, например, у осетровых рыб уже на 5–6-й месяц развития. Однако в ряде случаев оказывается, что на него могут влиять различные экологические факторы. Например, температура инкубации яиц, при которой выводится одинаковое количество особей каждого пола морских черепах *Caretta caretta*, составляет 29,3 °C при продолжительности 52,6 дня. Однако при отклонении от этой температуры происходят и изменения полов при вылуплении.

Доказана возможность гормональной регуляции вторичного соотношения полов практически у всех крупных групп позвоночных.

Третичное соотношение полов. Достаточно подробно изучена динамика третичного соотношения полов для человека (в разных странах – во Франции, России, Швеции, Коста-Рики и др.). Оказалось, что при наступлении половой

зрелости соотношение обычно одинаковое, а затем в старших возрастных группах доля мужских особей постепенно уменьшается, что связано как с физиолого-биохимическими и генетическими, так и с социальными особенностями мужского пола.

Вариации в соотношении полов имеют большое экологическое значение. В популяциях, находящихся в состоянии депрессии, целесообразно выживание, прежде всего именно самцов, несущих ту же часть генофонда, что и самки, но нуждающихся для своего развития в меньшем количестве питательных веществ. Кроме того, самцы обычно больше способны к миграциям (особенно это касается насекомых) и, следовательно, имеют возможность найти более благоприятные условия.

Возрастная структура популяций. Возрастная структура популяции отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений. Возрастная структура связана с генетическими особенностями вида, которые реализуются в зависимости от конкретных условий существования отдельных популяций. С возрастом могут происходить значительные изменения в среде обитания особей, в типе питания и т. п. Наиболее яркие примеры – чрезвычайно резкие смены стадий развития в онтогенезе насекомых (гусеницы и бабочки) и земноводных (головастики и лягушки). Возрастные изменения в популяции существенно усиливают её экологическую неоднородность. При этом повышается вероятность того, что при сильных отклонениях от нормы в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей, и она сможет продолжить своё существование.

Возрастная структура может быть выражена разными способами (Яблоков, 1987): 1) соотношением групп особей разного возраста (так называемые «возрастные пирамиды»); 2) соотношением разных поколений, приплодов и возрастных групп; 3) соотношением длительности предрепродукционного, репродукционного и пострепродукционного периодов; 4) характером роста особей. В возрастной структуре популяции используются понятия: поколение, приплод, возрастная группа.

Поколение (генерация) – всё непосредственное потомство особей, появившихся на свет на протяжении одного цикла размножения (у однократно размножающихся видов) или всего репродуктивного периода (у видов с неоднократным размножением на протяжении жизни). При этом продолжительность соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной популяции.

Приплод (посев) – одновременно родившиеся особи от определённой совокупности родителей. Одна группа родителей может иметь несколько приплодов на протяжении одного или нескольких сезонов размножения. Приплод определённой пары родителей у живородящих животных – *помёт*.

Возрастная группа – группа особей одинакового (астрономического или физиологического) возраста. В разных группах организмов определяется с разной точностью («молодые», «старые», «сеголетки», «годовики», личинки, имаго и т. д.).

Возрастные пирамиды отражают дифференцированную по возрастам смертность особей, а популяции отличаются подвижными характеристиками, изменяющимися даже в одной популяции на протяжении сравнительно коротких периодов времени (рис. 6).

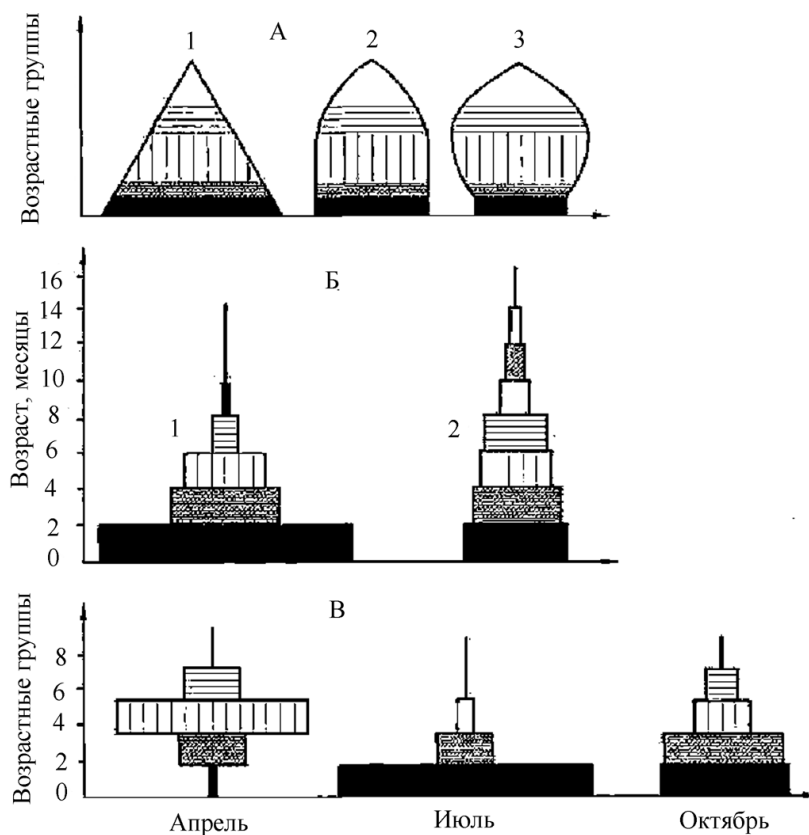


Рис. 6. Возрастная структура популяций у животных (по Ю. Одуму, 1975; В.Ф. Осадчих и Е.А. Яблонской, 1968): А – общая схема, Б – лабораторные популяции полевки *Microtus agrestis*, В – сезонные изменения соотношения возрастных групп моллюска *Adaena vitrea* в Северном Каспии.

Различная штриховка – разные возрастные группы: 1 – растущая, 2 – стабильная, 3 – сокращающаяся популяции

Иногда на возрастную структуру популяций влияет экологическая ситуация, например, на загрязнённой территории в популяции озёрной лягушки полностью отсутствуют сеголетки и годовики, тогда как возрастной состав условно чистой популяции имеет типичную для позвоночных структуру. Это свидетельствует о неспособности лягушек загрязнённой зоны к нормальной репродукции, и популяция в таких условиях поддерживается благодаря миграции особей из других мест.

В популяциях растений, произрастающих в районах с повышенной антропогенной нагрузкой, возрастная структура претерпевает определённые изменения (Морозова и др., 2003). Так, на промышленных отвалах наблюдается постоянное «омоложение» популяции подроста сосны и берёзы за счёт отмирания особей более старших возрастных групп. В местах, неблагоприятных для роста трав, они начинают формироваться целиком из

одновозрастных особей, т. е. возрастной спектр состоит из одной возрастной группы.

Можно сделать несколько выводов. Во-первых, возрастной состав популяции зависит от ряда факторов: времени достижения половой зрелости; общей продолжительности жизни; длительности периода размножения; продолжительности поколения; частоты приплодов; характера смертности в разных возрастных и половых группах; типа динамики численности. Во-вторых, поскольку все эти факторы могут различаться для разных популяций внутри вида, возрастная структура оказывается неустойчивой характеристикой популяции.

Пространственная структура популяций. Как в пределах всего вида, так и в пределах отдельной популяции особи всегда распределены неравномерно. Это определяется физико-географическими и иными условиями обитания, вызывающими неравномерность распределения пищевых ресурсов, укрытий, мест, более благоприятных в данный момент для тех или иных особей разных возрастно-половых и эколого-физиологических групп. *Пространственная структура* – это характер распределения в популяционном ареале отдельных особей и их группировок.

Согласно Р. Риклефсу (1979) и Ю. Одуму (1986), существуют три основных типа распределения особей в популяциях:

1. равномерное (более регулярное или чрезмерное рассеяние);
2. случайное;
3. групповое (агрегированное, скученное, нерегулярное и неслучайное).

Изредка в природе встречается почти равномерное распространение особей на занимаемой территории. В идеале оно характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних, при этом величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается взаимное угнетение. Равномерное распределение возможно лишь в относительно однородной среде, как, например, в чистых зарослях некоторых растений. Случайное размещение возникает в том случае, если среда более или менее равномерна и особи не испытывают ни притяжения друг к другу, ни отталкивания. Именно так распределены в муке при сравнительно небольшой плотности личинки большого мучного хруща *Tenebrio molitor*, а также личинки жуков-стафилинид на поверхности почвы (В.Б. Чернышёв, 1996).

Однако в связи с неоднородностью занимаемого пространства, а также особенностями биологии видов члены популяции чаще всего распределяются в пространстве неравномерно.

Для внутренней структуры большинства популяций характерно образование групп разных размеров. Такие группы представляют собой результат агрегирования особей, происходящего по различным причинам: вследствие локальных различий в местообитаниях; под влиянием суточных и сезонных изменений погодных условий; в связи с процессами размножения; в результате социального притяжения (у высших животных).

Практически у всех позвоночных известны мельчайшие репродуктивные группировки, простые или сложные, постоянные или временные. Они обычно состоят из брачующихся пар либо из пары взрослых особей с детенышами, либо из устойчивых семейных ячеек с молодняком. Примеры - прайды у львов, гаремы у тюленей, стаи у волков, стада копытных.

По типу использования пространства все позвоночные животные подразделяются на *оседлых и кочевых*. Оседлые отличаются инстинктами привязанности к своему участку, стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию («хоминг» - чувство дома). Оседлому образу жизни присущи существенные биологические преимущества. В частности, на знакомой территории облегчается свободная ориентация, животное тратит меньше времени на поиск корма, быстрее находит укрытие от врага, а также может при необходимости создавать запасы пищи. Длительное обитание на одном участке у многих видов животных сопровождается определёнными формами «благоустройства» территории: строительство разного рода убежищ, формирование запасов корма, устройство системы переходов и т. п. Всё это повышает эффективность жизнедеятельности при одновременном уменьшении энергозатрат и времени на отдельные её формы, а также способствует снижению пресса хищников.

Величина и форма участка обитания довольно широко варьируются у разных видов, иногда и внутри популяции одного вида. Эти параметры участков определяются комплексом факторов – абиотических (рельеф, структура почвы, экспозиция склона и т. п.) и биотических. Пожалуй, самое главное условие – обеспеченность кормом. К примеру, у лисицы в лесных угодьях с обильной кормовой базой размеры участков составляли 57–160 га, а в менее кормных биотопах они увеличивались до 520 га. Не меньшее влияние на размеры участка оказывает и наличие убежищ, мест, оптимальных для обустройства гнёзд, структурированность участка. Убежища во многих случаях лимитируют распределение животных. Например, возможности поселения птиц, гнездящихся в земляных норах, зависят от присутствия обрывов, где они могут быть вырыты. Для млекопитающих, строящих норы, важен микрорельеф. Неоднородность участка обитания сказывается на различных формах деятельности (например, чем он неоднороднее, тем больше возможность их осуществления), что обуславливает размер участка (проявляется обратная зависимость).

В процессе освоения участка у особей формируется определённый стереотип поведения в пределах знакомой территории. Он выступает в качестве механизма, удерживающего животное в пределах участка, поскольку выход за его границы немедленно стимулирует цепь реакций, способствующих возвращению особи на «свою» территорию. Кроме того, особям-резидентам свойственны определённые формы защиты участка от вторжения непрошенных «гостей». Их можно условно разделить на активные и пассивные. К первым относятся различные формы активной защиты участка: нападение на вторгнувшихся особей, демонстративное поведение и др. Пассивная защита в основном выражается в различных формах маркировки территории.

У млекопитающих этому служат пахучие железы видов, отличающихся большой драчливостью (Наумов, 1963).

Территориальное поведение животных ярко выражено в период размножения. По его окончании у многих видов распространение по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом поведения. Например, после вылета птенцов большинство воробьиных объединяются в стаи, совершающие кочевки.

Для оседлых животных все варианты общей пространственной структуры популяций обычно сводятся к четырем основным типам: *диффузному, мозаичному, пульсирующему и циклическому*. Для популяций, характеризующихся резкими колебаниями численности, характерен пульсирующий тип пространственной структуры. Известно, что в годы резкого падения численности некоторые животные собираются на наиболее благоприятных для жизни участках. Так, полевки в лесостепи в засушливые годы заселяют заболоченные берега озер. Такой тип структуры отмечается у многих видов панцирных клещей и коллембол, заселяющих лесную подстилку. В сухое время эти беспозвоночные собираются возле стволов деревьев, где более благоприятный режим влажности; во влажные периоды их популяции расширяются и занимают весь покров растительных остатков на поверхности почвы.

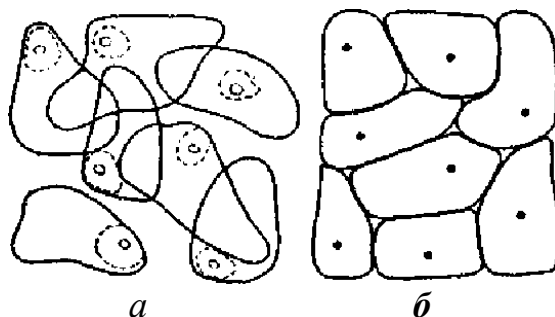


Рис. 7. Пространственная структура популяции

Существуют два типа территориальности: а) частично совмещенные кормовые и репродуктивные территории: не защищаемые охотничьи участки с одним защищенным местом на каждом участке; б) четко разграниченные территории: защищаемые участки гнездования птиц.

Этологическая структура. Особи, входящие в ту или иную популяцию, могут жить изолированно, либо объединяются в стаи, стада или колонии и ведут групповой образ жизни. В любом случае между особями возникают определенные взаимоотношения. Эти реакции могут быть положительными (привлечение) или отрицательными (избегание). В качестве средств связи животные используют зрительные, обонятельные и слуховые сигналы. Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют *этологической*, или поведенческой, структурой популяции.

Выделяют два основных типа образа жизни: одиночный и групповой. Под *одиночным* или одиночно-семейным образом жизни понимают раздельное существование животных каждого на своем индивидуальном участке. У видов с

преимущественно одиночным образом жизни часто возникают временные скопления – в местах зимовок, а также в период размножения (при этом одиночный образ жизни переходит в одиночно-семейный). Одиночный образ жизни характерен для многих видов, но лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Поэтому абсолютно одиночного существования организмов в природе не встречается, иначе погибли бы целые популяции. У многих видов в сезон размножения объединяющиеся в пары (семьи) самцы и самки занимают (каждая пара) индивидуальный участок, на котором до подрастания и распада семьи живут и их детеныши.

Групповой образ жизни существует наравне с одиночным. Существование в составе группы имеет свои выгоды. В группе животные легче обеспечивают себя кормом, затрачивают меньше энергии на добывание пищи. Скопление особей существенно повышает вероятность раннего обнаружения опасности, поскольку система взаимного оповещения передает новость всей группе.

Групповые объединения способствуют созданию благоприятных микроклиматических условий. Различная густота произрастания растений создает оптимальную освещенность и поддерживает благоприятный режим температуры и влажности. Животные пользуются образованным растительным сообществом микроклиматом, но могут создавать его и сами. В семьях общественных насекомых скопление многих особей обеспечивает поддержание почти постоянной температуры. Пчелиная семья, несмотря на пойкилотермность отдельных особей, способна поддерживать почти постоянную температуру в улье. Проживание в группе себе подобных отражается и на протекании многих физиологических процессов в организме животных. У искусственно изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность.

Под *эффектом группы* понимают оптимизацию физиологических процессов, ведущую к повышению жизнеспособности особей при их совместном существовании. Эффект группы проявляется как реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида.

Известно, что для выживания слонов стадо должно состоять как минимум из 25 особей. Эффект группы состоит также в ускорении темпов роста животных, повышения плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума. В группах животные часто способны поддерживать оптимум температуры. У многих животных вне группы не реализуется плодовитость. Например, голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц.

Семья. Семейный образ жизни резко усиливает связи между родителями и их потомством. При этом территориальное поведение животных выражено наиболее ярко. Можно выделить несколько типов семейных групп. В отцовских семьях заботу о потомстве берёт на себя самец.

Самцы морских коньков *Hippocampus* вынашивают в своей сумке икру и потомство от нескольких самок, а самцы рыб игл *Sygnathus* – от одной и до тех пор, пока потомство не достигнет определённых размеров.

Наиболее распространённый тип – материнские семьи. У многих птиц охраняет кладку и выкармливает потомство самка. В семьях смешанного типа в охране и выкармливании молодняка принимают участие оба родителя. Таковы, например, некоторые виды птиц (ласточки, лебеди и другие).

Колония. Это групповое поселение оседлых видов соединяет особенности одиночного и группового образа жизни. Колония может существовать длительно (грызуны) или возникает лишь на период размножения (врановые). Сам термин «колония» используется в очень широком смысле в применении к репродуктивным группировкам самого различного характера.

Велико разнообразие колониальных поселений у птиц. Они представлены колониями гнездящихся грачей, чаек, птичьими базарами и т. п. У каждого такого поселения существует свой охотничий участок, с размерами и кормностью которого связана величина колонии. Птичьи базары представляют собой колониальное гнездование нескольких видов: чаек, гагарок, кайр, тупиков и др.

Колониальных видов достаточно много и среди млекопитающих. Особенно значительное их количество среди отряда грызунов. Колониальные поселения сусликов, сурков, песчанок, полёвок образованы из самостоятельных индивидуальных участков отдельных особей или семей, довольно тесно прилегающих или налегающих друг на друга. Вследствие небольших размеров таких участков образуется единое поселение, в котором животные видят друг друга и могут сигнализировать об опасности. Часто такие колонии объединяют особей, находящихся в родстве, а особи «неродственные» не допускаются в пределы участка.

Стая – это временное объединение животных одного вида, связанное общностью мест обитания или размножения. Стайность обеспечивает выполнение каких-либо функций в жизни вида, например, защиты от врагов, добычи, миграции (стая волков в зимний период).

Прайд – это устойчивая, с относительно стабильной численностью группировка львов.

Стадо – это группа животных одного вида, обитающая на какой-либо территории или акватории. С экологической точки зрения стадо и стая – примерно одно и то же. Формирование стад как целостных единиц полностью определяется врожденным стремлением находиться в контакте с другими особями своего вида. В стаде осуществляются все основные жизненные функции. При этом основу группового поведения животных в стадах составляют взаимоотношения доминирования, т. е. подчинения, которое обусловлено индивидуальными различиями между особями. Иерархически организованному стаду свойствен закономерный характер перемещения, определенная организация при защите, отдыхе и т. п. В биологическом аспекте смысл иерархической системы «доминирование – подчинение» заключается в согласованном поведении группы, которое выгодно для всех ее членов.

2.3. Динамика численности популяции

Способность популяции к воспроизведению означает потенциальную возможность постоянного увеличения ее численности. Если отвлечься от лимитирующего влияния комплекса факторов внешней среды, рост численности популяции можно представить как постоянно идущий процесс.

$$r = dN / Ndt,$$

где r – удельная скорость роста популяции;

N – численность популяции;

t – временной промежуток, в течение которого учитывают эти изменения;

d – дифференциал.

При условиях неограниченного роста изменение численности популяции во времени выражается *экспоненциальной кривой* (рис. 8а). Экспоненциальная модель роста популяции отражает ее потенциальные возможности размножения. Показатель мгновенной удельной скорости роста популяции r нередко определяют как *репродуктивный потенциал*, или *биотический потенциал*.

Естественный рост популяции никогда не реализуется в форме экспоненциальной модели, в крайнем случае, следует ей в течение относительно короткого времени. Рост численности ограничен комплексом факторов внешней среды и складывается как результат соотношения меняющихся значений рождения и смертности.

Наиболее близко естественный рост численности отражает *логистическая модель роста* популяции, в которой изменение численности во времени выражаются S-образной кривой, форма которой определяется зависимой от численности величиной соотношения рождаемости и смертности (рис. 8б).

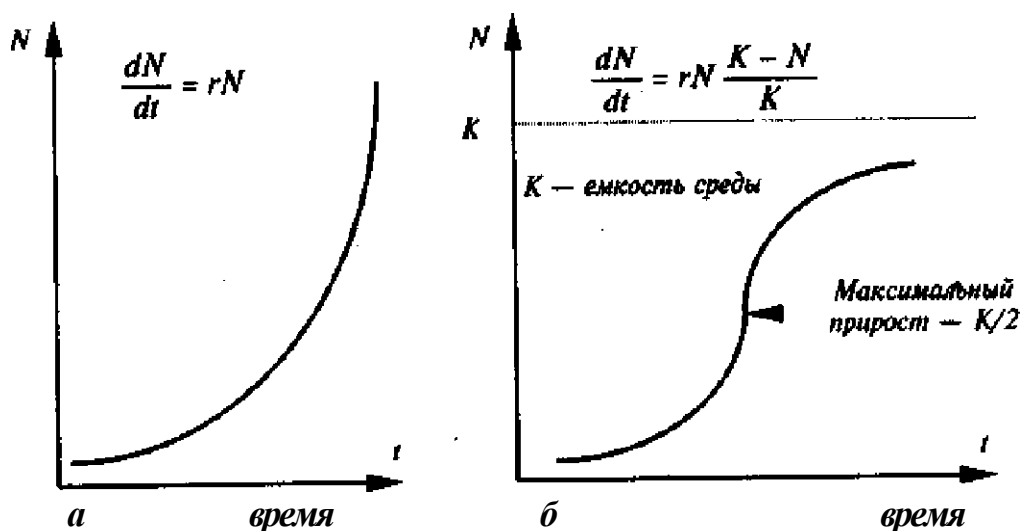


Рис. 8. Кривые роста численности популяций:

а) экспоненциальная кривая роста при идеальных условиях среды;

б) логистическая кривая роста в реальных естественных условиях при емкости среды, равной K

В соответствии с логистической моделью рост популяции некоторое время идет замедленно, затем кривая численности круто возрастает и, наконец, выходит на плато, определяемое емкостью угодий. Этот конечный уровень отражает уравнивание процессов рождаемости и смертности в соответствии с ресурсами среды. Уравнение логистической кривой выглядит следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K - N}{K}\right),$$

где r – удельная скорость роста;

N – численность популяции;

K – предельная в данных условиях величина, отражающая экологическую емкость угодий;

t – временной промежуток, в течение которого учитывают эти изменения;

d – дифференциал.

Типы динамики численности популяции. Численность естественных популяций не остается постоянной даже при выходе на плато логистической кривой. Практически у всех исследуемых видов обнаруживаются подъемы и спады численности, имеющие волнообразный циклический характер.

Ещё в начале 40-х гг. С.А. Северцов, проанализировавший многолетний ход численности у большого числа видов млекопитающих и птиц, установил несколько типов их динамики. Для млекопитающих им описано 7 типов динамики населения. В наиболее обобщённом виде выделяют 3 типа динамики численности популяции (рис. 9).

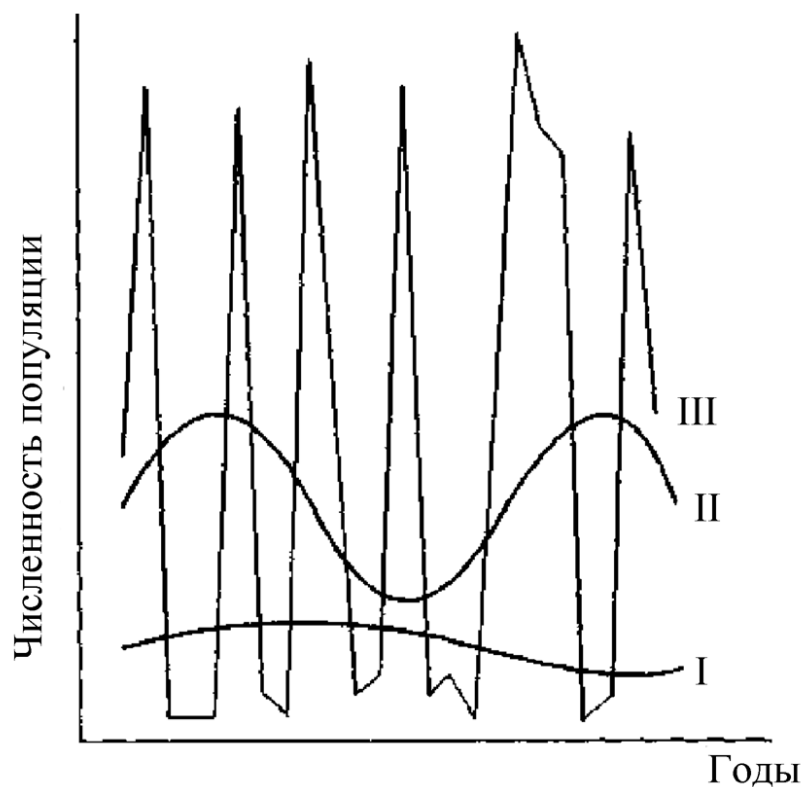


Рис. 9. Типы динамики численности населения по С.А. Северцову:

I – стабильный; II – лабильный; III – эфемерный

I. *Стабильный тип* характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебания численности. Этот тип свойственен крупным животным с большой продолжительностью жизни, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью. Примером могут служить копытные млекопитающие (период колебаний численности 10–20 лет), китообразные, гоминиды, крупные орлы, некоторые рептилии и др.

II. *Лабильный тип* отличается закономерными колебаниями численности с периодами порядка 5–11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Характерны сезонные изменения обилия. Такой тип динамики характерен для животных некрупных размеров с более коротким сроком жизни (10–15 лет), более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью. Повышена и средневидовая норма гибели. К этому типу динамики относятся крупные грызуны, зайцеобразные, многие птицы, рыбы, насекомые с длинным циклом развития.

III. *Эфемерный тип* отличается резкой неустойчивой численностью. Перепады ее от минимума до максимума осуществляются очень быстро (иногда в течение сезона); быстро происходит спад численности. Общая длина цикла составляет 4–5 лет, пик численности занимает не более 1 года. Резко выражены сезонные колебания обилия особей. Характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и, соответственно, с высокой нормой гибели. Это некрупные животные, отличающиеся большой плодовитостью: мелкие грызуны, насекомые с коротким циклом развития.

Факторы динамики численности. В современной экологии факторы, ответственные за регулярные изменения численности животных, принято делить на две группы: факторы, не зависящие от плотности населения, и факторы, зависящие от плотности населения.

К группе *факторов, не зависящих от плотности населения*, относится комплекс абиотических факторов, которые в своем воздействии на животных реализуются через составляющие климата и погоды. Биологическое влияние этих факторов характеризуется тем, что они действуют на уровне организма, и эффект их воздействия не связан с такими специфическими популяционными параметрами, как численность и плотность населения. Эффект воздействия климатических факторов на уровень численности и направленность её изменения реализуется в первую очередь через изменения смертности, возрастающей по мере отклонения силы воздействующего фактора от оптимальной величины. При этом уровень смертности и выживания определяется только силой воздействующего фактора с учетом адаптивных возможностей организма и некоторых характеристик среды: наличие убежищ с более благоприятными условиями, смягчающее действие попутных факторов и т. п.

Связь влияния абиотических факторов со структурой популяции может выражаться в избирательно повышенной смертности определённых географических групп животных в популяциях (например, молодняка, мигрантов и др.); на основе изменения демографической структуры популяции

может, как вторичный эффект, меняться и уровень воспроизведения. Показано, например, что в популяциях белки преобладание молодых животных, отличающихся меньшей плодовитостью, снижает общую интенсивность размножения, а преобладание взрослых повышает её. Первая ситуация характерна для пиков численности, а вторая – для фазы её роста. Впрочем, эта сторона проблемы изучена недостаточно (Шилов, 1997).

Роль факторов, не зависящих от плотности населения, в формировании циклов динамики численности связана с цикличным характером многолетних изменений климата и типов погод. На этой основе возникла гипотеза климатических циклов численности. В настоящее время эта гипотеза получила второе рождение в виде концепции связи динамики численности животных с одиннадцатилетними циклами солнечной активности. В частности, в ряде случаев совпадение циклов численности млекопитающих (главным образом, грызунов) и солнечной активности удаётся зарегистрировать объективно.

Мнение многих экологов сводится к тому, что климатические факторы, несомненно, могут быть причиной заметных изменений численности, в том числе и имеющих циклический характер. Но помимо этих факторов динамика численности определяется и многими другими. Кроме того, действия климатических факторов не приводят к созданию устойчивого равновесия: эти факторы не способны реагировать на изменение плотности, т. е. действовать по принципу обратных связей.

Факторы, зависящие от плотности населения. Эта группа факторов включает влияние на уровень и динамику численности данного вида его пищи, хищников, возбудителей болезней и др. Характер влияния зависящих от плотности факторов принципиально отличается от факторов, рассмотренных выше: действуя на численность популяций других видов, они сами испытывают влияние с их стороны. Таким образом, в этом случае правильнее говорить о взаимодействиях популяций разных видов в составе биоценоза, выступающих в роли биоценотического регулятора численности обоих видов. Регуляторный эффект такого рода отношений зависит от плотности населения взаимодействующих популяций.

Г.А. Виктор (1965, 1967) относит биотические взаимодействия к категории *регулирующих факторов* (механизмов) именно на основе способности популяций реагировать как на изменения собственной плотности, так плотности популяций других видов, с которыми они связаны трофическими или иными взаимоотношениями. Регуляция в этом случае осуществляется по принципу обратных связей.

Одна из важных для формирования циклов численности форм биотических взаимоотношений – *отношения потребителя и его пищи*. Высокая обеспеченность пищей вызывает рост рождаемости и уменьшение смертности в популяции потребителей. В результате их численность нарастает, что ведет к усиленному выеданию пищи, и соответственно, к снижению ее численности (биомассы). Это означает ухудшение условий жизни потребителя, падение рождаемости, увеличение смертности и снижение численности. В результате снижается пресс на популяцию кормовых организмов, повышается ее

численность (биомасса), что способствует росту численности потребителя, и цикл начинается снова. Классический пример такого рода взаимоотношений – так называемые лемминговые циклы.

В наиболее четком виде трофически обусловленные циклы численности возникают в условиях взаимодействия пары видов: *взаимоотношения типа «хищник-жертва»*. Анализ и математической интерпретации этих взаимоотношений посвящена большая литература, начиная с классической модели Лотки-Вольтерра.

В системе «хищник-жертва» обе взаимодействующие популяции оказывают влияние на численность и плотность населения друг друга. Идеальным результатом такого взаимодействия оказывается формирование повторяющихся подъемов и спадов численности обоих видов, причем в этой системе колебаний изменения численности хищника отстают по фазе от динамики популяции жертвы. В первую очередь это относится к специализированным хищникам, которые не могут переключиться на другие виды пищи при снижении численности основного кормового вида (или переключаются в малой степени, с опозданием) (рис. 10).

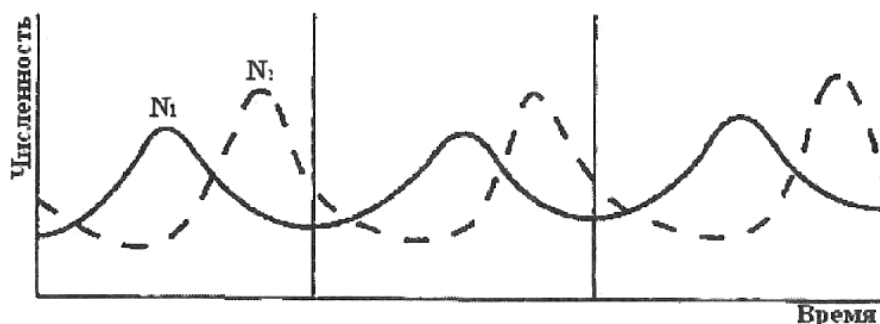


Рис. Взаимосвязанные колебания численности в системе хищник-жертва по модели Лотки-Вольтерра
 N_1 – жертва, N_2 – хищник

Примеров, точно соответствующих теоретическим расчетам динамики взаимодействующих видов в системе «хищник-жертва», при изучении естественных популяций практически не найдено. Причина заключается не в ошибочности модели, а в том, что реальная динамика численности идет под влиянием многих факторов; взаимодействие хищников и жертв – лишь один из них.

Одна из первых попыток получения колебаний численности хищника и жертвы в лаборатории была предпринята Г.Ф. Гаузе в 1933 г. Объектами служили инфузории: мирная *Paramecium caudatum*, подкармливаемая регулярно вносимыми бактериями, и хищная *Didinium nasutum*, потребляющая только инфузорий. Данная система оказалась неустойчивой, поскольку пресс хищника по мере увеличения его численности приводил к полному истреблению жертв, после чего от голода вымирал и сам хищник (рис. 11 А). При внесении в пробирки кусочков ваты, которые служили убежищем для парамеций, дидиниум выедал всех свободноплавающих инфузорий, а затем

вымирал сам. Однако популяция парамеции восстанавливалась за счет немногих оставшихся особей, т. е. в подобных опытах не удавалось получить колебания хищников и их жертв (рис. 11Б). Некоторого подобия циклов удалось добиться, имитируя иммиграцию и внося в пробирку небольшое количество и хищников, и жертв (рис. 11 В).

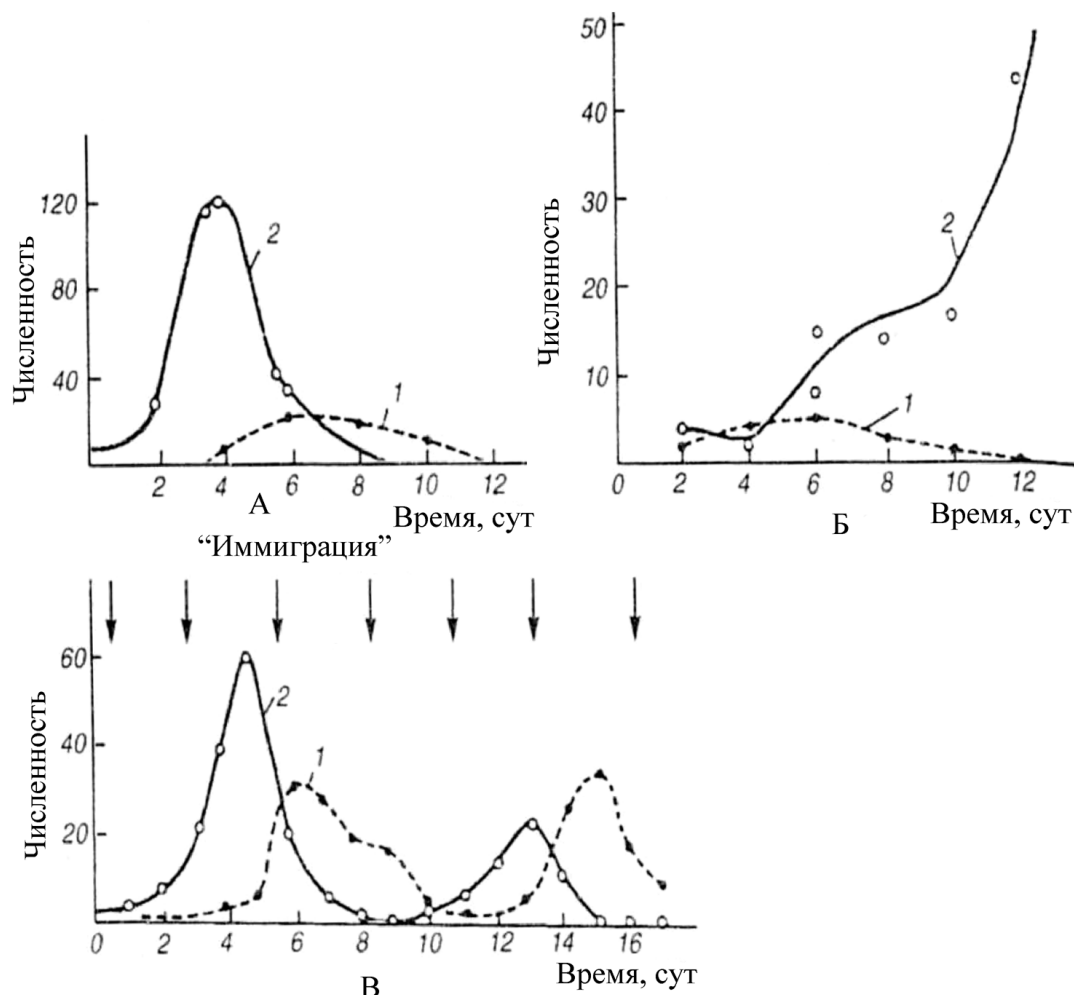


Рис. 11. Экспериментальные данные по изменениям численности хищных инфузорий *Didinium nasutum* (1) и их жертв *Paramecium caudatum* (2) в гомогенной среде (А), при наличии укрытий для жертв (Б) и при регулярной «иммиграции» обоих видов (В)

2.4. Взаимодействия популяций

В природе на каждый организм или группу организмов действуют не только абиотические (физические, химические) факторы, но и живые существа. К *биотическим факторам* относятся все живые организмы, окружающие данный организм и оказывающие на него прямое или косвенное влияние в результате своей жизнедеятельности. Согласно классификации В.И. Беклемишева, прямые и косвенные межвидовые отношения подразделяются на четыре типа: трофические, топические, форические и фабрические.

Трофические связи возникают тогда, когда один вид питается другим. В данном случае первый вид может питаться как живыми особями, так и мертвыми остатками или продуктам жизнедеятельности второго вида.

Топические связи отражают любое (физическое или химическое) изменение условий обитания одного вида вследствие жизнедеятельности другого. Такие связи довольно разнообразны и заключаются в создании среды обитания для другого вида. При этом особенно большая роль в создании или изменении среды для других организмов принадлежит растениям.

Имея наибольшее значение в биоценозе, трофические и топические связи способствуют удержанию друг возле друга организмов разных видов, объединяя их в достаточно стабильные сообщества разных масштабов и состава.

Форические связи проявляются в том, что один вид участвует в распространении другого. В роли переносчиков выступают в основном животные. Транспортирование более мелких особей других животных называется *форезией*, а перенос семян, спор, пыльцы растений – *зоохорией*. Перенос может осуществляться с помощью специальных и разнообразных приспособлений. Животные захватывают семена растений двумя способами. Пассивный захват происходит при случайном соприкосновении тела животного с растением, семена или соплодия которого обладают специальными крючками, выростами, зацепками. Примеры – лопух, череда и другие растения. Активный захват – это поедание сочных плодов и ягод. При этом непереваренные семена выбрасываются с пометом.

Форезия распространена среди мелких членистоногих. Она представляет собой один из способов пассивного расселения и свойственна видам, для которых перенос из одного биотопа в другой жизненно необходим для дальнейшего существования вида. Например, многие насекомые, личинки которых развиваются в трупах, помете животных или в гниющих растениях, несут на себе мелких клещей, переселяющихся таким способом в другие места.

Фабрические связи относятся к такому типу отношений, в которые вступает вид, использующий для своих сооружений (фабрикаций) продукты выделения, либо мертвые остатки, либо живых особей другого вида. Примером в данном случае служат многие виды птиц, которые для постройки гнезд используют самый различный материал (шерсть животных, кора и ветки растений и т. д.).

Межвидовые отношения в биоценозах. В общей форме выделяют межвидовые отношения типа антибиоза, нейтрализма и симбиоза.

Антибиоз (от греч. *anti* – против) – крайнее выражение конкурентных отношений, при которых какой-либо вид полностью препятствует возможности поселения особей других видов в пределах определенной зоны влияния. Он поддерживается главным образом химическим воздействием на потенциальных конкурентов и в наиболее полном виде свойствен ряду грибов и прокариот. Эта форма взаимодействий наиболее развита у прокариот.

У микроорганизмов существует активная форма антибиоза – **антагонизм** (от греч. *antagonisma* – борьба). Она проявляется в том случае, когда один вид

задерживает или полностью подавляет развитие другого. Если один вид образует метаболиты, подавляющие развитие другого вида, не получая ни вреда, ни пользы, говорят об **аменсализме** (от лат. *amens* – безрассудный). Микроорганизмы выделяют различные угнетающие вещества: органические кислоты, щелочи, различные ферменты, спирты. Среди таких веществ наиболее известны антибиотики.

В мире эукариот антибиоз встречается у растений и называется **аллелопатией**. Это такой тип взаимоотношений между растениями, в которых ведущую роль играют специфически действующие продукты обмена веществ. Растения влияют друг на друга через вырабатываемые ими выделения.

Нейтрализм (от лат. *neutalis* – ни тот, ни другой) - тип отношений между видами, при котором они не формируют сколько-нибудь значимых форм прямых взаимодействий. Виды, характеризующиеся таким типом взаимодействия, не оказывают друг на друга заметного биологического влияния. Обычно такие отношения обнаружить нелегко: сложность биоценотических взаимодействий приводит к тому, что большинство видов хотя бы косвенно влияют друг на друга. Чаще всего нейтрализм встречается между видами, не принадлежащими к смежным трофическим уровням.

Конкуренция - это форма взаимоотношений, возникающая между видами и особями со сходными экологическими требованиями. Если конкурирующие организмы принадлежат к одному виду, то взаимоотношения между ними называют *внутривидовой конкуренцией*; если же они относятся к разным видам, то их взаимоотношения называют *межвидовой конкуренцией*. В обоих случаях некий ресурс (пища, вода, свет, участок местообитания и т. п.), потребляемый одной особью, уже не может быть использован другой особью. Когда лисица поймает кролика, то для других лисиц в популяции жертвы становится одним кроликом меньше, причем не только для лисиц, но и для рысей, ястребов и других хищников, которые также охотятся на кроликов (Риклефс, 1979). Формы конкурентного взаимодействия могут очень различаться: от прямой физической борьбы до мирного совместного сосуществования.

В самом широком экологическом смысле хищничество представляет собой главную силу, обеспечивающую передвижение энергии и материи в экосистеме.

Типичное хищничество встречается тогда, когда одно животное (хищник) ловит, убивает и поедает другое, менее удачливое животное (жертву). Хищниками обычно называют организмы, которые ловят и умерщвляют свою добычу. При этом хищниками могут быть как животные, так и растения. Отличие последних в том, что они ловят свою добычу не активными способами, а поджидают ее.

В царстве растений встречается порядка 500 автотрофных видов, способных ловить насекомых и частично их переваривать с помощью протеолитических ферментов. Питание животными встречается и у некоторых грибов. Хищные грибы образуют ловчие аппараты в виде маленьких овальных или шаровидных головок, расположенных на коротких веточках мицелия.

Часто хищные грибы ловят животных, превосходящих их по размерам, например круглых червей. Вскоре после запутывания червя гифы гриба прорастают внутрь и быстро заполняют все тело.

Поскольку хищники – активные животные, у них вырабатываются определенные приспособления к поиску, преследованию и умерщвлению добычи. Во-первых, для хищников характерно хорошее развитие органов чувств (зрение, обоняние). Во-вторых, у них более сложное поведение, выражающееся в особых способах нахождения, преследования или, наоборот, подстерегания добычи.

Способы защиты у животных, которые могут быть потенциальными жертвами, также весьма разнообразны. По механизму проявления их можно разделить на *активные* и *пассивные*. В первом случае у потенциальных жертв развиваются разнообразные механизмы избегания, вырабатывается быстрота реакции, инстинкты обманного поведения и т. п. Пассивная защита развивается в основном у малоподвижных животных.

Приспособления жертв для защиты от хищников могут быть морфологическими, поведенческими и физиологическими (И.А. Шилов, 1998). *Морфологические* средства защиты – это средства индивидуальной защиты сидячих или малоподвижных животных. К ним можно отнести панцири черепах и броненосцев, раковины моллюсков, стрекательные органы кишечнорастворимых, трихоцисты инфузорий, «колючки» ежей, дикобразов, колючки, волосистый покров некоторых гусениц и многие другие образования.

Поведенческие механизмы защиты направлены на убегание, активную оборону, отпугивание или затаивание. Известный пример – заяц.

Наиболее эффективные средства защиты – самые разнообразные *физиологические* механизмы. Ряд животных обладает ядовитыми железами или выделяет неприятно пахнущие жидкости.

Симбиоз (от греч. *symbiosis* – совместная жизнь) – система взаимоотношений, при которых формируются тесные функциональные взаимодействия, выгодные для одного или обоих видов.

При обязательном виде связи симбиоз делится на *факультативный*, при котором каждый организм при отсутствии партнера может жить самостоятельно, и *облигатный*, когда один из симбионтов (или оба) не может существовать самостоятельно.

Мутуализм (от лат. *mutuus* – взаимный) – это форма симбиоза, при которой два разных организма возлагают друг на друга регуляцию своих отношений с внешней средой. При этом отношения между партнерами характеризуются взаимовыгодностью и ни один из них не может существовать без другого (иногда такой тип взаимодействия обозначают как облигатный симбиоз в его узком понимании). Случаи мутуализма чаще всего встречаются у организмов с разными потребностями. Очень часто, например, такие отношения возникают между автотрофами и гетеротрофами. При этом они как бы взаимно дополняют друг друга, т. е. в мутуализме наиболее полно проявляется принцип дополнительности.

Часто упоминаемым классическим примером симбиоза между растениями служит лишайник – сожительство водоросли и гриба, образующих особый целостный организм. Связи между партнерами-симбионтами довольно сложны. В лишайнике фотосинтезирующие водоросли снабжают гриб углеводами и другими органическими веществами (нуклеиновыми кислотами, протеинами, активаторами роста и др.). Грибы поставляют водорослям влагу и минеральные вещества. Однако при недостатке света и прочих неблагоприятных условиях, угнетающих фотосинтез, водоросли могут получать от грибов и органические вещества, поглощаемые ими из субстрата. С другой стороны, в крайних условиях возможен односторонний паразитизм гриба на водоросли.

Микориза – симбиоз мицелия гриба с корнем высшего растения. Такие растения называют микотрофными, или микотрофами.

Еще один пример мутуализма – сожительство покрытосеменных растений с бактериями рода *Rhizobium* (бактериотрофия). Симбиоз с клубеньковыми азотфиксаторами широко распространен среди представителей семейств бобовых (93 % изученных видов) и мимозовых (87%).

В случае *протокооперации* (один из видов симбиоза) пользу получают оба участника, однако их сотрудничество не является абсолютно необходимым условием, и они могут прожить друг без друга. Подобные отношения можно назвать факультативным симбиозом (в его узком понимании). Приведем несколько примеров. Считается, что муравьи многих видов находятся в отношениях протокооперации с тлями, охотно поедая их сладкие выделения, называемые медвяной росой. Муравьи также приносят большую пользу тлям, оберегая их от хищников и паразитов.

Комменсализм (от лат. *com* – с, вместе и *mensa* – стол, трапеза) -- форма симбиоза, при которой один из партнеров (комменсал) возлагает на другого (хозяина) регуляцию своих отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесный контакт. В такой системе метаболическое взаимодействие и антагонизм между партнерами обычно отсутствуют. Основой для комменсальных отношений могут быть общее пространство, субстрат, кров, передвижение и чаще всего пища. Комменсализм в природе встречается гораздо реже мутуализма.

Иногда выделяют несколько форм комменсализма. Основные из них – квартиранство, сотрапезничество и нахлебничество.

Квартиранство (синойкия) – форма отношений, при которой особи какой-либо популяции в качестве укрытий или местожительства используют жилища или тела особей других популяций. К таким организмам можно отнести все растения-эпифиты, поселяющиеся на других растениях как на субстрате для прикрепления. Ряд насекомых обитает в норах грызунов, находя там благоприятные микроклиматические условия.

Сотрапезничество – одновременное или последовательное потребление какого-либо ресурса особями популяций разных видов. Сотрапезничество широко распространено как в естественных, так и в антропогенных

экосистемах. Рыба-прилипала своим спинным плавником (присоской) прикрепляется к коже акулы и использует ее для передвижения.

Нахлебничество – потребление остатков ресурсов одной популяцией после другой. Недоеденные остатки пищи льва или тигра используют гиены, в принципе способные на самостоятельную охоту. Песцы в тундре при отсутствии их постоянной добычи – леммингов – выступают в качестве нахлебников хищных птиц (белые совы, бургомистры). Они подбирают тушки или остатки убитых хищниками гусей, которых сами не в состоянии добыть ввиду меньшей уязвимости добычи для песцов.

Паразитизм в широком плане представляет собой форму взаимоотношений между организмами разных видов, при которых один организм (паразит) использует другого (хозяина) в качестве среды обитания и источника пищи, при этом возлагая на хозяина частичную или полную регуляцию своих отношений с внешней средой.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте определение популяции. Какие основные критерии используются при расчленении вида на популяции?
2. Назовите основные популяционные характеристики.
3. Назовите основные виды структуры популяции.
4. Что понимается под биотическим потенциалом популяции? Почему он не реализуется полностью в природных условиях?
5. Нарисуйте теоретически возможную и реальную кривую роста численности особей в популяциях. Как называются эти кривые?
6. Применим ли к популяции термин «гомеостаз» и в чем он проявляется?
7. Назовите типы отношений организмов по классификации В.И. Беклемишева.
8. Назовите межвидовые отношения организмов в биоценозе. Приведите примеры.

3. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ [1, 7, 15, 17, 23, 25]

3.1. Биоценоз. Биогеоценоз. Экосистема

Группировки совместно обитающих и взаимно связанных видов называют **биоценозами** (от греч. «биос» - жизнь, «ценоз» – общий). Приспособленность членов биоценоза к совместной жизни выражается в определённом сходстве требований к важнейшим абиотическим условиям среды и закономерных отношениях друг с другом.

Понятие «биоценоз» - одно из важнейших в экологии. Этот термин был предложен в 1877 году немецким гидробиологом К. Мёбиусом, изучавшим места обитания устриц в Северном море. Он установил, что устрицы могут жить лишь в определённых условиях (глубина, течения, характер грунта, температура воды, солёность и т. п.) и что вместе с ними постоянно обитает определённый набор других видов - моллюсков, рыб, ракообразных, иглокожих, червей, кишечнополостных, губок и т. п. Все они связаны между собой и подвержены влиянию окружающих условий. Мёбиус обратил внимание на закономерность такого сожительства.

Термин «биоценоз» в современной экологической литературе чаще употребляют применительно к населению территориальных участков, которые на суше выделяют по относительно однородной растительности (обычно по границам растительных ассоциаций), например биоценоз ельника-кисличника, биоценоз суходольного луга, сосняка-беломошника, биоценоз ковыльной степи, пшеничного поля и т. д. При этом имеется в виду вся совокупность живых существ: растений, животных, микроорганизмов, приспособленных к совместному обитанию на данной территории. В водной среде различают биоценозы, соответствующие экологическим подразделениям частей водоёмов, например, биоценозы прибрежных галечных, песчаных или илистых грунтов, абиссальных глубин, пелагические биоценозы крупных круговоротов водных масс и т. п.

По отношению к более мелким сообществам (населению стволов или листвы деревьев, моховых кочек на болотах, нор, муравейниках, разлагающихся пней и т. д.) применяют разнообразные термины: «микросообщества», «биоценоотические группировки», «биоценоотические комплексы» и др.

Принципиальной разницы между биоценоотическими группировками разных масштабов нет. Более мелкие сообщества входят составной, хотя и относительно автономной частью, в более крупные, а те, в свою очередь, являются частями сообществ ещё больших масштабов.

Видовая структура биоценоза. Различают понятия «видовое богатство» и «видовое разнообразие» биоценозов. *Видовое богатство* – это общий набор видов сообщества, который выражается списками представителей разных групп организмов. *Видовое разнообразие* – это показатель, отражающий не только качественный состав биоценоза, но и количественные взаимоотношения видов.

Различают бедные и богатые видами биоценозы. В полярных арктических пустынях и северных тундрах при крайнем дефиците тепла в безводных жарких пустынях, в водоёмах, сильно загрязнённых сточными водами, – везде, где один или сразу несколько факторов среды далеко уклоняются от среднего оптимального для жизни уровня, сообщества сильно обеднены, т. к. лишь немногие виды могут приспособливаться к таким крайним условиям.

Видовой состав биоценозов, кроме того, зависит от длительности их существования, истории каждого биоценоза. Молодые, только формирующиеся сообщества обычно включают меньший набор видов, чем давно сложившиеся, зрелые. Биоценозы, созданные человеком (поля, сады, огороды), также беднее видами, чем сходные с ними природные системы (лесные, степные, луговые). Однообразие и видовую бедность агроценозов человек поддерживает специальной сложной системой агротехнических мер – достаточно вспомнить борьбу с сорняками и вредителями растений.

Почти все наземные и большинство водных биоценозов включают в свой состав и микроорганизмы, и растения, и животных. Однако в некоторых условиях формируются биоценозы, в которых нет растений (например, в пещерах или водоёмах ниже глубины проникновения света), а в исключительных случаях – состоящие только из микроорганизмов (например, в анаэробной среде на дне водоёмов, в гниющих илах, сероводородных источниках и т. п.).

Общее число видов в биоценозе подсчитать довольно сложно. Богатые видами природные сообщества включают тысячи и даже десятки тысяч видов, объединяемых сложной системой разнообразных взаимосвязей.

Сложность видового состава сообществ в значительной мере зависит от разнородности среды обитания. В таких местообитаниях, где могут найти для себя условия различные по экологическим требованиям виды, формируются более богатые по флоре и фауне сообщества. Влияние разнообразия условий на разнообразие видов проявляется, например, в так называемом *пограничном, или опушечном, эффекте*.

Численность той или иной группы организмов в биоценозах сильно зависит от их размеров. Чем мельче особи видов, тем выше их численность в биотопах. Так, например, в почвах обилие простейших исчисляется многими десятками миллиардов на квадратный метр, нематод – несколькими миллионами, клещей и коллембол – десятками или сотнями тысяч, дождевых червей – десятками или сотнями особей. Численность роющих позвоночных – мышевидных грызунов, кротов, землероек рассчитывают уже не на квадратные метры, а на гектары площади.

Размерность видов, входящих в состав природных биоценозов, различается в гигантских масштабах. Например, киты превосходят бактерий в пять млн раз по длине и в $3-10^{20}$ – по объёму.

Виды, преобладающие по численности, являются *доминантами* сообщества. Например, в наших еловых лесах среди деревьев доминирует ель, в травяном покрове – кислица и другие виды, в птичьем населении – королек,

зарянка, пеночка-теньковка, среди мышевидных грызунов – рыжая и красно-серая полевки и т. д.

Доминанты господствуют в сообществе и составляют «видовое ядро» любого биоценоза. Доминантные, или массовые, виды определяют его облик, поддерживают главные связи, в наибольшей мере влияют на местообитание. Обычно типичные наземные биоценозы называют по доминирующим видам растений: сосняк-черничник, березняк волосистоосоковый и т. п. В каждом из них доминируют и определенные виды животных, грибов и микроорганизмов.

Однако не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и без которых поэтому существование большинства других видов невозможно. Такие виды называют *эдификаторами* (буквальный перевод с латинского – строители). Удаление вида-эдификатора из биоценоза обычно вызывает изменение физической среды, в первую очередь, микроклимата биотопа.

Основными эдификаторами наземных биоценозов выступают определённые виды растений: в еловых лесах – ель, в сосновых – сосна, в степях – дерновинные злаки (ковыль, типчак и др.). Однако в некоторых случаях эдификаторами могут быть и животные. Например, на территориях, занятых колониями сурков, именно их роющая деятельность определяет в основном и характер ландшафта, и микроклимат, и условия произрастания растений. В морях типичные эдификаторы среди животных - рифообразующие коралловые полипы.

Редкие и малочисленные виды также очень важны для жизни биоценоза. Они создают его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для пополнения и замещения доминантов, т. е. придают биоценозу устойчивость и обеспечивают надёжность его функционирования в разных условиях.

Между численностью видов-доминантов и общим видовым богатством сообщества существует определённая связь. Со снижением числа видов обычно резко повышается обилие отдельных форм. В таких объединённых сообществах ослабевают биоценологические связи, и некоторые наиболее конкурентоспособные виды получают возможность беспрепятственно размножаться.

Чем специфичнее условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и тем выше может быть численность отдельных видов. Эта закономерность получила название *правила А. Тинемана* по имени немецкого учёного, изучавшего особенности видовой структуры сообществ в 30-е годы прошлого века. В бедных видами биоценозах численность отдельных видов может быть чрезвычайно высокой. Достаточно вспомнить вспышки массового размножения леммингов в тундрах или насекомых-вредителей в агроценозах.

Пространственная структура биоценоза. Определение биоценоза как системы взаимодействующих видов, осуществляющей цикл биогенного круговорота, предусматривает минимальный пространственный объём этого уровня биосистем. Пространственным границам биоценоза соответствует

понятие биотоп. *Биотоп* – четко очерченное пространство, обладающее достаточными для поддержания жизни ресурсами.

В биоценозах вертикальная структура выражена в виде *ярусности*. Верхний ярус представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустарников, кустарничков, травянистых растений и наземный моховой покров. В разных типах леса эта схема выражена не одинаково. В пределах каждого яруса выделяются более или менее обособленные группировки растений разных видов и связанных с ними животных. Такие группировки называют биогеоценотическими синузиями. *С* – 1) экологически и пространственно обособленная часть фитоценоза, состоящая из растений одной или нескольких жизненных форм; 2) совокупность популяций организмов, связанных между собой общими требованиями к среде обитания, нередко в значительной степени видоизменяемой самой совокупностью организмов, составляющих синузию.

Горизонтальная структура выражена *мозаичностью* и реализуется в виде неравномерного распределения популяций отдельных видов по площади. Это определяется особенностями биотопов и взаимоотношениями отдельных видов как внутри популяции, так и между собой. На этой основе формируются разного рода группировки, в которых видовые популяции связаны между собой более тесными функциональными отношениями. *Консорции* (от лат. «*consortium*» – сообщества) – это группировки видов-автотрофов и гетеротрофов, возникающие на основе тесных пространственных и трофических связей. Они обычно формируются на основе особей одного вида, обладающего средообразующим действием. По биологической роли в консорциях различаются детерминанты и собственно консорты (рис. 12).

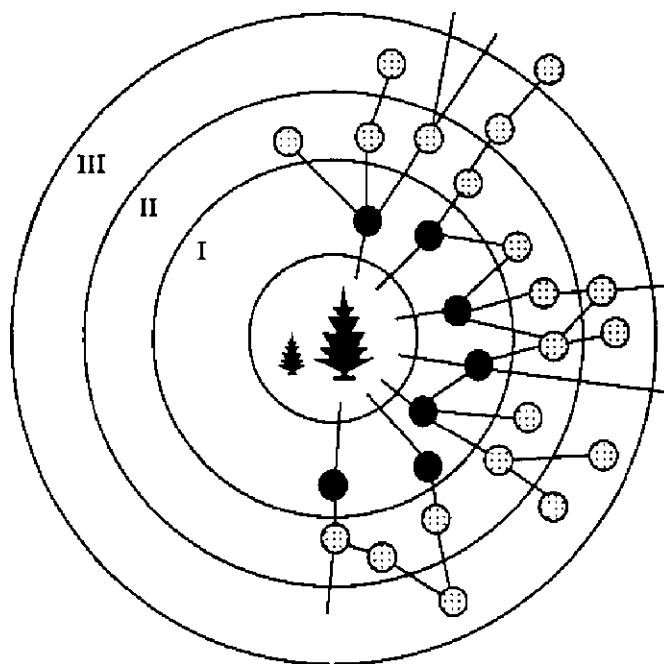


Рис. 12. Схема консорции (по В.В. Мазингу, 1970). Ель - детерминант консорции. Кружочки – консорты; темные кружочки – фиитофаги, фиитопаразиты, эпифиты, гнездящиеся на ели; светлые кружочки – зоофаги, зоопаразиты. I, II, III – концентры консорции

Консорции связаны между собой в биоценотической системе через популяции видов, не являющихся собственно консортами, но вступающие в различные формы отношений с отдельными внутрибиоценотическими группировками.

Внутри биоценоза выделяются элементарные группировки – *парцеллы*. Парцелла – структурная часть горизонтального расчленения биогеоценоза, отличающаяся от других частей составом и свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена. Парцеллы ограничивают обычно по ведущему элементу растительности. Примеры парцелл в хвойно-широколиственном лесу: участки елей с кисличным травянистым покровом, участки дуба со снытевым покровом, заросли папоротника в «окнах» древесного полога.

Биоценоз и биотоп составляют два нераздельных элемента, действующих друг на друга и образующих более или менее устойчивую систему – экосистему. Термин «экосистема» был введен в науку А. Тенсли в 1935 году.

Экосистема – любая совокупность взаимодействующих живых организмов и условий среды, функционирующая как единое целое за счет обмена веществом, энергией и информацией. Экосистемами являются, например, муравейник, участок леса и лес в целом, кабина космического корабля, ландшафт и даже вся биосфера. Термин «экосистема» применим к биоценозам и биотопам самого различного размера.

При характеристике экосистемы обычно рассматриваются такие ее свойства:

- *структура* экосистемы, ее функциональные компоненты, круговороты химических веществ, величина и скорость однонаправленного потока энергии, качество этой энергии, «входы» и «выходы» у системы, т. е. все то, что определяет, как работает экосистема;

- *энергетика* системы, т. е. способ поступления энергии (естественное солнечное или в виде топлива) с расчетом энергетического баланса скорости превращения поступившей энергии в энергию химических связей с синтезируемой биомассой в зависимости от присутствующего населения и условий окружающей среды, их качественного и количественного состояния;

- структура экосистемы и *циклы* движения веществ и энергии по цепям питания и разложения, геохимические циклы и круговороты веществ для выяснения устойчивости функционирования систем;

- *продуктивность* экосистемы в виде биологической *продукции* (первичной, вторичной) и *биомассы*, пирамида продукции (и пирамиды биомассы), продуктивность отдельных трофических уровней или отдельных представителей живого населения, привлекающих внимание человека с тех или иных позиций;

- *трофико-динамическое* состояние экосистемы и утилизация организмами природных ресурсов и потока энергии с количественной оценкой значения отдельных популяций, входящих в экосистему и находящихся на разных ступенях использования энергии;

- *биологическая регуляция* геохимической среды, отражающая зависимость химической и физической среды на Земле от жизнедеятельности организмов.

Биогеоценоз – эволюционно сложившаяся форма организации живого населения в биосфере. Это *многовидовая надорганизменная система*, в которую входят представители различных царств, связанные многими типами отношений как между собой, так и с абиотической средой. Биогеоценозу свойственны целостность и саморегуляция, обусловленные взаимодействием разнообразных связей. Важнейшими типами взаимоотношений среди населения биогеоценоза являются *средообразующие, пищевые и территориальные (пространственные)*. При этом все формы взаимоотношений «осуществляются не на уровне видов (виды могут входить в состав многих разных биоценозов) и не на уровне отдельных особей (взаимоотношения между особями конечны – например, отношения конкретного хищника и поедаемой им жертвы). Устойчивые взаимоотношения устанавливаются только между популяциями видов, входящих в состав данного сообщества. Стабильный характер таких отношений представляет собой результат обоюдных адаптации, выработанных в процессе длительного совместного существования вида в составе сообщества».

Биогеоценоз как биосистема – это «исторически сложившаяся группировка живого населения биосферы, заселяющая общие места обитания, возникшая на основе биогенного круговорота и обеспечивающая его в конкретных природных условиях».

По определению В.Н. Сукачева, биогеоценоз – «это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою, особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» (В.Н. Сукачев, 1964).

Своеобразие биогеоценоза зависит от состава его населения и существующих связей между популяциями, представленными в нем. Вместе с тем условия среды, в которой живут организмы, во многом определяют состав населения биогеоценоза. Организмы, взаимодействуя со средой, изменяют ее, создавая тем самым специфические черты местообитания, неповторимые в иных условиях. Это диалектическое единство организмов и среды функционирует как *саморегулирующая экологическая система*.

Термин «биогеоценоз», или «экосистема», можно применять к сообществам и их средам различных размеров. Например, кочка среди болота или пенёк в лесу, нора с ее населением, аквариум являются примерами микроэкосистемы; отдельную растительную ассоциацию со всеми ее живыми компонентами (например, ельник-кисличник, ельник-брусничник и т. п.) или озеро можно назвать мезоэкосистемой, а океан, суша и отдельные природные

структуры (лес, степь, луг и т. п.) являются макроэкосистемами. Взаимосвязь всех биогеоценозов нашей планеты создает гигантскую экосистему, называемую *биосферой*.

Однако в последние годы в содержании этих близких по сущности понятий – «биогеоценоз» и «экосистема» – обозначилось некоторое различие. Термином «биогеоценоз» обозначают природный комплекс живых организмов и окружающей среды конкретного участка земной поверхности, границы которого можно даже нанести на карту. Тогда как термином «экосистема» обозначают любую (безмерную) совокупность живых организмов и условий среды, в которой может осуществляться круговорот веществ и энергии между живой и неживой частями, независимо от того, на какой конкретной поверхности Земли протекают эти события. Экосистемы могут быть любого ранга. Их величина зависит от того, какое количество и качество поступающей энергии участвует в круговороте веществ, вовлекающем с помощью живого населения (продуценты, консументы и редуценты) в свои циклы биогенные элементы абиотической среды (углерод, азот, фосфор, калий и т. д.) и органические соединения (углеводы, белки, липиды, АТФ, ДНК, гумусовые вещества и т. д.).

3.2. Трофическая структура экосистемы

В каждую экосистему входят группы организмов разных видов, различаемых по способу питания – автотрофы и гетеротрофы.

Автотрофы (самопитающиеся) – организмы, образующие органическое вещество своего тела из неорганических веществ - диоксида углерода и воды – посредством процессов фотосинтеза и хемосинтеза. Фотосинтез осуществляют фотоавтотрофы – все хлорофиллоносные растения и микроорганизмы. Хемосинтез наблюдается у некоторых хемоавтотрофных бактерий, которые используют в качестве источника энергии окисления водорода, серы, сероводорода, аммиака, железа. Автотрофы составляют основную массу всех живых существ и полностью отвечают за образование органического вещества в любой экосистеме, то есть являются *продуцентами* экосистемы.

Гетеротрофы (питающиеся другими) – организмы, потребляющие готовое органическое вещество других организмов и продуктов их жизнедеятельности. Это все животные, грибы и большая часть бактерий. В зависимости от источников питания и участия в деструкции они подразделяются на несколько категорий: консументы, детритофаги и редуценты.

Консументы – потребители органического вещества живых организмов. К их числу относятся:

1. Растительноядные животные (фитофаги), питающиеся живыми растениями (тля, кузнечик, гусь, овца, олень).

2. Плотоядные животные (зоофаги), поедающие других животных (хищные насекомые, насекомоядные и хищные птицы, хищные рептилии и звери).

3. Паразиты – живущие за счет веществ организма-хозяина. Это животные (черви, насекомые, клещи) и различные микроорганизмы (бактерии, простейшие), а также некоторые грибы и растения.

4. Симбиотрофы – бактерии, грибы, простейшие, которые, питаясь соками или выделениями организма-хозяина, выполняют вместе с этим и жизненно важные для него трофические функции. Это мицелиальные грибы – микоризы, участвующие в корневом питании многих растений; клубеньковые бактерии бобовых, связывающие молекулярный азот; микробное население сложных желудков жвачных животных, повышающие переваримость и усвоение поедаемой растительной пищи.

Детритофаги или сапрофаги, – организмы, питающиеся мертвым органическим веществом – остатками растений и животных. Это черви, личинки насекомых, жуки-копрофаги и другие животные – все они выполняют функцию очищения экосистемы. Детритофаги участвуют в образовании почвы, торфа, донных отложений водоема.

Редуценты – бактерии и низшие грибы – завершают деструктивную работу консументов и сапрофагов, доводя разложение органики до полной ее минерализации и возвращая в среду экосистемы последние порции двуокиси углерода, воды и минеральных элементов.

Все названные группы организмов в любой экосистеме тесно взаимодействуют между собой, согласуя потоки вещества и энергии. Их совместное функционирование поддерживает структуру и целостность экосистемы и оказывает существенное влияние на абиотические компоненты экосистемы, обуславливая ее самоочищение.

Основная функция биоценозов – поддержание круговорота веществ в биосфере – базируется на пищевых взаимоотношениях видов. Именно на этой основе органические вещества, синтезированные автотрофными организмами, претерпевают многократные химические трансформации и в конечном итоге возвращаются в среду в виде неорганических продуктов жизнедеятельности, вновь вовлекаемых в круговорот. При всем многообразии видов, входящих в состав различных сообществ, каждый биоценоз с необходимостью включает представителей всех трех функциональных блоков экосистемы – продуцентов, консументов и редуцентов.

В конкретных биоценозах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каждого отдельного сообщества.

Трофические уровни. Группа видов-продуцентов образует *уровень первичной продукции*, на котором утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества. Первичные продуценты – основа трофической структуры и всего существования биоценоза. Составлен этот уровень растениями (кроме редких бесхлорофилльных форм) и фотоавтотрофными прокариотами; в особых случаях в качестве первичных продуцентов выступают бактерии-хемосинтетики.

Биомасса органического вещества, синтезированного автотрофами, определяется как *первичная продукция*, а скорость ее формирования –

биологическая продуктивность экосистемы. Продуктивность выражается количеством биомассы, синтезируемой за единицу времени (или энергетическим эквивалентом). Общая сумма биомассы рассматривается в этом случае как валовая продукция, а та ее часть, которая определяет прирост, – как чистая продукция. Разница между валовой и чистой продукцией определяется затратами энергии на жизнедеятельность («затраты на дыхание»), которые, например, в умеренном климате могут составлять до 40–70% валовой продукции.

Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих трофических уровней. Потребители первичной продукции – консументы – образуют несколько (обычно не более 3–4) трофических уровней.

Консументы I порядка. Этот трофический уровень составлен непосредственными потребителями первичной продукции. В наиболее типичных случаях, когда последняя создается фотоавтотрофами, это растительноядные животные (*фитофаги*). Виды и экологические формы, представляющие этот уровень, весьма разнообразны и приспособлены к питанию разными видами растительного корма. В связи с тем, что растения обычно прикреплены к субстрату, а ткани их часто очень прочны, у многих фитофагов эволюционно сформировался грызущий тип ротового аппарата и различного рода приспособления к измельчению, перетиранию пищи. Это зубные системы грызущего и перетирающего типа у различных растительноядных млекопитающих, мускульный желудок птиц, особенно хорошо выраженный у зерноядных, и т. п.

Некоторые животные приспособлены к питанию соком растений или нектаром цветков. Эта пища богата высококалорийными, легкоусвояемыми веществами. Ротовой аппарат у питающихся таким образом видов устроен в виде трубочки, с помощью которой всасывается жидкая пища.

Приспособления к питанию растениями обнаруживаются и на физиологическом уровне. Особенно выражены они у животных, питающихся грубыми тканями вегетативных частей растений, содержащими большое количество клетчатки. В организме большинства животных не продуцируются целлюлозолитические ферменты, а расщепление клетчатки осуществляется симбиотическими бактериями (и некоторыми простейшими кишечного тракта). Среди млекопитающих переработка клетчатки особенно специализированна у жвачных копытных, желудок которых имеет сложное строение.

У других млекопитающих (зайцеобразные) основным местом переработки клетчатки является толстая кишка, особенно ее слепой вырост.

Пережевывание клетчатки с участием бактерий и простейших широко распространено и среди беспозвоночных животных. У низших термитов эта функция осуществляется главным образом с помощью простейших (жгутиковые), у высших термитов и других групп большее значение имеют бактерии.

Консументы частично используют пищу для обеспечения жизненных процессов («затраты на дыхание»), а частично строят на ее основе собственное

тело, осуществляя таким образом первый, принципиальный этап трансформации органического вещества, синтезированного продуцентами. Процесс создания и накопления биомассы на уровне консументов обозначается как *вторичная продукция*.

Консументы II порядка. Этот уровень объединяет животных с плотоядным типом питания (*зоофаги*). Обычно в этой группе рассматривают всех хищников. Химические вещества, из которых строятся ткани животного организма, довольно однородны, поэтому трансформация при переходе с одного уровня консументов на другой не имеет столь принципиального характера, как преобразование растительных тканей в животные.

Зоофаги характеризуются своими специфическими приспособлениями к характеру питания. Например, их ротовой аппарат часто приспособлен к схватыванию и удержанию живой добычи. При питании животными, имеющими плотные защитные покровы, развиваются приспособления для их разрушения.

На физиологическом уровне адаптации зоофагов выражаются, прежде всего, в специфичности действия ферментов, «настроенных» на переваривание пищи животного происхождения.

Консументы III порядка. Выделение этого уровня в достаточной степени условно. Обычно сюда тоже относят животных с плотоядным типом питания, чаще всего имея в виду паразитов животных и «сверхпаразитов», хозяева которых сами ведут паразитический образ жизни.

Переход биомассы с ниже лежащего трофического уровня на выше лежащий связан с потерями вещества и энергии. В среднем считается, что лишь порядка 10% биомассы и связанной с ней энергии переходит с каждого уровня на следующий (правило 10%). В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням. Эта закономерность сформулирована Ч. Элтоном (1927) в виде правила *экологических пирамид* и выступает как главный ограничитель длины пищевых цепей.

Трофические цепи и сети питания. Прямые пищевые связи объединяют виды в цепи питания, или *трофические цепи*, члены которых связаны между собой сложными адаптациями, обеспечивающими устойчивое существование каждой видовой популяции (рис. 13).

Пищевая цепь – это последовательный ряд организмов, в котором предыдущий организм является пищей для последующего. Например, трава – кузнечик – лягушка – цапля.

Трофический уровень – это совокупность организмов, потребляющих преобразованную растениями солнечную энергию через одинаковое число звеньев пищевой цепи. Каждый трофический уровень составлен не одним, а многими конкретными видами. Первый трофический уровень – уровень продуцентов; второй трофический уровень – консументов I порядка; третий – консументов II порядка.

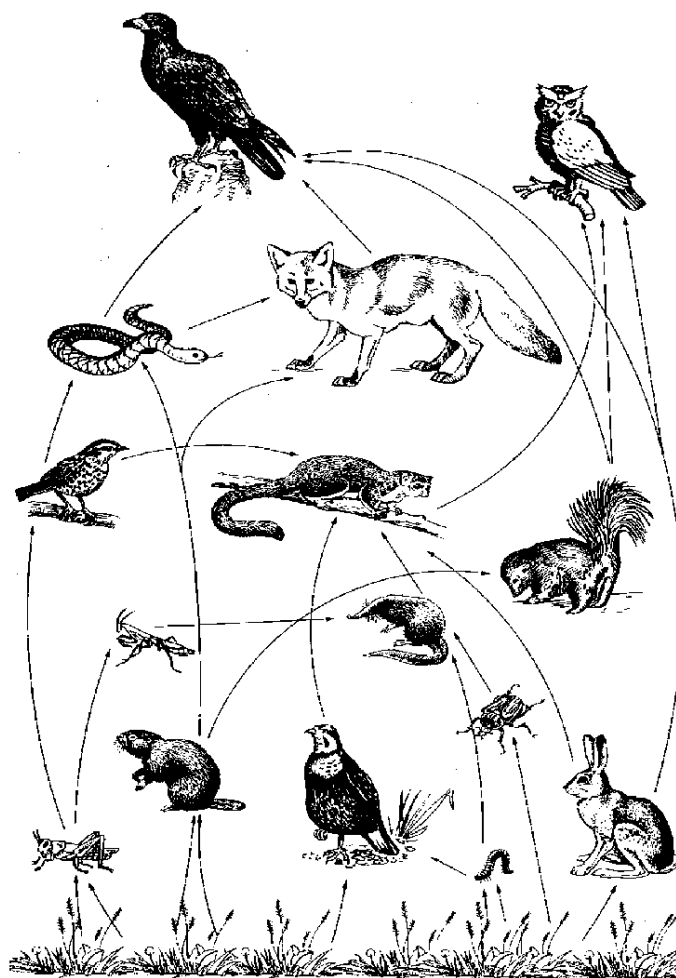


Рис. 13. Некоторые пищевые связи в простой пищевой сети
(по Р. Риклефсу, 1979)

Большинство животных использует в пищу более или менее широкий набор кормовых объектов. В результате помимо прямых «вертикальных» пищевых связей возникают боковые, объединяющие потоки вещества и энергии двух и более пищевых цепей. Таким путем формируются *пищевые (трофические) сети*, в которых множественность цепей питания выступает как приспособление к устойчивому существованию экосистемы в целом: «дублирование» потоков вещества и энергии по большому числу параллельных трофических цепей поддерживает непрерывность круговорота при всегда вероятных нарушениях отдельных звеньев пищевых цепочек.

Цепи выедания и разложения. Процессы, связанные с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических цепях, характеризуют собой так называемые *цепи выедания* или «*пастбищные цепи*». Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ обычно выводятся в отдельный блок трофической структуры, называемый *цепями разложения* (или детритными цепями).

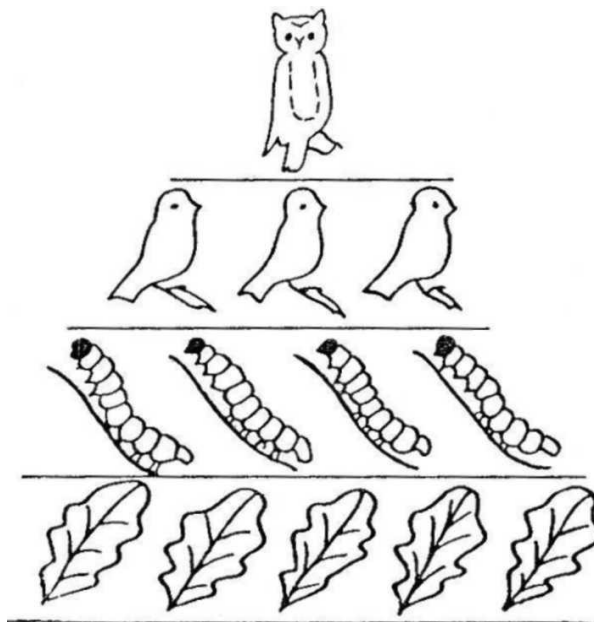


Рис. 14. Пример пищевой цепи в дубовом лесу, представленный в виде пирамиды Элтона (или пирамиды чисел)

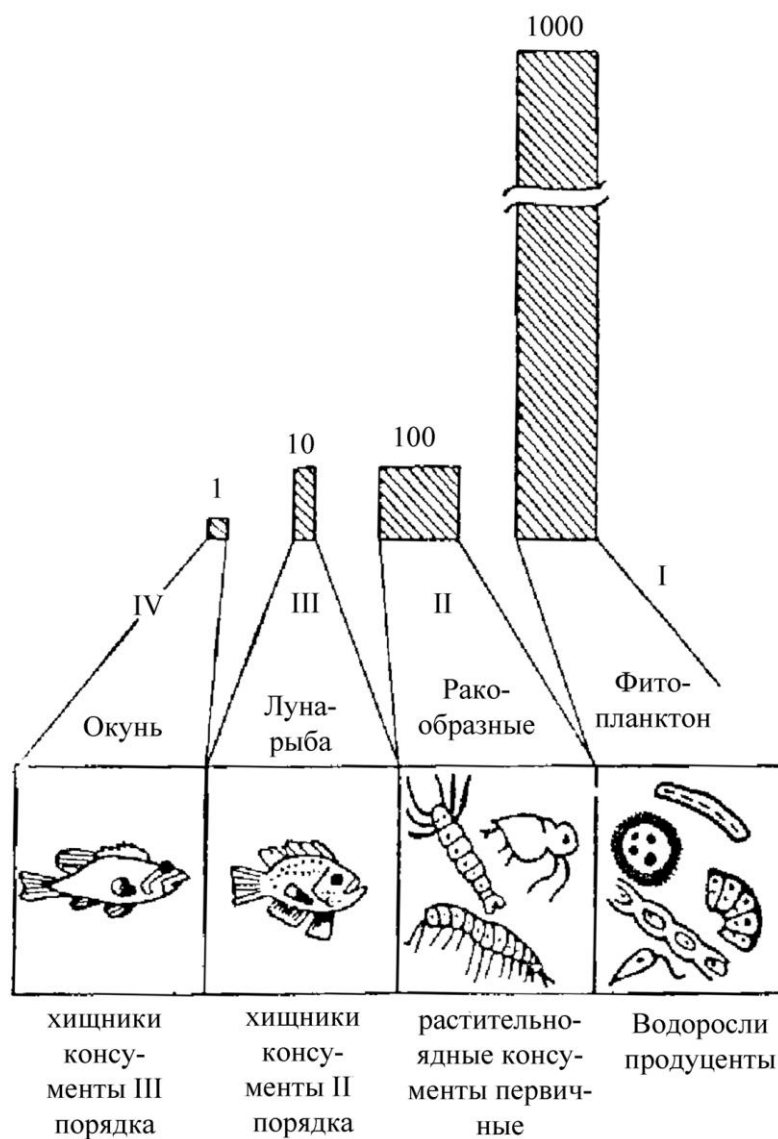


Рис. 15. Пищевая цепь в водной экосистеме по Де Санто, 1978

Вычленение детритных цепей связано прежде всего с тем, что минерализация органики практически идет на всех трофических уровнях: и растения, и животные в процессе метаболизма редуцируют органическое вещество до диоксида углерода и воды; эти продукты выводятся в окружающую среду так же, как и минеральные соли (последнее особенно свойственно животным). Детритные цепи начинаются с разложения мертвой органики особыми группами консументов – сапрофагами. Животные-сапрофаги механически, а отчасти и химически разрушают мертвое органическое вещество, подготавливая его к воздействию редуцентов. В наземных экосистемах этот процесс сосредоточен преимущественно в подстилке и в почве.

Наиболее активное участие в разложении мертвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные животные (членистоногие, черви) и микроорганизмы. Процесс деструкции идет последовательно, «волны» сапрофагов сменяют друг друга в соответствии с видоспецифичным типом питания. Крупные сапрофаги (например, насекомые) разрушают мертвые ткани. Они не являются собственно редуцентами, но готовят субстрат для них. В наземных биоценозах цепи разложения имеют очень большое значение в процессе биологического круговорота, в них перерабатывается до 90% прироста биомассы растений, попадающей в эти цепи в виде опада. В водных экосистемах большая часть вещества и энергии включается в пастбищные цепи.

3.3. Энергетика экосистемы

Энергия – общая количественная мера движения и взаимодействия всех видов материи, благодаря чему все явления природы связаны воедино.

Все многообразие проявлений жизни и все, что происходит с живыми организмами, начиная от зарождения жизни и до гибели, - сопряжено с переносом и превращениями энергии. Все экосистемы и биосфера в целом подчинены и регулируются теми же законами термодинамики, что и неживые системы. Отличительная черта живых систем состоит в том, что они способны самовосстанавливаться, чего не могут делать неживые системы. Первый и второй законы термодинамики необходимы для понимания превращения энергии в экосистеме и в биосфере в целом.

Первый закон термодинамики – закон сохранения энергии - гласит, что энергия в природе не возникает из нечего и не исчезает, она, таким образом, переходит из одной формы в другую. Количество энергии при этом остаётся постоянным. Этому закону подчиняются все известные процессы в природе.

Второй закон термодинамики гласит, что эффективность самопроизвольного превращения кинетической энергии в потенциальную всегда меньше 100%.

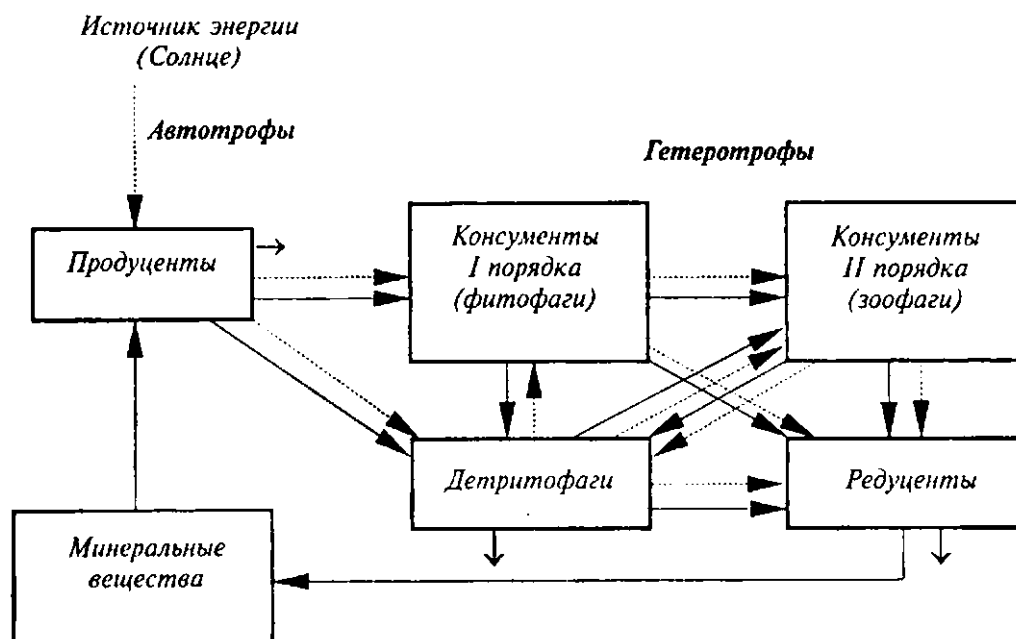


Рис. 16. Упрощенная схема переноса веществ и энергии в экосистеме:
 ————— перенос веществ; ————— перенос энергии; ————— сток энергии в среду

Важнейшая термодинамическая характеристика экосистемы — её способность создавать и поддерживать высокую степень внутренней упорядоченности, т. е. состояние с низкой энтропией (системы, обладающие высокой внутренней упорядоченностью и организацией, имеют низкую энтропию, и, наоборот, равновесные системы характеризуются высоким значением энтропии). Система обладает низкой энтропией, если в ней происходит непрерывное рассеяние легко используемой энергии (например, света и пищи) и превращение её в энергию, используемую с трудом (например, в тепловую). С термодинамической точки зрения экосистемы представляют собой открытые неравновесные системы, постоянно обменивающиеся с окружающей средой энергией, веществом, информацией, уменьшая этим энтропию внутри себя, но увеличивая энтропию во вне.

Существование экосистемы возможно лишь при притоке из окружающей среды не только энергии, но и вещества, т. е. реальные экосистемы — энергетически и структурно открытые системы. Все экосистемы связаны воедино благодаря взаимодействию их компонентов, находящихся по отношению друг к другу и неживой среде в подвижном равновесии.

Общий поток энергии, характеризующий экосистему, состоит из солнечного излучения и длинноволнового теплового излучения, получаемого от близлежащих тел. Оба вида излучения определяют климатические условия среды. В фотосинтезе, обеспечивающем энергией живые компоненты экосистемы, используется лишь малая часть энергии солнечного излучения. За счёт этой энергии создаётся *первичная продукция экосистемы*. Следовательно, первичная продуктивность экосистемы определяется как скорость, с которой лучистая энергия используется продуцентами в процессе фотосинтеза, накапливаясь в форме химических связей органических веществ. Первичную

продуктивность (Р) выражают в единицах массы, энергии или эквивалентных единицах в единицу времени.

В процессе производства органического вещества следует выделить четыре последовательных уровня, или ступени:

Валовая первичная продуктивность – это скорость накопления в процессе фотосинтеза органического вещества, включающего ту часть, которая за время измерений будет израсходована на дыхание. Её обозначают P_g и выражают в единицах массы или энергии, приходящихся на единицу площади или объёма в единицу времени.

Чистая первичная продуктивность – скорость накопления органического вещества в растительных тканях за вычетом той его части, которая использовалась на дыхание (R) растений в течение изучаемого периода:

$$P_N = P_g - R$$

Вторичная продуктивность – скорость накопления органического вещества на уровне консументов. Она обозначается через P_2, P_3 в зависимости от трофического уровня.

Чистая продуктивность сообщества – скорость накопления органического вещества, не потреблённого гетеротрофами, т. е. чистая первичная продукция за вычетом той её части, которая в течение изучаемого периода была потреблена гетеротрофами: $P_N - (P_2 + P_3 + \dots)$. На каждый момент времени чистая продукция сообщества выражается наличной биомассой (урожай на корню). Следует различать продукцию текущую и общую. Если сосновый лес на площади 1 га в некоторых конкретных условиях способен за время своего существования произвести 200 м древесной массы, то это будет общая продукция. Однако за один год такой лес создает всего 1,7–2,5 м древесины. Эта величина есть текущая продукция, или годичный прирост, а также урожай за годовой цикл.

Рассмотрим баланс между валовой первичной продукцией и дыханием сообщества. Допустим, что вся чистая первичная продукция потребляется консументами первого порядка.

Запишем уравнение (где P – продукция, R – дыхание):

$$\begin{aligned} P_{\text{продуцентов}} &= P_{\text{консументов 1 порядка}} + R_{\text{продуцентов}} \\ P_{\text{консументов 1 порядка}} &= P_{\text{консументов 2 порядка}} + R_{\text{консументов 1 порядка}} \\ P_{\text{консументов 2 порядка}} &= P_{\text{консументов 3 порядка}} + R_{\text{консументов 2 порядка}} \end{aligned}$$

и т. д.

Суммирование равенств показывает, что вся валовая первичная продукция полностью расходуется на автотрофное и гетеротрофное дыхание, так что в конце годового цикла ничего не остается.

$$P_{\text{продуцентов}} = R_{\text{продуцентов}} + R_{\text{консументов 1 порядка}} + R_{\text{консументов 2 порядка}} + \dots + R_{\text{консументов n-порядка}}$$

Подобное равновесие между продуцированием и потреблением наблюдается в более стабильных сообществах, где все произведенное за год органическое вещество утилизируется значительным числом разнообразных консументов.

В большинстве случаев имеет место превалирование валовой первичной продукции над дыханием сообщества. Происходит накопление

непотребленного органического вещества (в форме каменного угля, торфа и др.). Несбалансированность прихода и потребления энергии имеет серьезные последствия для экосистемы.

В сложном природном сообществе организмы занимают разные трофические уровни в зависимости от того, какие источники энергии они используют. Любой трофический уровень представлен не одним, а несколькими видами, в результате чего цепи питания сложно переплетены.

Существование трофических цепей связано с передачей энергии от высшего звена к низшему. В ходе этого процесса происходят неизбежные потери, в результате чего общая биомасса, продукция и энергия прогрессивно уменьшаются по мере перехода на более высокие трофические уровни. Считается, что с **каждого трофического уровня на следующий переходит не более 10% энергии предыдущего трофического уровня (*правило 10%, или правило Линдемана*)**.

Не вся растительная биомасса съедается. Значительная часть ее отмирает, поддерживая жизнь редуцентов. Не вся съеденная биомасса ассимилируется и переходит в биомассу консумента. Некоторая часть ее теряется с выделениями организмов и также поступает к редуцентам. Не вся ассимилированная энергия превращается затем в биомассу более высокого трофического уровня. Часть ее теряется в виде тепла в процессе дыхания.

Энергия может проходить через сообщества многими альтернативными путями. В каждом случае по пути энергии она может оказаться неассимилированной (перейдет в мертвое органическое вещество) или ассимилированной и израсходованной на дыхание, рост тела или создание потомства. В конце концов поглощенная солнечная энергия уходит из экосистемы с рассеиваемым в процессе дыхания теплом.

Энергия, которая рассеивается в виде тепла, не может использоваться живыми организмами. Однако углерод в составе углекислого газа вновь фиксируется автотрофами в ходе фотосинтеза. Таким образом процесс передачи энергии не является замкнутым. Жизнь на Земле возможна только благодаря ежедневному поступлению солнечной энергии.

В результате рассеивания энергии в пищевых цепях и благодаря такому фактору, как зависимость метаболизма от размеров особей, каждое сообщество приобретает определенную трофическую структуру, которую можно выразить либо числом особей на каждом трофическом уровне, либо биомассой на единицу площади, либо количеством энергии, фиксируемой на единице площади за единицу времени на каждом последующем трофическом уровне. Графически это можно представить в виде пирамиды, основанием которой служит первый трофический уровень, последующие образуют этапы и вершины пирамиды.

Различают три основных типа экологических пирамид: пирамиды чисел, биомассы, энергии.

Пирамида чисел отражает численность организмов на разных трофических уровнях. Пирамида биомасс характеризует общую сухую массу живого вещества на разных трофических уровнях. Пирамида энергии

показывает величину энергетического потока на последовательных трофических уровнях (рис. 17).

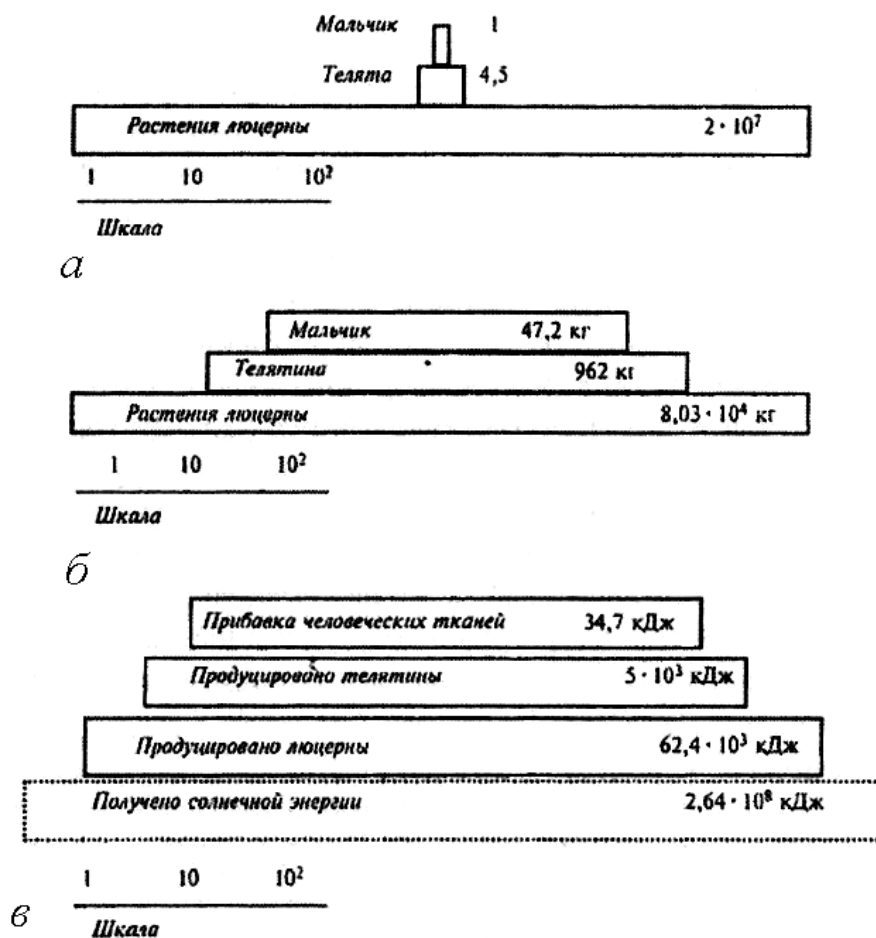


Рис. 17. Пример простой трофической пирамиды (по Ю. Одуму, 1975): а) пирамида чисел; б) пирамида биомасс; в) пирамида энергий. Данные приведены в расчёте на 4 га за год; шкалы логарифмические

3.4. Продуктивность и биомасса экосистем

Одно из важнейших свойств организмов, их популяций и экосистем в целом – способность создавать органическое вещество, которое называют продукцией. *Образование продукции в единицу времени (час, сутки, год) на единице площади (м, га) или объёма (в водных экосистемах) характеризует продуктивность экосистем.* Продукция и продуктивность могут определяться для экосистем в целом или для отдельных групп организмов (растений, животных, микроорганизмов) или видов.

Продукцию растений называют первичной, а животных – вторичной. Наряду с продукцией различают биомассу организма, групп организмов или экосистем в целом. Под ней понимают всю живую органическую массу, которая содержится в экосистеме или её элементах вне зависимости от того, за какой период она образовалась и накопилась. Биомасса и продукция (продуктивность) обычно выражаются через абсолютно сухой вес.

Величина биомассы экосистем или их звеньев во многом зависит не столько от их продуктивности, сколько от продолжительности жизни организмов и экосистем в целом. Например, большая биомасса характерна для лесных экосистем: в тропических лесах она достигает 800–1000 т/га, в лесах умеренной зоны – 300–400 т/га, а в травянистых сообществах обычно не выходит за пределы 3–5 т/га. В тоже время лесные и травянистые (например, луговые) экосистемы в сходных условиях существования по продуктивности могут мало различаться или различаются в сторону большей продуктивности как лесных, так и травянистых сообществ.

Для экосистем, представленных однолетними организмами, их годовичная продуктивность и биомасса практически совпадают. Для древесных сообществ они резко различаются. Соотношение биомассы и годовой продукции экосистем можно выразить формулой:

$$B = \Sigma P - \Sigma D,$$

где B – биомасса в данный момент времени; P – годовая продукция; D – дыхание.

Под последним применительно к экосистемам понимается вся сумма живого вещества, отчуждаемого на процессы разложения в результате гибели целых организмов (отпад) или их частей – сучьев, коры, листьев, наружных покровов (опад) и потребления гетеротрофами.

Экологические параметры продуктивности. Продукция и биомасса экосистем – это не только ресурс, используемый в пищу или в качестве различных видов сырья (техническое, топливо и т. п.). От этих показателей в прямой зависимости находится средообразующая и средостабилизирующая роль экосистем. Так, с продуктивностью растений и их сообществ тесно связана интенсивность поглощения углекислого газа и выделения кислорода. Для образования одной тонны растительной продукции (абсолютно сухой вес) обычно поглощается 1,5–1,8 т углекислого газа и выделяется 1,2–1,4 т кислорода. Биомасса, в том числе и мёртвое органическое вещество, являются основными резервуарами концентрации углерода. На суше это практически единственный фактор вывода углекислого газа из процессов круговорота на длительное время. Часть этого органического вещества и вовсе исключается из круговорота или, как отмечал В.И. Вернадский, «уходит в геологию» (торф, уголь, нефть и т. п.).

В связи с тем, что дождевые тропические леса характеризуются максимальной продуктивностью (до 20–25 т/га/год) и биомассой (до 700–1000 т/га), их рассматривают как основные аккумуляторы углерода и обогащения атмосферы кислородом, называя «лёгкими планеты». В северных лесах, как известно, продуктивность (6–10 т/га/год) и биомасса (300–400 т/га) значительно ниже. Однако на этом основании северным лесам никак нельзя отводить менее значительную роль в положительном балансе кислорода и углекислоты. Наоборот, их роль в этом отношении часто более значительна.

Продуктивность различных экосистем биосферы. По данным, полученным в основном в результате осуществления Международной биологической программы (МБП), которая проводилась в 1964–1974 гг., было

установлено, что основная масса первичной продукции образуется в экосистемах суши (около 115 млрд т/год) и только около 55 млрд т/год – в экосистемах океана.

Что касается вторичной (животной) продукции, то она заметно выше в океане, чем в наземных экосистемах. Это связано с тем, что на суше в звено консументов (травоядных) в среднем включается лишь около 10% первичной продукции, а в океане – до 50%. Поэтому, несмотря на более низкую первичную продуктивность океана, чем суши, по массе вторичной продукции эти экосистемы примерно равны.

3.5. Динамика и развитие экосистем. Сукцессии

Любая экосистема, приспосабливаясь к изменениям внешней среды, находится в состоянии динамики.

Самый простой тип динамики – суточный. Он связан с изменениями в фотосинтезе и транспирации (испарении воды) растений. В еще большей мере эти изменения связаны с поведением животного населения. Одни из них более активны днем, другие – в сумерки, третьи – ночью. Аналогичные примеры можно привести по отношению к сезонным явлениям, с которыми еще больше связана активность жизнедеятельности организмов.

Не остаются неизменными экосистемы и в многолетнем ряду. Если в качестве примера взять лес или луг, то не трудно заметить, что в разные годы этим экосистемам свойственны свои особенности. В одни годы мы можем наблюдать увеличение численности одних видов (на лугах, например, бывают «клеверные годы», годы с резким увеличением злаков и других видов или групп видов). Из этого следует, что каждый вид индивидуален по своим требованиям к среде, и ее изменения для одних видов благоприятны, а на другие, наоборот, оказывают угнетающее влияние. Сказывается также и периодичность в интенсивности размножения.

Периодически повторяющуюся динамику называют циклическими изменениями, или флуктуациями, а направленную динамику именуют поступательной, или развитием экосистем. Для последнего вида динамики характерным является либо внедрение в экосистемы новых видов, либо смена одних видов другими. В конечном же счете происходят смены биоценозов и экосистем в целом. Этот процесс называют сукцессией (лат. сукцессия – преемственность, наследование). Различают обычно первичные и вторичные сукцессии (рис. 18).

Первичные сукцессии. Под первичной обычно понимается сукцессия, развитие которой начинается на изначально безжизненном субстрате. Ход первичной сукцессии рассмотрим на примере наземных экосистем. Если взять участки земной поверхности, например, заброшенные песчаные карьеры, в различных географических районах (в лесной, степной зонах либо среди тропических лесов и т. п.), то для всех этих объектов будут характерны как общие, так и специфические изменения в экосистемах.

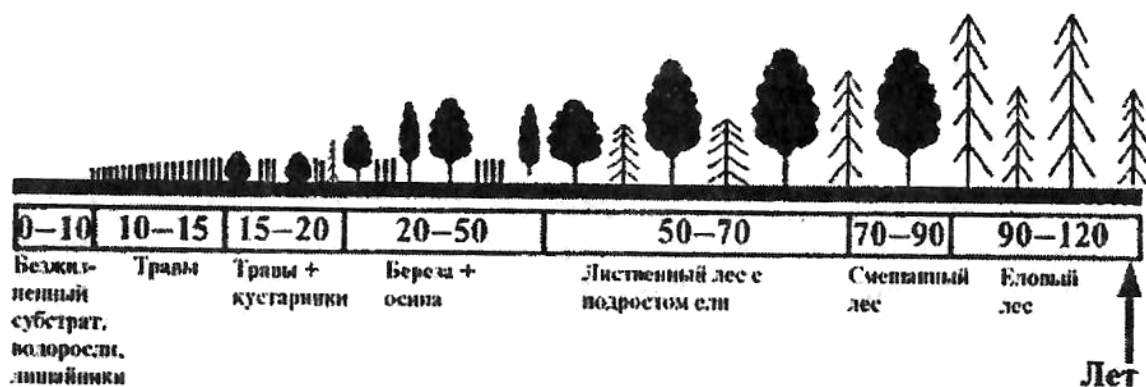


Рис. 18. Биогеоценотическая сукцессия на примере смен фитоценозов в лесной зоне

В качестве *общих закономерностей* будет иметь место заселение живыми организмами, увеличение их видового разнообразия, постепенное обогащение почв органическим веществом, возрастание их плодородия, усиление связей между различными видами или трофическими группами организмов, уменьшение числа свободных экологических ниш, постепенное формирование все более сложных биоценозов и экосистем, повышение их продуктивности. Более мелкие виды организмов, особенно растительных, при этом, как правило, сменяются более крупными, интенсифицируются процессы круговорота веществ и т. п. В каждом случае при этом можно выделить *последовательные стадии сукцессии*, под которыми понимается смена одних экосистем другими, а сукцессионные ряды заканчиваются относительно мало изменяющимися экосистемами. Их называют климаксными (греч. климакс – лестница), коренными или узловыми.

Специфические закономерности сукцессий заключаются прежде всего в том, что каждой из них, как и каждой стадии, присущ тот набор видов, которые, во-первых, характерны для данного региона, а во-вторых, наиболее приспособлены к той или иной стадии развития сукцессионного ряда. Различными будут и завершающие (климаксные) сообщества (экосистемы).

Американский эколог Клементс, наиболее полно разработавший учение о сукцессиях, считает, что в любом обширном географическом районе, который по масштабам можно примерно приравнять к природной зоне (лесная, степная, пустынная и т. п.), каждый ряд завершается одной и той же климаксной экосистемой (*моноклимаксом*). Такой климакс был назван климатическим.

Однако прежде чем сформируется климаксное сообщество (экосистема), ему предшествует, как отмечалось выше, ряд промежуточных стадий или серий. Так, в лесной зоне на исходно безжизненном субстрате сначала появляются организмы-пионеры, например, корковые водоросли, накипные лишайники и некоторые малотребовательные к плодородию субстрата семенные растения. За ними следует стадия растительности, представленная в основном травами, а затем кустарниками и деревьями-пионерами (чаще всего берёзой, осинкой, ивой). Последние характеризуются более быстрым ростом, но, отличаясь высоким светолюбием, быстро изреживаются (к 40–50-летнему

возрасту). В результате этого под их пологом создаются условия для поселения теневыносливой ели, которая постепенно догоняет в росте стареющие листовенные виды деревьев и выходит в первый ярус. На данной стадии и образуется климаксное смешанное елово-лиственное сообщество или чисто еловый лес со свойственным им набором других видов растений и животных.

Наряду с теорией моноклимакса существует точка зрения, в соответствии с которой в одном и том же географическом районе может формироваться несколько завершающих (климаксных) экосистем (*поликлимакс*). Например, в лесной зоне наряду с еловыми и елово-лиственными лесами в качестве климаксных рассматривают также луговые экосистемы, сосновые леса.

Наряду с природными факторами причинами динамики экосистем всё чаще выступает человек. К настоящему времени им разрушено большинство коренных (климаксных) экосистем. Например, степи почти полностью распаханы (сохранились только на заповедных участках). Преобладающие площади лесов представлены переходными (временными) экосистемами из листовенных древесных пород (берёза, осина, реже ива, ольха и др.). Эти леса обычно называют *производными*, или *вторичными*. Они являются промежуточными стадиями сукцессий.

К сменам экосистем ведут также такие виды деятельности человека, как осушение болот, чрезмерные нагрузки на леса. Например, в результате отдыха населения (рекреации), химических загрязнений среды, усиленного выпаса скота, пожаров и т. п.

Антропогенные воздействия часто ведут к упрощению экосистем. Такие явления обычно называют *дигрессиями* (лат. дигрессион – отклонение). Различают, например, пастбищные, рекреационные и другие дигрессии. Смены такого типа обычно завершаются не климаксными экосистемами, для которых характерно усложнение структуры, а стадиями *катоценоза* (греч. ката – вниз, против; кайнос – общий), которые нередко заканчиваются полным распадом экосистем.

Климаксные экосистемы обычно чувствительны к различным вмешательствам в их жизнь. К подобным воздействиям, кроме хвойных лесов, чувствительны и другие коренные сообщества, например, дубовые леса. Это одна из причин катастрофической гибели дубрав в современный период и замены их, как и хвойных лесов, менее ценными, но более устойчивыми временными экосистемами из берёзы, осины, кустарников или трав. Последнее особенно типично при разрушении степных и лесостепных дубрав.

Кроме песчаных пространств, первичные сукцессии могут начинаться на горных породах, извлечённых из недр, продуктах извержения вулканов (застывшая лава, отложения пепла) и т. п.

Вторичные и другие сукцессии. Вторичные сукцессии отличаются от первичных тем, что они начинаются обычно не с нулевых значений, а возникают на месте нарушенных или разрушенных экосистем. Например, после вырубок лесов, лесных пожаров, при зарастании площадей, находившихся под сельскохозяйственными угодьями. Основное отличие этих сукцессий заключается в том, что они протекают несравненно быстрее первичных, так как

начинаются с промежуточных стадий (трав, кустарников или древесных растений-пионеров) и на фоне более богатых почв. Конечно, вторичная сукцессия возможна только в тех случаях, если человек не будет оказывать сильное и постоянное влияние на развивающиеся экосистемы.

Различают также *автотрофные* и *гетеротрофные сукцессии*. Рассмотренные выше примеры сукцессий относятся к *автотрофным*, поскольку все они протекают в экосистемах, где центральным звеном является растительный покров.

К *гетеротрофным* относятся те сукцессии, которые протекают в субстратах, где отсутствуют живые растения (продуценты), а участвуют лишь животные (гетеротрофы). Этот вид сукцессий имеет место только до тех пор, пока присутствует запас готового органического вещества, в котором сменяются разные виды организмов-разрушителей. По мере разрушения органического вещества и высвобождения из него энергии сукцессионный ряд заканчивается, система распадается. Таким образом, эта сукцессия по природе своей деструктивна. Примерами гетеротрофных являются сукцессии, имеющие место, например, при разложении мёртвого дерева или животного.

3.6. Стабильность и устойчивость экосистем

Термины «*стабильность*» и «*устойчивость*» в экологии обычно рассматриваются как синонимы, и под ними понимается способность экосистем сохранять свою структуру и функциональные свойства при воздействии внешних факторов.

По Н.А. Воронкову (1999) более целесообразно разграничивать эти термины, понимая под «*стабильностью*» данное выше определение, а под «*устойчивостью*» – способность экосистемы возвращаться в исходное (или близкое к нему) состояние после воздействия факторов, выводящих её из равновесия. Кроме этого, для более полной характеристики реакции экосистем на внешние факторы целесообразно пользоваться в дополнение к названным ещё двумя терминами: «*упругость*» и «*пластичность*».

Упругая система способна воспринимать значительные воздействия, не изменяя существенно своей структуры и свойств. Вместе с тем при определённых (запороговых) воздействиях такая система обычно разрушается или переходит в новое качество.

Пластичная система более чувствительна к воздействиям, но она под их влиянием как бы «прогибается» и затем относительно быстро возвращается в исходное или близкое к исходному состояние при прекращении или уменьшении силы воздействия.

Примером упругих экосистем являются климаксные (например, хвойные леса в лесной зоне, коренные тундровые сообщества, типчаково-ковыльные степи и т. п.). Пластичными экосистемами для лесной зоны являются лиственные леса как промежуточные стадии сукцессий. Они, например, выносят в несколько раз больше рекреационных (связанных с посещением

населения) и других (выпас скота, разного рода загрязнения) нагрузок, чем климаксные экосистемы, в которых эдификаторами выступают хвойные виды.

Для экосистем с низкой устойчивостью характерны вспышки численности отдельных видов. Последнее связывается с тем, что в маловидовых экосистемах слабо проявляются силы, уравнивающие численность различных видов (конкуренция, хищничество, паразитизм). Так, для тундровых экосистем типичны периодические резкие увеличения численности мелких грызунов – леммингов. В качестве результата низкой устойчивости этих экосистем рассматривается лёгкое разрушение их под влиянием внешних воздействий (перевыпаса, технических нагрузок и т. п.). Так, колеи, образующиеся после прохода тяжёлой техники (тракторов, вездеходов), сохраняются десятилетиями.

С этих же позиций к неустойчивым и низкостабильным относят агросистемы, создаваемые человеком и представленные обычно одним преобладающим видом растений, интересующим человека.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте определение «экосистемы» и «биогеоценоза». Что общего и чем различаются понятия «экосистема» и «биогеоценоз»? Почему каждый биогеоценоз можно назвать экосистемой, но не каждую экосистему можно относить к разряду биогеоценоза?

2. Из каких основных блоков состоит экосистема? Чем они различаются по роли в экосистемах?

3. Что понимается под трофической структурой экосистем?

4. Какие энергетические процессы происходят в экосистемах?

5. Что называется продуктивностью и биомассой экосистем?

6. Что называется сукцессией? Приведите примеры первичных и вторичных сукцессий.

7. Что такое устойчивость экосистем?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Акимова Т.А. Экология. Человек – Экономика – Биота — Среда: учебник для студентов вузов / Т.А. Акимова, В.В. Хаскин. – 3-е изд. перераб. и доп. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2006. 495 с.
2. Биология: Пособие для поступающих в вузы. Том 1. М.: ООО «Издательство Новая Волна», 2001. 448 с.
3. Богданова Т.Л., Солодова Е.А. Биология: справочник для старшеклассников и поступающих в вузы / Т.Л. Богданова, Е.А. Солодова. - 3-е изд. М.: АСТ-ПРЕСС ШКОЛА, 2006. 816 с.
4. Вахненко Д.В., Гарнизоненко Т.С., Колесников С.И. Биология с основами экологии: Учебник для вузов / Под общ. ред. проф. В.Н. Думбая. Ростов-н/Д.: Феникс, 2003. 512 с.
5. Введенский Н.А. и др. Биология: весь курс: для выпускников и абитуриентов / Н.А. Введенский, И.М. Владимирова, Б.Ф. Данилов, Г.И. Локшин. М.: Эксмо, 2007. 544 с.
6. Воронков Н.А. Основы общей экологии. Учебное пособие. М.: Просвещение, 1996.
7. Воронков Н.А. Экология общая, социальная, прикладная: Учебник для студентов высших учебных заведений. Пособие для учителей. М.: Агар, 1999. 424 с.
8. Коробкин В.И., Передельский Л.В. Экология. Ростов-н/Д.: Феникс, 2000.
9. Курс лекций по устойчивому развитию / Миркин Б.М., Наумова Л.Г. М.: Тайдекс Ко, 2005. 248 с. (Библиотека журнала «Экология и жизнь»)
10. Мамонтов С.Г. Биология. М.: Высш. шк., 1994.
11. Медников Б.М. Биология: формы и уровни жизни: Пособие для учащихся. М.: Просвещение, 1994. 415 с.
12. Одум Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1996.
13. Петров К.М. Общая экология: взаимодействие общества и природы: Учеб. пособие для вузов. СПб.: Химия, 1997. 352 с.
14. Пехов А.П. Биология с основами экологии. Серия «Учебники для вузов. Специальная литература» СПб.: Издательство «Лань», 2000. 672 с.
15. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997, 2000. 512 с.
16. Экология: учеб. / Л.В. Предельский, В.И. Коробкин, О.Е. Приходченко. М.: Изд-во Проспект, 2007. 512 с.
17. Общая экология: учебник для студентов педагогических вузов / Н.М. Чернова, А.М. Былова. М., 2004, 416 с.
18. Экология: учебник / коллектив авторов; под ред. Г.В. Тягунова, Ю.Г. Ярошенко. М.: КНОРУС, 2012, 304 с.
19. Экология: учебник / А.К. Бродский. М.: КНОРУС, 2012, 272 с.
20. Практикум по экологии: Учебное пособие / под ред. С.В. Алексеева. М.: АО МДС, 1996, 192 с.
21. Вестник АсЭко № 1-2 (13–14), 1997, С. 72.

22. Федорова А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды: Учебное пособие для студ. высш. учеб. заведений. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2001, 288 с.
23. Региональная экология: Учебное пособие / Под ред. Л.В. Кондаковой. Киров: ВятГГУ, 2009. 220 с.
24. Алексеев С.В. Экология. 10-11 классы. СПб.: СММО Пресс, 2001. 240 с.
25. Алексеев С.В. Экология: Учебное пособие для учащихся 9 класса общеобразовательных учреждений разных видов. СПб.: СММО Пресс, 2001. 368 с.
26. Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637 с.
27. Потапов А.Д. Экология: Учебник. 2-е изд., испр. и доп. М.: Высшая шк., 2004. 528 с.

Основные законы и принципы экологии [27]

1. *Закон эмерджентности*: целое всегда имеет особые свойства, отсутствующие у его частей.

2. *Закон необходимого разнообразия*: система не может состоять из абсолютно идентичных элементов, но может иметь иерархическую организацию и интегративные уровни.

3. *Закон необратимости эволюции*: организм (популяция, вид) не может вернуться к прежнему состоянию, осуществленному в ряду его предков.

4. *Закон усложнения организации*: историческое развитие живых организмов приводит к усложнению их организации путем дифференциации органов и функций.

5. *Биогенный закон (Э. Геккель)*: онтогенез организма есть краткое повторение филогенеза данного вида, т. е. индивид в своем развитии повторяет сокращенно историческое развитие своего вида.

6. *Закон неравномерности развития частей системы*: система одного уровня развивается не строго синхронно: в то время как один достигает более высокой стадии развития, другие остаются в менее развитом состоянии. Этот закон непосредственно связан с законом необходимого разнообразия.

7. *Закон сохранения жизни*: жизнь может существовать только в процессе движения через живое тело потока веществ, энергии, информации.

8. *Принцип сохранения упорядоченности (И. Пригожин)*: в открытых системах энтропия не возрастает, а уменьшается до тех пор, пока не достигается минимальная постоянная величина, всегда большая нуля.

9. *Принцип Ле Шателье-Брауна*: при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, это равновесие смещается в том направлении, при котором эффект внешнего воздействия ослабляется. Этот принцип в рамках биосферы нарушается современным человеком.

10. *Принцип экономии энергии (Л. Онсагер)*: при вероятности развития процесса в некотором множестве направлений, допускаемых началами термодинамики, реализуется то, которое обеспечивает минимум рассеивания энергии.

11. *Закон максимизации энергии и информации*: наилучшими шансами на самосохранение обладает система, в наибольшей степени способствующая поступлению, выработке и эффективному использованию энергии и информации; максимальное поступление вещества не гарантирует системе успеха в конкурентной борьбе.

12. *Периодический закон географической зональности Григорьева-Будыко*: со сменой физико-географических поясов Земли аналогичные ландшафтные зоны и некоторые общие свойства периодически повторяются, т. е. в каждом поясе – субарктическом, умеренном, субтропическом, тропическом и экваториальном – происходит смена зон по схеме леса – степи – пустыни.

13. *Закон развития системы за счет окружающей среды*: любая система может развиваться только за счет использования материально-энергетических и информационных возможностей окружающей ее среды; абсолютно изолированное саморазвитие невозможно.

14. *Принцип преломления действующего фактора в иерархии систем*: фактор, действующий на систему, преломляется через всю иерархию ее подсистем. В силу наличия в системе «фильтров» данный фактор либо ослабляется, либо усиливается.

15. *Правило затухания процессов*: с увеличением степени равновесности с окружающей средой или внутреннего гомеостаза (в случае изолированности системы) динамические процессы в системе затухают.

16. *Закон физико-химического единства живого вещества В.И. Вернадского*: все живое вещество Земли физико-химически едино, что не исключает биохимических различий.

17. *Термодинамическое правило Вант-Гоффа-Аррениуса*: подъем температуры на 10 °С приводит к 2–3-кратному ускорению химических процессов. Отсюда опасность повышения температуры вследствие хозяйственной деятельности современного человека.

18. *Правило Шредингера «о питании» организма отрицательной энтропией*: упорядоченность организма выше окружающей среды и организм отдает в эту среду больше неупорядоченности, чем получает. Это правило соотносится с принципом сохранения упорядоченности Пригожина.

19. *Правило ускорения эволюции*: с ростом сложности организации биосистем продолжительность существования вида в среднем сокращается, а темпы эволюции возрастают. Средняя продолжительность существования вида птиц – 2 млн лет, вида млекопитающих – 800 тыс. лет. Число вымерших видов птиц и млекопитающих в сравнении со всем их количеством велико.

20. *Принцип генетической преадаптации*: способность к приспособлению у организмов заложена изначально и обусловлена практической неисчерпаемостью генетического кода. В генетическом многообразии всегда находятся необходимые для адаптации варианты.

21. *Правило происхождения новых видов от неспециализированных предков*: новые крупные группы организмов берут начало не от специализированных представителей предков, а от их сравнительно неспециализированных групп.

22. *Принцип дивергенции Ч. Дарвина*: филогенез любой группы сопровождается разделением ее на ряд филогенетических стволов, которые расходятся в разных адаптивных направлениях от среднего исходного состояния.

23. *Принцип прогрессирующей специализации*: группа, вступающая на путь специализации, как правило, в дальнейшем развитии будет идти по пути все более глубокой специализации.

24. *Правило более высоких шансов вымирания глубоко специализированных форм (О. Марш)*: быстрее вымирают все

специализированные формы, генетические резервы которых для дальнейшей адаптации снижены.

25. *Закон увеличения размеров (роста) и веса (массы) организмов в филогенетической ветви.* В.И. Вернадский так сформулировал этот закон: «По мере хода геологического времени выживающие формы увеличивают свои размеры (а следовательно, и вес) и затем вымирают». Происходит это от того, что чем мельче особи, тем труднее им противостоять процессам энтропии (ведущим к равномерному распределению энергии), закономерно организовать энергетические потоки для осуществления жизненных функций. Эволюционно размер особей поэтому увеличивается (хотя и является очень стойким морфофизиологическим явлением в коротком интервале времени).

26. *Аксиома адаптированности Ч Дарвина:* каждый вид адаптирован к строго определенной, специфичной для него совокупности условий существования.

27. *Экологическое правило С.С. Шварца:* каждое изменение условий существования прямо или косвенно вызывает соответствующие перемены в способах реализации энергетического баланса организма.

28. *Закон относительной независимости адаптации:* высокая адаптивность к одному из экологических факторов не дает такой же степени приспособления к другим условиям жизни (наоборот, она может ограничивать эти возможности в силу физиолого-морфологических особенностей организмов).

29. *Закон единства «организм – среда»:* жизнь развивается в результате постоянного обмена веществом и информацией на базе потока энергии в совокупном единстве среды и населяющих ее организмов.

30. *Правило соответствия условий среды генетической предопределенности организма:* вид может существовать до тех пор и постольку, поскольку окружающая его среда соответствует генетическим возможностям приспособления этого вида к ее колебаниям и изменениям.

31. *Закон максимума биогенной энергии (энтропии) В.И. Вернадского-Э.С. Бауэра:* любая биологическая или биокосная система, находясь в динамическом равновесии с окружающей средой и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду, если этому не препятствуют внешние факторы.

32. *Закон давления среды жизни, или ограниченного роста (Ч. Дарвин):* имеются ограничения, препятствующие тому, чтобы потомство одной пары особей, размножаясь в геометрической прогрессии, заполнило весь земной шар.

33. *Принцип минимального размера популяций:* существует минимальный размер популяции, ниже которого ее численность не может опускаться.

34. *Правило представительства рода одним видом:* в однородных условиях и на ограниченной территории таксономический род, как правило, представлен только одним видом. По-видимому, это связано с близостью экологических ниш одного рода.

35. *Правило А. Уоллеса:* по мере продвижения с севера на юг видовое разнообразие увеличивается. Причина в том, что северные биоценозы

исторически моложе и находятся в условиях меньшего поступления энергии Солнца.

36. *Закон обеднения живого вещества в островных его сгущениях (Г.Ф. Хильми)*: «индивидуальная система, работающая в <...> среде с уровнем организации более низким, чем уровень самой системы, обречена: постепенно теряя структуру, система через некоторое время растворится в окружающей <...> среде». Из этого следует важный вывод для человеческой природоохранной деятельности: искусственное сохранение экосистем малого размера (на ограниченной территории, например, заповедника) ведет к их постепенной деструкции и не обеспечивает сохранения видов и сообществ.

37. *Закон пирамиды энергий (Р. Линдеман)*: с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой, более высокий уровень в среднем около 10% поступившей на предыдущий уровень энергии. Обратный поток с более высоких на более низкие уровни намного слабее – не более 0,5–0,25%, и поэтому говорить о круговороте энергии в биоценозе не приходится.

38. *Правило биологического усиления*: при переходе на более высокий уровень экологической пирамиды накопление ряда веществ, в том числе токсичных и радиоактивных, увеличивается примерно в такой же пропорции.

39. *Правило экологического дублирования*: исчезнувший или уничтоженный вид в рамках одного уровня экологической пирамиды заменяет другой, аналогичный по схеме: мелкий сменяет крупного, ниже организованный более высоко организованным, более генетически лабильный и мутабельный менее генетически изменчивого.

40. *Правило биоценотической надежности*: надежность биоценоза зависит от его энергетической эффективности в данных условиях среды и возможности структурно-функциональной перестройки в ответ на изменение внешних воздействий.

41. *Правило обязательности заполнения экологических ниш*: пустующая экологическая ниша всегда и обязательно бывает естественно заполнена («природа не терпит пустоты»).

42. *Правило экотона, или краевого эффекта*: на стыках биоценозов увеличивается число видов и особей в них, так как возрастает число экологических ниш из-за возникновения на стыках новых системных свойств.

43. *Правило взаимоприспособленности организмов в биоценозе К. Мёбиуса-Г.Ф. Морозова*: виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет внутренне противоречивое, но единое и взаимоувязанное целое.

44. *Принцип формирования экосистемы*: длительное существование организмов возможно лишь в рамках экологических систем, где их компоненты и элементы дополняют друг друга и взаимно приспособлены.

45. *Закон сукцессионного замедления*: процессы, идущие в зрелых равновесных экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, как правило, проявляют тенденцию к снижению темпов.

46. *Правило максимума энергии поддержания зрелой системы*: сукцессия идет в направлении фундаментального сдвига потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы.

47. *Закон исторического саморазвития биосистем (Э.У. Бауэр)*: развитие биологических систем есть результат увеличения их внешней работы – воздействия этих систем на окружающую среду.

48. *Правило константности числа видов в биосфере*: число появляющихся видов в среднем равно числу вымерших, и общее видовое разнообразие в биосфере есть константа. Это правило справедливо для сформировавшейся биосферы.

49. *Правило множественности экосистем*: множественность конкурентно-взаимодействующих экосистем обязательна для поддержания надежности биосферы.

Из этих экологических законов следуют выводы, справедливые для системы «человек – природная среда». Они относятся к типу закона как ограничения разнообразия, т. е. накладывают ограничения на природопреобразовательную деятельность человека.

1. *Правило исторического роста продукции за счет сукцессионного омоложения экосистем*: по существу, следует из основного закона экологии и сейчас уже перестает работать, так как человек взял таким образом от природы все, что мог.

2. *Закон бумеранга*: все, что извлечено из биосферы человеческим трудом, должно быть возвращено ей.

3. *Закон незаменимости биосферы*: биосферу нельзя заменить искусственной средой, как, скажем, нельзя создать новые идеи жизни. Человек не может построить вечный двигатель, в то время как биосфера и есть практически «вечный» двигатель.

4. *Закон убывающего естественного плодородия*: «в связи с постоянными изъятиями урожая, а потому органики и химических элементов из почвы, нарушение естественных процессов почвообразования, а также при длительной монокультуре в результате накопления токсичных веществ, выделяемых растениями (самоотравление почв), на культивируемых землях происходит снижение естественного плодородия почв. К настоящему времени примерно половина пахотных угодий мира в различной степени потеряла плодородие, а полностью выбыло из интенсивного сельскохозяйственного оборота столько же земель, сколько сейчас обрабатывается (в 80-е гг. терялось около 7 млн га в год)» [142]. Второе толкование закона убывающего естественного плодородия: каждое последующее прибавление какого-либо полезного для организма фактора дает меньший эффект, чем результат, полученный от предшествующей дозы того же фактора.

5. *Закон шагреновой кожи*: глобальный исходный природно-ресурсный потенциал в ходе исторического развития непрерывно истощается. Это следует из того, что никаких принципиально новых ресурсов, которые могли бы появиться в настоящее время, нет. «Для жизни каждого человека в год необходимо 200 т твердых веществ, которые он с помощью 800 т воды и в

среднем 1000 Вт энергии превращает в полезный для себя продукт». Все это человек берет из уже имеющегося в природе.

6. *Принцип неполноты информации*: информация при проведении акций по преобразованию и вообще любому изменению природы всегда недостаточна для априорного суждения обо всех возможных результатах таких действий, особенно в далекой перспективе, когда разовьются все природные цепные реакции.

7. *Принцип обманчивого благополучия*: первые успехи в осуществлении цели, ради которой и был задуман проект, создают атмосферу благодушия и заставляют забыть о возможных отрицательных последствиях, которых никто не ждет.

8. *Принцип удаленности события*: потомки что-нибудь придумают для предотвращения возможных отрицательных последствий.

Вопрос о том, насколько законы экологии можно переносить на взаимоотношения человека с окружающей средой, остается открытым, так как человек отличается от всех других видов. Например, у большинства видов скорость роста популяции уменьшается с увеличением ее плотности; у человека, наоборот, рост населения в этом случае ускоряется. Стало быть, некоторые регулирующие механизмы природы отсутствуют у человека, и это может служить дополнительным поводом для технологического оптимизма у одних, а для экологических пессимистов свидетельствовать об опасности такой катастрофы, которая невозможна ни для одного иного вида.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ

Изучение влияния рекреационных нагрузок на лесные экосистемы (Алексеев С.В. и др. Практикум по экологии. М., 1996. С. 32–34)

Введение

Развитие городов все больше отдаляет людей от естественной природы. Наверное, поэтому горожане с большим удовольствием отправляются в пригородные леса отдохнуть, погулять по лесу. Но, казалось бы, безобидное нахождение людей в лесу является рекреационной нагрузкой на лесную экосистему и вызывает ее постепенное разрушение: уплотнение почв от передвижения людей препятствует прорастанию семян и возобновлению растительности, изменяются условия жизнедеятельности почвенных организмов, сокращается общая численность животных. Малоустойчивые лесные виды сменяются антропогенно устойчивыми и синантропными видами - происходит сукцессия экосистемы, сопровождающаяся обеднением природных сообществ.

Для сохранения разнообразия природных экосистем в условиях антропогенного давления необходимо принимать неотложные меры.

Цель работы

Определение степени нарушенности экосистемы лесного сообщества под влиянием антропогенного фактора и разработка мер по восстановлению экосистемы.

Определение стадии деградации изучаемой лесной экосистемы

Информационное обеспечение

Характеристики стадий рекреационной деградации лесных экосистем, приведенные в таблице 1 ниже.

Выполнение работы

Проанализируйте основные характеристики рекреационной деградации лесных экосистем.

Проведите изучение видового состава. Видовой состав лесных экосистем выясняется с помощью определителей; качественная оценка состояния различных ярусов лесного сообщества проводится в показателях, представленных в таблице. Вселение вида (луговая, полевая, придорожная растительность) происходит чаще всего с помощью человека; семена и споры растений могут быть занесены также ветром и животными.

Включения нелесных видов подсчитываются в процентах от общего видового состава исследуемой территории.

Проведите сравнение результатов вашего исследования с данными в табл. 1.

Таблица 1

Стадии деградации	Характеристика лесной экосистемы	Состояние ярусов			Включения нелесных видов
		древостоя	подлеска и подроста	травостоя и мохово-лишайникового покрова	
Нулевая	Ненарушенные насаждения	Сомкнутость древесного полога	Полная сохранность	Полная сохранность	Нет
1	Слабо нарушенные	Полная сохранность	Заметное повреждение подроста младших возрастов	Травостой слабо затронут, мохово-лишайниковый покров разреженный	Не более 10% видового состава
2	Средняя степень нарушенности	Практически полная сохранность; наблюдается выпадение отдельных деревьев	Заметные повреждения	Угнетение травостоя; полное исчезновение или незначительные пятна мохово-лишайникового покрова	До 50% видового состава
3	Значительно нарушенные насаждения	Нарушенная сомкнутость	Единичные уцелевшие экземпляры	Преобладание заносных видов в травостое; полное исчезновение мохово-лишайникового покрова	До 80% видового состава
4	Полностью разрушенное сообщество	Низкая полнота древостоя вплоть до значительного его распада	Нет	Господство сорных и луговых видов в травостое; мохово-лишайникового покрова нет	Более 90% видового состава
5	Отсутствие сомкнутой растительности	Отдельные деревья в угнетенном состоянии	Нет	Пятна сорной растительности в угнетенном состоянии; мохово-лишайникового покрова нет	Более 90% видового состава

Обработка результатов и выводы

Сделайте вывод о степени деградации изученной лесной экосистемы. Какие меры вы можете предложить для стабилизации лесных экосистем в условиях действия антропогенного фактора?

Темы исследовательских работ

1. Сравнительный анализ состояния нескольких лесных экосистем своего региона и описание факторов, определяющих это состояние.
2. Изучение эффективности предложений по предупреждению деградации экологических систем и их восстановлению.

Определение видового состава растительности пришкольной территории (Алексеев С.В. и др. Практикум по экологии. М., 1996. С. 63)

Оборудование

Определители растений, колышки, шпагат, линейка 1 м. Выполнение работы

1. Определите видовой состав деревьев, кустарников.
2. Выберите несколько площадок (1х1 м) на газонах пришкольной территории. Определите видовой состав травянистых растений. Подсчитайте общее количество видов.
3. Опишите состояние и ухоженность газонов.

Обработка результатов и выводы

1. Сделайте вывод о правильности подбора зеленых насаждений по видовому составу, учитывая следующие данные.

На листовой поверхности одного взрослого растения осаждается за летний период пыли:

вяз шершавый	до 23 кг	тополь канадский	до 34 кг
вяз перистоветвистый	до 18 кг	ясень	до 27 кг
ива	до 38 кг	сирень	до 1,6 кг
клен	до 33 кг	акация	до 0,2 кг
		лох узколистный	до 2 кг

Хорошими поглотителями свинца по обочинам дорог являются акация желтая, липа, береза.

Наиболее устойчивы к загрязнению воздуха газами тополь, ива белая, клен американский, белая акация, сирень, береза бородавчатая, лох узколистный, барбарис и др.

2. Сделайте вывод о видовом многообразии травянистого фитоценоза, если на суходольном лугу встречается около 250 видов растений.

3. Внесите конкретные предложения по улучшению планировки пришкольной территории

**Изучение степени запыленности воздуха
в различных местах пришкольной территории**
(Алексеев С.В. и др. Практикум по экологии. М., 1996. С. 64)

Оборудование Прозрачная клейкая пленка.

Выполнение работы

1. Соберите листья в разных участках пришкольной территории и на разной высоте (в глубине зеленой зоны, вблизи автомагистрали, со стороны жилых домов и т. д.).
2. Приложите к поверхности листьев клеящуюся прозрачную пленку.
3. Снимите пленку с листьев вместе со слоем пыли, приклейте ее на лист белой бумаги.
4. Сравните отпечатки между собой.

Обработка результатов и выводы

Сделайте вывод о степени запыленности листьев в разных участках пришкольной территории.

**Определение площади листьев у древесных растений
в загрязненной и чистой зонах**

(Федорова А.И., Никольская А.Н. Практикум по экологии и охране
окружающей среды. М., 2001. С. 123–126)

Все метамерные органы растений реагируют на загрязнение среды или абиотические факторы. Ростовые процессы у растений включают в себя множество подпроцессов и фактически являются суммирующими. Растения подвержены очень большой изменчивости (особенно размеры листьев), и диапазон их нормы реакции очень широк. Так, размеры листьев могут сильно увеличиваться после обрезки деревьев, т. к. приток пластических веществ и фитогормонов из корневых систем распределяется на оставшиеся после обрезки листья, а также стимулирует пробуждение спящих почек. В то же время размер листьев может сильно уменьшаться в результате длительной весенней засухи. В связи с этим при биоиндикации загрязнения наземных экосистем для научных целей требуется исключение указанных вариантов и при взятии листьев нужно применять большую выборку (50-60 образцов). В санитарных зонах предприятий, в уличных посадках в большинстве случаев размеры листьев уменьшены по сравнению с более чистой загородной территорией. Исключением являются выбросы азотно-туковых заводов, в зоне влияния которых размеры листьев могут быть увеличены из-за включения азота в метаболические процессы (образование белков и др.).

Существует несколько способов измерения площади листьев. По методикам М.С. Миллера (Летние практические..., 1973) – это весовой, при помощи светочувствительной бумаги, подсчета квадратиков на миллиметровой бумаге, планиметрический. Модификацией весового метода является разработка Л.В. Дорогань (1994), где предварительно для древесной породы

определяют переводной коэффициент, а затем путем измерения длины и ширины листа производят массовые вычисления площади листьев. Это значительно ускоряет работу при больших выборках, что необходимо при выполнении дипломных и научных работ, когда в измерения включается большое число образцов.

Оборудование, материалы

1) писчая бумага; 2) ножницы; 3) линейка; 4) весы торсионные или аптекарские с разновесами; 5) листья древесных растений с простой и небольшой листовой пластинкой: липы, клена полевого или американского, березы, тополя.

Ход работы

Во время экскурсии по городу (ее разумнее проводить в самом начале сентября) студенты срезают по 20–25 листьев каждой древесной породы с деревьев, растущих в разных экологических условиях, складывают в пакеты, а затем засушивают между листами газетной бумаги в лабораторных условиях. Это дает возможность провести работу в зимний период.

Установление переводного коэффициента основано на сравнении массы квадрата бумаги с массой листа, имеющего такую же длину и ширину. Для этого берут бумагу (лучше в клеточку) и очерчивают квадрат, равный длине и ширине листа, а затем аккуратно обрисовывают его контур. Вычисляют площадь квадрата бумаги, вырезают и взвешивают его, затем вырезают контур листа и также взвешивают.

Из полученных данных вычисляют переводной коэффициент по формулам 1 и 2:

$$K = S_{\text{л}} / S_{\text{кв}} \quad (1)$$

$$S_{\text{л}} = P_{\text{л}} \cdot S_{\text{кв}} / P_{\text{кв}} \quad (2)$$

где: K – переводной коэффициент,

S – площадь листа (л) или квадрата бумаги (кв),

P – масса квадрата бумаги или листа.

Вычисление коэффициента производится на основании измерения 7–8 листьев. Таким же расчетом он устанавливается отдельно для каждого вида растений. Примерно он равен для березы – 0,64; для яблони – 0,71–0,72; для тополей – 0,60–0,66.

Затем измеряют длину (A) и ширину (B) каждого листа и умножают на переводной коэффициент (K):

$$S = A \cdot B \cdot K$$

Получаем ряд значений изменчивости площади листьев для каждой древесной породы в разных экологических условиях.

Для каждого ряда вычисляют среднеарифметические величины, сравнивают между собой.

В случае большой выборки строят вариационные кривые встречаемости листьев определенной площади в разных условиях среды (рис. 19).

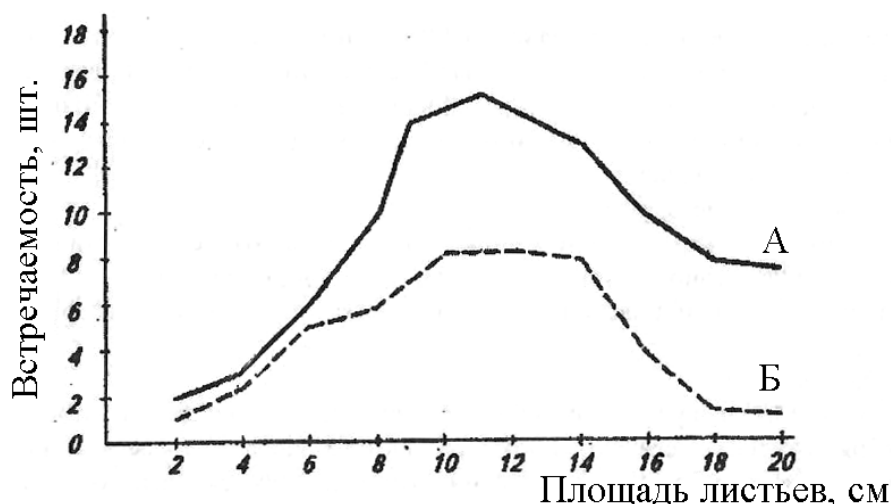


Рис. 19. Изменчивость площади листьев у древесных пород в разных экологических условиях: А – «чистая» зона пригородной территории или окраины города, Б – загрязненная зона центральных улиц

При этом все ряды по площади листьев разбивают на классы от самого маленького листа до самого большого с одинаковым шагом между классами. На рис. 19 кривые построены для 8 классов. В учебной работе при наличии 25 листьев достаточно 5 классов. Соответственно по каждому классу производят определение встречаемости. Кривые сравнивают, делают выводы относительно различий в изменчивости площади листьев в зависимости от экологических условий. Устанавливают разницу в диапазоне изменчивости для маленьких и больших листьев. В примере, приведенном на рис. 19, влияние изменения экологических условий сказывается сильнее на листьях большего размера.

Изучение роли различных видов живых организмов в круговороте веществ

(Алексеев С.В. и др. Практикум по экологии. М., 1996. С. 28–31)

Введение

Круговорот веществ – это многократное участие веществ в процессах, происходящих на Земле. Более точно следует говорить, что в круговороте участвуют не вещества, а химические элементы. После использования пищи одними организмами химические элементы переходят в соединения, усвояемые другими организмами. Энергия для осуществления этих процессов поступает от Солнца, а активную роль в них играют живые организмы. В биогеохимическом цикле углерода участвуют производители органических веществ (продуценты), потребители (консументы) и разрушители (редуценты). После отмирания растений и животных их организмы разлагаются с помощью редуцентов, представителями которых являются бактерии, грибы, многочисленные беспозвоночные.

Цель работы

На основе данных, полученных в полевых исследованиях, определить роль разных видов в круговороте веществ.

Выявление эффективности разных видов живых организмов в круговороте веществ

Оборудование

Статистически обработанные данные полевых исследований (табл. 2). Микрокалькулятор.

Таблица 2

Продукция малых сусликов и степных сурков в Северном Прикаспии,
тыс. ккал/га

Вид	Год	Корм		Вторичная продукция
		Потреблено	Усвоено	
Суслик малый	1971	535	427	40
	1972	355	283	28
	1973	283	225	17
Сурок степной	1974	278	206	54
	1975	318	239	65

Выполнение работы

1. Рассчитайте отношение вторичной продукции к потребленному корму (в %).
2. Рассчитайте отношение вторичной продукции к усвоенному корму (в %)
3. Полученные результаты занесите в таблицу:

Таблица 3

Эффективность образования продукции разными видами животных

Вид	Год	Отношение вторичной продукции к потребленному корму, %	Отношение вторичной продукции к усвоенному корму, %
Суслик малый			
Сурок степной			

Обработка результатов и выводы

1. Проанализируйте полученные результаты и сделайте вывод об эффективности образования продукции разными видами животных.
2. Определите, какой вид животных более эффективно использует энергию пищи на рост и накопление жировых запасов.
3. Укажите, как изменяется эффективность использования энергии в разные годы.

Роль сапрофитов в биологическом круговороте веществ

Оборудование

Статистически обработанные данные полевых исследований (табл. 4).

Таблица 4

Весовая группа	Масса, мг	Число особей на 1 м ²	Суточный рацион, мг/особь	Усвояемость, %
I	До 25	17	3,0	84,6
II	26–50	34	3,2	81,2
III	51–75	34	2,8	84,6
IV	76–100	34	3,0	83,3
V	101–150	34	9,1	77,5
VI	151–200	5	9,1	77,5

1. Проанализируйте данные полевых исследований.

2. Рассчитайте, какую долю общей массы разлагающихся за год растительных остатков способны разрушить кивсяки в данной экосистеме, используя результат исследований Б.Р. Стригановой и Н.Г. Логиновой. Ими установлено, что на альпийских лугах Кавказа общая надземная фитомасса луга составляет 230 г/м², запас подстилки – 120 г/м², в течение вегетационного периода успевает разложиться около 110 г/м² опада. Длительность пищевой активности кивсяков – 4 месяца в году.

Обработка результатов и выводы

1. На основании полученных данных оцените роль популяции кивсяков в разложении подстилки на лугах Кавказа.

2. Сделайте вывод об участии данного вида в круговороте веществ.

Творческое задание

Подберите в литературе данные о продукции одной из экосистем на территории России и определите роль отдельных видов в круговороте химических элементов

Черви в бутылке

(Вестник АсЭко № 1–2 (13–14), 1997. С. 72)

Главная мысль темы

Разложение мертвого органического вещества и поступление его в почву имеет принципиальное значение для формирования ее плодородия. Органические остатки на поверхности почвы заселены бактериями и грибами, разлагающими отмершие растения и тела мертвых животных. Представители почвенной фауны, в особенности дождевые черви, смешивают разлагающееся органическое вещество с почвой и переводят его в доступную для корней растений форму.

Пояснение

Роль почвенной фауны в образовании почвы можно продемонстрировать, изготовив «террариум» для червей.

Материалы и оборудование

Пластиковая бутылка, газеты или картон, листья, песок, образцы почв, пластиковые пакеты, резиновые кольца.

Подготовка

1. Отрежьте верхнюю сужающуюся часть бутылки.
2. Заполните полученный пластиковый цилиндр образцами почв разного цвета, расположив их слоями. Удалите камни и твердые комки почвы.

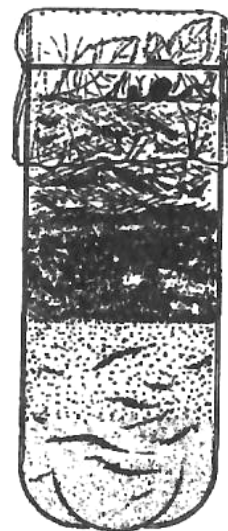
3. Умеренно увлажните почву.

4. Поверх влажной почвы положите 3–4 увядших листа и несколько дождевых червей.

5. Закройте пластиковый цилиндр полиэтиленовым пакетом, в котором проделаны отверстия для доступа воздуха. Закрепите пакет резиновым кольцом.

6. Оберните цилиндр газетами. Это будет способствовать тому, чтобы черви прорывали ходы ближе к прозрачным стенкам цилиндра.

7. Поместите «террариум» в прохладное темное место.



Ход работ

1. Примерно через неделю снимите газеты. Что произошло с листьями, лежавшими на поверхности почвы? Различимы ли еще слои почв разного цвета? Заметны ли следы жизнедеятельности червей?

2. Черви и другие землерои перемешивают почву. По ходам животных в нее поступает воздух, подобно тому, как это происходит во время вскапывания, вспашки, рыхления, почв. Во время занятий на природе выройте небольшую яму, собирая всю выкопанную почву на кусок полиэтилена. Затем аккуратно засыпьте почву обратно в яму. Поместилась ли вся почва в яме? Что находится между частицами рыхлой почвы? Почему важно, чтобы почва обогащалась воздухом?

Дополнение

Почвы очень разнообразны. Создайте собственный «музей почвы», собрав образцы разных почв и поместив их в пластиковые цилиндры, сделанные из бутылок. Прикрепите таблички к каждому из них, указав место и дату отбора почв.

Словарь экологических терминов [26]

(дан в сокращении, полный вариант на DVD-диске)

Автотрофы (от греч. *autos* – сам + *trophe* – пища, питание) – организмы, синтезирующие из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии Солнца или энергии, освобождающейся при химических реакциях (хемосинтез определённых групп микроорганизмов). К А. относятся высшие растения (кроме паразитарных и сапрофитных), водоросли, некоторые бактерии (пурпурные, железобактерии, серобактерии и др.). А. противопоставляются *гетеротрофам*. В пищевой цепи А. служат *продуцентами*.

Адаптация (от позднелат. *adaptatio* – приспособление) – 1) эволюционно возникшее приспособление организма к условиям среды, выражающееся в изменении их внешних и внутренних особенностей (биол.); 2) любое приспособление органа, функции или организма к изменяющимся условиям среды (мед.); 3) совокупность реакций (живой) *системы*, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий среды, окружающих эту систему.

Аккумуляция, аккумулярование – 1) накопление, собирание воедино чего-то, включая физические агенты, химические вещества и т. д.; 2) процесс накопления на поверхности Земли (на суше и на дне водных бассейнов, включая океаны) минеральных веществ и органических остатков; в зависимости от геологического фактора, вызывающего А., различают вулканическую, водную (речную, морскую), ветровую (эоловую), ледниковую и др. виды А. (см. *Осадконакопление*); человеческая деятельность оказывает значительное воздействие на процессы А. (геол.).

Аккумуляция загрязнителей организмами – накопление в живых организмах химических веществ, загрязняющих среду обитания. Поскольку объем поедаемой пищи за длительное время значительно превышает массу потребителя, а загрязняющие вещества не во всех случаях полностью выводятся из организма с выделениями, на каждом следующем уровне *экологической пирамиды (трофической цепи)* создается многократно более высокая концентрация стойких загрязнителей.

Аллелопатия – влияние совместно проживающих организмов разных видов друг на друга посредством выделения продуктов жизнедеятельности.

Аменсализм – подавление одного организма другим без обратного отрицательного воздействия со стороны подавляемого (ср. *комменсализм, паразитизм*).

Амплитуда экологическая – пределы приспособляемости вида или сообщества к меняющимся условиям среды (ср. *валентность экологическая, пластичность экологическая*).

Анабиоз – состояние живого организма, при котором резко снижается обмен веществ и отсутствуют видимые проявления жизни. Позволяет некоторым видам пережить крайне неблагоприятные периоды жизни (зимний, экстремально засушливый и т. п.). Ср. С

Анаэроб(ы) – организм, способный жить при отсутствии свободного кислорода.

Антропогенез – 1) изменение и саморазвитие природных объектов и явлений под воздействием человеческой деятельности (экол.); 2) происхождение человека, становление его как вида, т. е. процесс историко-эволюционного формирования

физического облика людей (включая расообразование), развития их трудовой деятельности, речи, а также общества – в ходе *социогенеза* (антр.).

Ареал вида – область географического распространения (территория или акватория) особей рассматриваемого вида вне зависимости от степени постоянства их обитания в данной местности, но исключая (согласно другим точкам зрения, не исключая) места случайного попадания (заноса, залета, захода, заплыва и т. п.) в соседние регионы.

Ассимиляция – превращение веществ, поступающих из внешней среды, в собственное тело организма (протоплазму его клеток или отложения запасов) (биол.); 2) слияние народов, при котором один народ воспринимает язык, культура, традиции и приемы природопользования др. народа (этно.).

Атмосфера – газообразная оболочка планеты, на Земле состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли. А. делят на *тропосферу, стратосферу, мезосферу, термосферу, экзосферу*.

Аутэкология (от греч. *autos* – сам + экология) – раздел экологии, изучающий отношения организма (особи, популяции, вида) с окружающей средой.

Аэроб(ы) – организмы, способные жить лишь в среде, содержащей кислород.

Аэробiosфера – приземный слой *атмосферы* (от поверхности Земли до 6–7 км над нею), в котором постоянно присутствуют живые организмы, способные при наличии подходящих субстратов нормально жить и размножаться.

Биогеоценоз (от греч. *bios* – жизнь + *ge* – земля + *koinos* – общий) – 1) эволюционно сложившаяся, относительно пространственно ограниченная, внутренне однородная *природная система* функционально взаимосвязанных живых организмов и окружающей их абиотической среды, характеризующаяся определенным энергетическим состоянием, типом и скоростью обмена веществом и *информацией*. В экосистемно-таксономическом смысле при таком понимании Б. – элементарная *экосистема* и *геосистема*; 2) по первоначальному определению В.Н. Сукачева – совокупность однородных природных элементов на определенном участке поверхности Земли; 3) участок *биосферы* (*геобиосферы*), через который не проходит ни одна существенная биоценотическая, микроклиматическая, гидрологическая, почвенная, геоморфологическая и геохимическая граница, т. е. элементарная биохорологическая единица биосферы (*геобиосферы*).

Биоиндикатор (от греч. *bios* – жизнь + лат. *indikator* – указатель) – 1) группа особей одного вида или сообщество, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей; 2) вид или сообщество, которые указывают на характерные особенности среды, обусловленные наличием полезных ископаемых.

Биомасса – выраженное в единицах массы (веса) или энергии количество живого вещества тех или иных организмов (популяций, видов, группы видов, отдельных живых *экологических компонентов*, сообществ в целом), приходящееся на единицу площади или объема. В весовых единицах относится к сырому или сухому состоянию *живого вещества*. Определяют биомассу *консументов, продуцентов и редуцентов*.

Биосфера (от греч. *bios* – жизнь + *sphaira* – шар) – нижняя часть атмосферы, вся гидросфера и верхняя часть литосферы Земли, населенные живыми организмами, «область существования живого вещества» (В.И. Вернадский); оболочка Земли, в которой совокупная деятельность живых организмов проявляется как геохимический

фактор планетарного масштаба. Б. – самая крупная (глобальная) *экосистема* Земли – область системного взаимодействия *живого* и *косного вещества* на планете.

Биота (от греч. *biote* – жизнь) – 1) исторически сложившийся комплекс живых организмов, обитающих на какой-то крупной территории, изолированной любыми (напр., биогеографическими) барьерами; 2) совокупность организмов, населяющих какой-то произвольно выбранный регион вне зависимости от функциональной и исторической связи между собой (напр., Б. административного подразделения – государства, области и т. д.).

Биотический круговорот – обеспечивается взаимодействием трёх основных групп организмов: продуцентов – зелёных растений, осуществляющих фотосинтез, и бактерий, способных к хемосинтезу, которые создают первичное органическое вещество; консументов, потребляющих органическое вещество, – это растительноядные и хищные животные; редуцентов (деструкторов), разлагающих мёртвое органическое вещество до минерального, – это в основном бактерии, грибы и простейшие животные.

Биотоп (от греч. *bios* – жизнь + *topos* – место) – 1) относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое биоценозом; 2) синоним *местообитания вида* и *станции*.

Биоценоз (от греч. *bios* – жизнь + *koinos* – общий) – 1) сообщество из *продуцентов, консументов* и *редуцентов*, входящих в состав одного *биогеоценоза* и населяющих один *биотоп*; 2) системная совокупность живого, характеризующаяся определенным балансом между перечисленными выше живыми *экологическими компонентами*; 3) любое сообщество взаимосвязанных организмов, живущих на каком-либо участке суши или водоема («безразмерное» понятие: биоценоз норы, биоценоз болотной кочки и т. п.).

Вещество биогенное – 1) химическое соединение, возникшее в результате жизнедеятельности организмов (но не обязательно входящее в состав их тел); 2) химический элемент или соединение, необходимое для поддержания жизни; 3) вещество, создаваемое и перерабатываемое организмами (по В.И. Вернадскому).

Вещество биокосное – вещество, «которое создается одновременно живыми организмами и косными процессами» и является «закономерной структурой из живого и косного вещества» (Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965. С. 58 и 231), напр., почва.

Вещество живое – совокупность тел живых организмов, населяющих Землю вне зависимости от их систематической принадлежности. Общий вес живого вещества оценивается величиной $2,4\text{--}3,6 \cdot 10^{12}$ т (в сухом весе).

Вещество косное – «образуемое процессами, в которых живое вещество не участвует» (напр., изверженные горные породы).

Взрыв демографический – резкое увеличение народонаселения, связанное с изменением социально-экономических или общеэкологических условий жизни (включая уровень здравоохранения). По данным Комиссии ООН по народонаселению, в 2011 г. численность населения Земли составляет 7 млрд человек. Предполагается, что стабилизация населения планеты произойдет в 2095 г. на уровне 10,2 млрд человек (по др. данным, ок. 12 млрд человек).

Взрыв популяционный – резкое, многократное, как правило, относительно внезапное увеличение численности особей какого-либо вида, связанное с выключением обычных механизмов ее регуляции. Наиболее интенсивные В.п. наблюдаются при интродукции видов (напр., кроликов в Австралии).

Вид (биологический) – совокупность особей, образующая географически или экологически вибрирующие популяции. Особи обладают общими морфологическими признаками, способны в природных условиях скрещиваться друг с другом и в совокупности занимают сплошной или частично разорванный ареал. Каждый вид в природе находится в полной биологической изоляции от др. видов, выражаемой в нескрещиваемости. Вид представляет собой также систему *генотипов*, формирующую определенную совокупность *экологических ниш* в *биогеоценозах*, обладающую общей эволюционной судьбой; общее число видов на Земле оценивается числами от 1,5 до 5 млрд.

Геоэкология – раздел *экологии* (по другим воззрениям – географии), исследующий *экосистемы (геосистемы)* высоких иерархических уровней – до *биосферы* включительно. Синонимы: ландшафтная экология, иногда биогеоценология.

Гетеротроф – организм, использующий для питания только или преимущественно (для форм со смешанным питанием) органические вещества, произведенные другими видами, и, как правило (кроме видов со смешанным питанием), не способный синтезировать вещества своего тела из неорганических составляющих. К Г. относятся все животные, паразитарные растения (петров крест, заразиха и др.), грибы и подавляющее большинство микроорганизмов. Примеры форм со смешанным питанием – повилика, после прикрепления к др. растению становится паразитом, эвглена зеленая из биченосцев, питающаяся как Г. и *автотроф*. Некоторые растения гетеротрофны на определенных стадиях развития: спороносные стебли хвоща, зародыши прорастающих семян.

Гомеостаз(ис) (от греч. *homoios* – подобный, одинаковый + *stasis* – неподвижность, состояние) – состояние внутреннего динамического равновесия *природной системы*, поддерживаемое регулярным возобновлением основных ее структур, вещественно-энергетического состава и постоянной функциональной *саморегуляцией* ее компонентов. Г. характерен и необходим для всех природных систем – от космических до организма и атома. Термин Г. чаще всего употребляется для организменного (структурного) уровня организации.

Гомойотерм(ия) – 1) способность животных (птицы и большинство млекопитающих) поддерживать постоянную температуру тела независимо от температуры окружающей среды; 2) одинаковая температура, а соответственно, и плотность по всей толще воды водоема или водотока. В реках Г.-2 наблюдается постоянно.

Детрит (от лат. *detritus* – истёртый) – 1) органический ил и остатки организмов в одной среде (гидробиол.); 2) изредка употребляемый в отечественной литературе англоязычный синоним русского слова «перегной» – гумус.

Детритофаги (от лат. *detritus* – истёртый + греч. *phagos* – пожиратель) – организмы, питающиеся детритом, т. е. органическим илом и остатками организмов в одной среде, или гумусом (перегноем) в почве. Иногда подразумевается, что Д. питается также и организмами, находящимися в детрите: на суше дождевыми червями, многоножками, личинками насекомых и др.

Доза предельно допустимая (ПДД) – максимальное количество вредного агента, проникновение которого в организмы (через дыхание, пищу и т. д.) или их сообщества еще не оказывает на них пагубного влияния. Устанавливается единовременная ПДД и ПДД за определенный промежуток времени (час, день и т. п.) (санит.).

Зона комфорта – 1) оптимальное для человека или др. живого существа сочетание всех факторов среды (для человека – физических и социально-экономических). Напр., для человека в состоянии покоя или при легкой физической работе: температура воздуха зимой 18–22 °С, летом 23–25 °С, скорость движения воздуха зимой 0,15, летом 0,2–0,4 м/с, относительная влажность 40–60%, шум не выше 30–40 дБ и т. д.; 2) комбинация температуры, влажности и ветра, при которой большинство людей чувствует себя наилучшим образом. В России принят интервал температур 13,5–18 °С, в США – 17,2–21,7 °.

Зона экологического бедствия – территории с очень сильным и устойчивым загрязнением (содержание загрязняющих веществ более чем в 10 раз выше ПДК), разрушительной потерей продуктивности, практически необратимой трансформацией экосистем, почти полностью исключающей их из хозяйственного использования. Деградация земель превышает 50% площади территории.

Зона экологического кризиса – территории с сильным загрязнением (содержание загрязняющих веществ в 5–10 раз выше ПДК), резким снижением продуктивности экосистем. Деградация земель проявляется на 20–50% площади территории; возможно лишь выборочное хозяйственное её использование. Структурно-функциональная целостность ландшафтов теряет устойчивость; нарушения носят трудно обратимый характер.

Зона экологического риска – территории с повышенным загрязнением (содержание загрязняющих веществ в 2–5 раз выше ПДК), заметным снижением продуктивности экосистем. Деградация земель проявляется на 5–20% площади территории. Однако нарушения носят ещё обратимый характер, поэтому ослабление антропогенных нагрузок может привести к улучшению экологической ситуации, повышению качества возобновляемых ресурсов, восстановлению структурно-функциональной целостности ландшафтов.

Климакс – «заключительная» фаза биогеоценотической *сукцессии*, находящаяся в наиболее полном единстве с *биотопом* или только с климатом данной местности (*климатический климакс*). Иногда понятие трактуется шире – как «финальная» сукцессионная стадия развития биогеоценозов для данных условий существования (в том числе, антропогенных, напр., «пожарный климакс», т. е. сложившийся в условиях перманентно повторяющихся лесных пожаров, и т. п.). В.Н. Сукачев рассматривал К. «только в смысле приобретения... биогеоценозом в целом относительно большой замедленности в развитии...». Целесообразно понимать К. как «финальную», относительно устойчивую (не изменяющуюся в течение многих десятилетий) фазу естественной биогеоценотической сукцессии, наиболее соответствующую экологическим характеристикам данной местности в определенный период геологического времени.

Консументы (от лат. *consumo* – потребляю) – организмы, потребляющие органическое вещество: растительноядные и хищные животные. Различают К. разных порядков: первый порядок образуют растительноядные животные, второй – плотоядные животные (хищники), питающиеся К. первого порядка, третий – хищники питающиеся хищниками, и т. д. Число порядков К. в экосистеме ограничено правилом 10% (Линдемана), обычно оно не превышает 3–4 уровней. *Пирамида экологическая*.

Круговорот биологический (биотический) – явление непрерывного, циклического, но неравномерного во времени и пространстве и сопровождающегося более или менее значительными потерями закономерного перераспределения

вещества, энергии и информации в пределах *экологических систем* различного иерархического уровня организации – от биогеоценоза до биосферы. Потери вещества минимальны в биосфере в целом, информация теряется с гибелью видов и необратимыми генетическими перестройками, энергетические циклы очень слабы: преобладает односторонний поток энергии от растений-продуцентов через консументов к редуцентам с последующим выносом ее в околоземное и космическое пространство.

Ниша экологическая – место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (напр., трофический статус) и положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т. п.). Если местообитание – это как бы «адрес» организма, то Н.э. – это его «профессия». Н.э. может быть занята или не занята видом, так как это функциональное место вида в экосистеме, включая его роль в этом образовании. Выражение «свободная экологическая ниша» означает, что в экосистеме слаба конкуренция за какой-то вид корма и есть недостаточно используемая сумма других условий для обитания некоего вида, входящего в аналогичные экосистемы, но отсутствующего в рассматриваемой.

Оптимум экологический – 1) условия, в которых вид имеет наибольшую жизнеспособность: способность к размножению, выигрыш при межвидовых отношениях и приспособленность к абиотическим факторам; 2) условия, в которых данное сообщество имеет преимущества перед другими; 3) динамически-балансовое сочетание среднеобразующих компонентов, обеспечивающее в условиях их естественных циклических колебаний экологическое (природное) равновесие в климаксовой экосистеме или направляющее сукцессионный процесс в сторону образования климакса.

Пирамида биомасс – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы. См. *пирамида экологическая, правило 10%*.

Пирамида чисел – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах числа особей. См. *пирамида экологическая, правило 10%*.

Пирамида экологическая – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах биомассы (пирамида биомасс), числа особей (пирамида чисел) или заключённой в массе живого вещества энергии (пирамида энергии). См. *правило 10%*.

Пирамида энергии – графическое изображение соотношения между продуцентами и консументами разных порядков, выраженное в единицах заключённой в массе живого вещества энергии. См. *пирамида экологическая, правило 10%*.

Пищевая (трофическая) сеть – сплетение пищевых (трофических) цепей в сложном сообществе.

Пищевая (трофическая) цепь – цепь питания; взаимоотношения между организмами при переносе энергии пищи от её источника – зелёного растения (продуцента) через ряд организмов (консументов), поедающих готовое органическое вещество.

Популяция (от лат. *populus* – народ, население) – 1) совокупность особей одного вида, в течение большого числа поколений населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень

панмиксии; отделена от соседних аналогичных совокупностей той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (биол.). П. имеет сложную биологическую структуру: по полу, возрасту, пространным и близкородственным объединениям особей. Каждая П. обладает собственной эволюционной судьбой в том смысле, что способна (теоретически неограниченно долго) развиваться при подходящих условиях окружающей ее среды. Группы пространственно смежных популяций могут образовывать географическую расу, или подвид. П. – элементарная единица эволюционного процесса и форма существования вида. Существование внутри вида генетически разнообразных П. обеспечивает эволюционную устойчивость всего вида; 2) все население какой-то территории (страны, провинции, любой др. административной единицы и т. п.) (соц.); 3) особи близких видов (напр., мышевидные грызуны), совместно живущие на какой-то территории (жарг.).

Продуктивность биологическая – 1) биомасса, производимая популяцией или сообществом на единице площади за единицу времени; полная или валовая первичная продуктивность должна включать также энергию и биогенные летучие вещества (газы, аэрозоли) (экол.); 2) увеличение ресурсов экономически ценных организмов (их веса, числа) на единицу площади за единицу времени.

Продуктивность вторичная – биомасса, а также энергия и биогенные летучие вещества, производимые всеми консументами на единицу площади за единицу времени.

Продуктивность первичная – биомасса (наземных и подземных органов), а также энергия и биогенные летучие вещества, производимые продуцентами на единице площади за единицу времени.

Продуценты (от лат. *producens* – производящий, создающий) – зелёные растения, осуществляющие фотосинтез, и бактерии, способные к хемосинтезу. П. создают (продуцируют) первичное органическое вещество.

Редуценты (деструкторы) (от лат. *reducens* – возвращающий, восстанавливающий) – организмы, разлагающие мёртвое органическое вещество до минерального. Это в основном, бактерии, грибы и простейшие животные.

Связь пищевая (трофическая) – пищевые взаимоотношения между различными организмами, как правило рассматриваемые в трофической цепи или сети, а также между особями, близкими в систематическом отношении или только по пищевым потребностям.

Симбиоз – совместная жизнь двух или более особей разных систематических групп, в ходе которой оба партнера (симбионты) или один из них получает преимущества в отношениях с внешней средой (напр., С. водорослей, гиба и микроорганизмов в составе тела лишайников).

Сукцессия (от лат. *successio* – преемственность) – последовательная смена одних сообществ (организмов) другими. Восстановительные С. ведут к восстановлению коренной растительности; дигрессионные – к деградации растительного покрова. Конечным результатом С. являются более медленно развивающиеся климаксовые или узловые сообщества. Как правило, сукцессионная смена биогеоценоза происходит в строгой последовательности, нарушение которой (вопреки широко бытующему заблуждению) хозяйственными вмешательствами не всегда ведет к убыстрению процесса.

Техносфера – 1) часть биосферы, коренным образом преобразованная человеком в технические и техногенные объекты (здания, дороги, механизмы и т. п., в артеприродную среду); 2) часть биосферы (по некоторым (редк.) представлениям,

современем вся биосфера), преобразованная людьми с помощью прямого и косвенного воздействия технических средств в целях наилучшего соответствия социально-экономическим потребностям человечества; 3) практически замкнутая регионально-глобальная будущая технологическая система утилизации и реутилизации вовлекаемых в хозяйственный оборот природных ресурсов, рассчитанная на изоляцию хозяйственно-производных циклов от природного обмена веществ и потока энергии.

Уровень трофический – совокупность организмов, получающих преобразованную в пищу энергию Солнца и химических реакций (от *автотрофов*) через одинаковое число посредников *трофической цепи* – первый уровень (без посредников) – *продуценты*, второй – *первичные консументы* (растительоядные организмы), третий – *вторичные консументы (хищники)* и *паразиты первичных консументов*, четвертый – *вторичные хищники* и *паразиты вторичных консументов*, пятый – *паразиты вторичных консументов*, шестой – надпаразиты высоких порядков. Как бы «в стороне» оказываются *редуценты*, могущие составлять все У.т., начиная со второго (непосредственно разлагающие тела продуцентов).

Эмерджентность (от лат. *emergere* – являться, становится очевидным) – наличие у системного целого особых свойств, не присущих его подсистемам и блокам, а также сумме элементов, не объединенных системообразующими связями. Краткое античное определение: целое больше суммы его частей. В данном случае наблюдается не простой переход количества в качество, но особая форма интеграции, подчиняющаяся иным законам формообразования, функционирования и эволюции. Напр., молекула обладает иными свойствами, чем составляющие ее атомы, в то время как значительно большое скопление атомов, не объединенных в молекулы, не дает качества молекулы, а механическое сосредоточение всех необходимых для построения организма молекул, даже отдельных органов, не дает организма. Принцип Э. имеет весьма важное значение для экологического мышления: одно дерево не может составить леса, редкостой также еще не лес, разрозненные купы деревьев – тоже; лес возникает лишь при определенных условиях: достаточной густоте древостоя, соответствующей флоре и фауне, сформированных ценозах и др. условиях. Экосистема определенного вида сохраняется лишь при определенном сочетании экологических компонентов и т. п. Принцип Э. обязательно необходимо учитывать при экологической экспертизе и экологическом прогнозировании, он лишает смысла отраслевой, однокомпонентный подход к природным явлениям.

Учебное издание

Кондакова Любовь Владимировна

Серия тематических сборников и DVD-дисков

«Экологическая мозаика»

Сборник 1. КЛАССИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие

Редактор *О.В. Шебеко*

Технический редактор *С.Н. Тимофеева*

Фото на 1-й стр. обложки Широких А.А.

Фото на посл. стр. обложки Городилова В.А. «Нам утро дарит ожиданье»

Подписано в печать 10.12.12.

Формат 60х84 1/16.

Гарнитура «Times New Roman».

Бумага офсетная. Усл. п. л. 6,0.

Заказ № 519/12.

Отпечатано в ООО «Типография "Старая Вятка"»
610004, г. Киров, ул. Р. Люксембург, 30, т. 65-36-77.



Экосистема хвойного леса. Фото А.А. Широких



Экосистема луга. Фото А.А. Широких



Экосистема озера. Фото А.А. Широких



Экосистема болота. Фото А.А. Широких



Гриб дождевик, сапрофитный способ питания.
Фото А.А. Широких



Грибы – разрушители древесины.
Фото А.А. Широких



Напочвенный лишайник Пельтигера.
Фото А.А. Широких



Ржавчинные грибы на побегах шиповника.
Фото А.А. Широких



*Калу́жница болотная – гигрофит.
Фото А.А. Широких*



*Фиалка трехцветная – мезофит.
Фото А.А. Широких*



Очиток едкий – суккулент. Фото А.А. Широких



Майник двулистный – сциофит. Фото А.А. Широких



Лось. Фото А.А. Широких



Зяблик. Фото А.А. Широких



Уж обыкновенный. Фото А.А. Широких



Ондатра. Фото А.А. Широких



ISBN 978-5-91061-302-1

