

Министерство образования Республики Беларусь
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«ГРОДНЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ ЯНКИ КУПАЛЫ»

С.С.Маглыш

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие
для студентов специальности
Н.06.01.00 — Экология

Гродно 2001

УДК 574 (075.8)

ББК 22.0

М 12

Рецензенты: профессор кафедры экологии БГУ, доктор биологических наук Л.В.Камлюк;

зав. кафедрой гигиены и экологии Гродненского государственного медицинского университета, доктор медицинских наук М.С.Омельянчик;

доцент кафедры ботаники и зоологии ГрГУ им. Я.Купалы, кандидат биологических наук Т.А.Селевич.

Рекомендованы советом факультета биологии и экологии ГрГУ им. Я.Купалы.

Маглыш С.С.

Общая экология: Учеб. пособие / С.С. Маглыш. — М12 Гродно: ГрГУ, 2001. — 111 с.

ISBN 985-417-244-9.

Учебное пособие предназначено для углубленного изучения курса «Общая экология» при подготовке специалистов-экологов. Оно может быть использовано также студентами–биологами и аспирантами соответствующего профиля.

УДК 574 (075.8)

ББК 22.0

ISBN 985-417-244-9.

© С.С. Маглыш, 2001

ПРЕДИСЛОВИЕ

С развитием цивилизации по мере ускорения темпов научно-технического прогресса человек во многом преуспел в освоении природных ресурсов, покорении и завоевании природы. Однако, как оказалось, восстановительные возможности биосферы далеко не безграничны и природа начинает отвечать человеку на его воздействие возникновением очагов экологических бедствий и экологическими катастрофами. Во второй половине XX столетия человечество начало осознавать, что вследствие прогрессирующей мощи его влияния на окружающую среду уменьшается продуктивность биосферы, истощаются природные ресурсы, разрушаются природные ландшафты, загрязняется окружающая среда. К сожалению, осознание экологических проблем еще не обеспечивает их решения и предупреждения. Для этого необходимо формирование высокого уровня экологической культуры у широких слоев населения. Поэтому за последние десятилетия значение экологии необычайно возросло. Из науки о взаимоотношениях организмов и среды она превратилась в науку об организации и функционировании надорганизменных биологических систем (популяций, сообществ, экосистем) и закономерностях их взаимосвязи со средой. Имея свой собственный предмет изучения, задачи, цели и методы, экология тесно связана с такими науками, как зоология, ботаника, физиология, биохимия, генетика, микробиология, физика, химия, молекулярной биологии и др.

Основная задача курса общей экологии – дать студентам знания об основных закономерностях и принципах, определяющих распространение организмов в природе и динамику их численности, структуру и динамику сообществ, организацию и функционирование целых экосистем. Важное место в курсе уделяется закономерностям трансформации вещества и энергии в экосистемах, проблемам их биологической продуктивности. Заканчивается курс изучением биосферы, рассмотрением биогеохимических круговоротов основных элементов и влияния на них деятельности человека. В данном учебном

курсе студенты должны получить представление о сочетании эмпирических и теоретических подходов, о соотношении фундаментальных и прикладных задач в экологии.

В результате изучения курса «Общая экология» студенты должны уметь, опираясь на полученные экологические знания, дать научную оценку тем или иным природоохранным мероприятиям, которые проводятся в данном регионе или в целом по стране, а также они должны уметь использовать экологические знания при решении вопросов рационального природопользования и управления качеством окружающей среды.

ВВЕДЕНИЕ

Экология как наука, ее предмет, задачи, цели и методы

Термин «экология» впервые был введен в 1866 году немецким ученым Э.Геккелем в его книге «Всеобщая морфология организмов». Он состоит из двух латинских слов: «oikos» – дом, местообитание, жилище, и «logos» – наука. В дословном переводе – это наука об организмах у себя дома. Э.Геккель рассматривал экологию как науку, изучающую взаимодействие организмов со средой их обитания. В тот период организм считался самым сложным уровнем организации жизни. В ходе развития экологии выяснилось, что жизнь существует и в виде надорганизменных уровней организации. В этой связи представление об экологии как науке в настоящее время существенно расширилось. Чтобы ответить на вопрос, что является предметом экологии, необходимо рассмотреть уровни организации живой материи. С точки зрения современной биологии жизнь на планете Земля представлена следующими уровнями организации живой материи: ген – клетка – ткань – орган – организм – популяция – биоценоз (сообщество) – биогеоценоз (экосистема) – биом – биосфера. В этом жизненном спектре предметом экологии являются биологические системы от организма до биосферы. Исходя из этого, можно дать современное определение экологии как науки. Экология – это биологическая наука, изучающая формирование, структуру и функциониро-

вание биологических систем всех уровней от организма до биосферы и их взаимодействие с окружающей средой. Из данного определения вытекают задачи экологии.

Экология как наука должна решать следующие задачи:

1. Изучить законы и закономерности взаимодействия организмов со средой их обитания;

2. Изучить формирование, структуру и функционирование надорганизменных биологических систем (популяция, биоценоз (сообщество), биогеоценоз (экосистема), биом, биосфера).

3. Изучить законы и закономерности взаимодействия надорганизменных биологических систем (популяция, биоценоз (сообщество), биогеоценоз (экосистема), биом, биосфера) с окружающей средой.

Решение задач, стоящих перед экологией, позволит достичь поставленных перед ней целей. Цели экологии можно сформулировать следующим образом.

1. Разработка оптимальных путей взаимодействия общества и природы с учетом законов существования природы;

2. Прогнозирование последствий воздействия общества на природу с целью предотвращения негативных результатов.

Для решения задач, стоящих перед экологией, она использует как свои собственные методы, так и методы других наук. Собственные методы экологии можно разделить на три группы.

1. Полевые методы – это методы, позволяющие изучить влияние комплекса факторов естественной среды на естественные биологические системы и установить общую картину существования и развития системы.

2. Лабораторные методы – это методы, позволяющие изучить влияние комплекса факторов моделированной в лабораторных условиях среды на естественные или моделированные биологические системы. Эти методы дают возможность получить приблизительные результаты, которые требуют дальнейшего подтверждения в полевых условиях.

3. Экспериментальные методы – это методы, позволяющие изучить влияние отдельных факторов естественной или

моделированной среды на естественные или моделированные биологические системы. Они применяются в сочетании как с полевыми, так и с лабораторными методами.

Кроме собственных методов экология широко использует методы таких наук, как биохимия, физиология, микробиология, генетика, цитология, гистология, физика, химия, математика и др.

В зависимости от типа изучаемой биологической системы в экологии выделяют следующие разделы: факториальная экология (аутэкология), учение о популяциях (демэкология), учение о сообществах (синэкология), учение об экосистемах (биогеоценология) и учение о биосфере (глобальная экология).

История развития экологии

Экология как биологическая дисциплина возникла в середине XIX века, а в самостоятельную науку она превратилась только в первой половине XX века. Однако появлению экологии предшествовала длительная предыстория. Накопление экологических сведений началось с момента появления человека на Земле. Вся историю развития экологии можно разделить на пять этапов:

I. Этап накопления экологических сведений о взаимодействии растений и животных со средой в рамках ботаники и зоологии. Этот этап продолжался с глубокой древности до конца XVIII века.

II. Этап формирования экологических направлений в рамках ботанической и зоологической географии. Он продолжался с конца XVIII века до середины XIX века.

III. Этап формирования экологии растений и экологии животных как наук об адаптациях организмов к среде обитания. Данный этап продолжался с середины XIX века до 20-х годов XX века.

IV. Этап становления экологии как общебиологической науки, являющейся теоретической базой охраны природы. Продолжался этот этап с 20-х по 60-е годы XX века.

V. Этап развития глобальной экологии с выделением в ее рамках антропоэкологии (экологии человека). Начался данный этап с 60-х годов XX века и продолжается в настоящее время.

Сейчас более подробно рассмотрим основные моменты развития экологии на каждом этапе.

I. Первый этап самый длительный в истории экологии, поэтому его подразделяют на 3 периода:

1. Период древнегреческих философов. В этом периоде накопленные экологические сведения нашли свое отражение в трудах древнегреческих философов. Аристотель описал поведение свыше 500 видов животных и классифицировал их по образу жизни и характеру потребностей. В его трудах имеются сведения о перелетах птиц, миграции и спячке рыб, строительной деятельности животных. Ученик Аристотеля Теофраст Эрезийский, который считается отцом ботаники, описал особенности растений в разных условиях среды. Он отмечал зависимость формы и роста растений от типа почвы и климата. Эмпедокл также отмечал взаимодействие растений с условиями среды. Известный древнегреческий врач Гиппократ в своих трудах описывал влияние факторов среды на здоровье человека.

2. Период средневекового застоя. В этом периоде накопления экологических сведений не происходило, поскольку в науке доминирующей была теологическая теория происхождения жизни и виды считались неизменными, влияние среды вообще отрицалось.

3. Период эпохи Возрождения. В эпоху Возрождения великие географические открытия послужили толчком дальнейшему развитию естественных наук и экологии в том числе. В XVI-XVIII веках экологические сведения составляли основную часть отчетов научных экспедиций на разные континенты и острова. В трудах С.П.Крашенинникова, И.И.Лепехина, П.С.Палласа и др. русских исследователей указывается на взаимозависимость изменения климата, флоры и фауны в разных частях Земного шара. Проблема влияния внешних условий на морфологию животных рассматривается в трудах Ж.Бюффона. Так, в «Естественной истории» (13 томов) он впервые признает, что превращение одного вида в другой происходит под влиянием внешних факторов. Благодаря накопленному научному материалу о растительном и животном

мире различных материков земного шара стала формироваться наука биогеография, появление которой считается началом II этапа истории экологии.

II. На втором этапе быстрыми темпами развивалась наука биогеография, которая состояла из двух разделов: ботаническая география и зоологическая география, в рамках которых экологические сведения анализировались и на основании этого формировались экологические направления. Так, А.Гумбольдт в 1807 году опубликовал книгу «Идеи о географии растений», в которой высказал идею об изолиниях растений. Суть этой идеи заключается в том, что в сходных географических условиях у растений появляются сходные физиономические формы. Ж.Б.Ламарк считал, что влияние внешних условий – одна из главных причин эволюции растений и животных («Философия зоологии», 1809 г.). А.Декандоль в 1855 году в книге «Ботаническая география» описал влияние факторов природной среды на растения и отметил повышенную экологическую пластичность растений по сравнению с животными. Профессор Московского университета К.Ф.Рулье по праву считается одним из предшественников Ч.Дарвина и основателем экологии животных. Он написал более 160 работ по зообиологии. Через все эти труды проходит мысль, что развитие органического мира обусловлено влиянием изменяющейся внешней среды. Он разработал широкую систему экологических исследований животных, которая вызвала значительный интерес у последователей. Ученик К.Ф.Рулье Н.А.Северцов в 1855 году опубликовал магистерскую диссертацию на тему «Периодические явления в жизни птиц, гад и зверей Воронежской губернии». В предисловии к новому изданию этой книги говорится, что этот труд является первым детальным экологическим исследованием в мировой зоологической литературе, многие годы не имеющий себе равных и не утративший своего значения до наших дней.

III. Третий этап начинается с момента выхода в свет книги Ч.Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» в 1859 году. Эволюционное учение Ч.Дарвина явилось мощным толчком для развития экологии на качественно

новой основе. Додарвиновский период развития экологии считается ее предысторией. Вслед за выходом книги Ч. Дарвина Э. Геккель впервые употребил термин экология в своем труде «Всеобщая морфология организмов», который вышел в 1866 году, а в 1868 году в книге «Натуралистическая теория мироздания» он дал определение сущности новой науки. Однако этот термин прижился только к концу XIX века. Во второй половине XIX века экологические исследования в основном касались влияния климатических факторов на растительные и животные организмы. В 1895 году Е. Варминг в книге «Ойкологическая география растений» обосновал представление о жизненных формах растений. По сути дела он ввел термин «экология» в ботанику. А. Ф. Миддендорф в конце XIX века применил учение А. Гумбольдта об изолиниях к животным. Параллельно с развитием *аутэкологии* возникло новое направление в экологии. В 1877 году немецкий гидробиолог К. Мебиус ввел понятие «*биоценоз*» или «*природное сообщество*». Учение о растительных сообществах в дальнейшем обособилось в отдельную науку фитоценологию. Большую роль в ее развитии сыграли С. И. Коржинский, Г. Ф. Морозов, В. Н. Сукачев, Т. А. Работнов и др. ученые. В 1910 году на III Международном ботаническом конгрессе в Брюсселе экология растений разделилась на аутэкологию и экологию сообществ – *синэкологию*. Такое разделение в дальнейшем распространилось на экологию животных и общую экологию. Этому способствовали появившиеся новые научные труды Ч. Адамса, В. Шелфорда, С. А. Зернова и др. В 1913–20 г. были созданы научные экологические общества, основаны экологические журналы, экологию начали преподавать в университетах.

IV. Четвертый этап знаменателен тем, что темпы развития экологии существенно ускорились и она сформировалась как общебиологическая наука. Этому способствовало появление и развитие новых научных направлений. В 1923–27 г. В. И. Вернадский создал учение о биосфере как глобальной биологической системе планеты Земля. В 30–40-е годы как самостоятельное направление обособилась экология популяций – *демэкология*. Основателем ее считается Ч. Элтон. Наряду с ним в ее развитие большой вклад внесли ученые С. С. Шварц,

Н.П.Наумов, Д.Н.Кашкарев, В.В.Догель, В.Н.Беклемишев. В 40-е годы в экологии возник новый принцип исследования природных сообществ в их взаимосвязи со средой обитания. В связи с этим в 1935 году английский ученый А.Тенсли ввел термин «*экосистема*», а в 1942 году советский ученый В.Н.Сукачев ввел термин «*биогеоценоз*». С развитием экосистемной и популяционной экологии начали использоваться количественные методы анализа, которые превратили экологию в точную науку, способную давать объективную оценку состояния природных систем и на ее основании правильно планировать природоохранные мероприятия.

V. Начиная с 60-х годов экология начала развиваться такими мощными темпами, что начала проникать во все сферы человеческого знания, и на границе экологии и других наук начали возникать пограничные науки, такие, как экологическая биохимия, экологическая физиология, математическая экология и др. Кроме этого, экология стала проникать и во все сферы человеческой деятельности. Так появились промышленная экология, сельскохозяйственная экология, медицинская экология, инженерная экология, экономическая экология, социальная экология, правовая экология и др.

ГЛАВА I. ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ (АУТЭКОЛОГИЯ)

Понятие о среде. Факторы среды и их классификация

Термин «*среда*» в экологии применяется в широком и узком смысле слова. В широком смысле слова среда – это окружающая среда. *Окружающая среда* – это совокупность всех условий жизни, которые существуют на планете Земля. Американский биолог П.Эрлих в своей книге «*Демографический взрыв*», которая вышла в свет в конце 60-х годов, так образно охарактеризовал окружающую среду: «Наша окружающая среда – единственная в своем роде «кожа» из почвы, воды и газобразной атмосферы, минеральных питательных веществ и живых организмов, покрывающая ничем в остальном особенно примечательную планету». Среда в узком смысле слова –

это среда обитания. *Среда обитания* – это та часть природы, которая окружает организм и с которой он непосредственно взаимодействует. Среда обитания каждого организма многообразна и изменчива. Она складывается из множества элементов живой и неживой природы и элементов, привносимых человеком в результате его хозяйственной деятельности.

Все элементы среды по отношению к организму неравнозначны: одни из них влияют на его жизнедеятельность, а другие для него безразличны. В связи с этим все элементы среды сгруппировать следующим образом.

1. Нейтральные факторы – это те элементы среды, которые не влияют на организм и не вызывают у него никакой реакции.

2. Экологические факторы – это те элементы среды, которые способны прямо или косвенно оказывать влияние на организм хотя бы на протяжении одной из фаз его индивидуального развития и вызывать у него специфическую приспособительную реакцию.

Экологические факторы среды многообразны, они имеют разную природу и специфику действия. По значимости для организма их подразделяют на две группы:

1. Условия существования или условия жизни – это те экологические факторы, без которых организм существовать не может и с которыми он находится в неразрывном единстве. Отсутствие хотя бы одного из этих факторов приводит к гибели организма.

2. Второстепенные факторы – это те экологические факторы, которые не являются жизненно важными, но могут видоизменять существование организма, улучшая или ухудшая его.

Анализ огромного разнообразия экологических факторов по природе их происхождения позволяет разделить их на три большие группы, в каждой из которых в свою очередь можно выделить подгруппы:

I. Абиотические факторы – это факторы неживой природы, которые прямо или косвенно влияют на организм. Они подразделяются на четыре подгруппы:

а) климатические факторы – это все факторы, которые формируют климат и способны влиять на жизнь организмов

(свет, температура, влажность, атмосферное давление, скорость ветра и т.д.);

б) эдафические, или почвенные, факторы – это свойства почвы, которые оказывают влияние на жизнь организмов. Они в свою очередь разделяются на физические (механический состав, комковатость, капиллярность, скважность, воздухо- и влагопроницаемость, воздухо- и влагоемкость, плотность, цвет и т.д.) и химические (кислотность, минеральный состав, содержание гумуса) свойства почвы;

в) орографические факторы, или факторы рельефа, – это влияние характера и специфики рельефа на жизнь организмов (высота местности над уровнем моря, широта местности по отношению к экватору, крутизна местности – это угол наклона местности к горизонту, экспозиция местности – это положение местности по отношению к сторонам света);

г) гидрофизические факторы – это влияние воды во всех состояниях (жидкое, твердое, газообразное) и физических факторов среды (шум, вибрация, гравитация, магнитное, электромагнитное и ионизирующее излучения) на жизнь организмов.

II. Биотические факторы – это факторы живой природы, влияние живых организмов друг на друга. Они носят самый разнообразный характер и действуют не только непосредственно, но и косвенно через окружающую неорганическую природу. В зависимости от вида воздействующего организма их разделяют на две группы:

а) внутривидовые факторы – это влияние особей этого же вида на организм (зайца на зайца, сосны на сосну и т.д.);

б) межвидовые факторы – это влияние особей других видов на организм (волка на зайца, сосны на березу и т.д.).

В зависимости от принадлежности к определенному царству биотические факторы подразделяют на четыре основные группы:

а) фитогенные факторы – это влияние растений на организм;

б) зоогенные факторы – это влияние животных на организм;

в) микробогенные факторы – это влияние микроорганизмов (вирусы, бактерии, простейшие, риккетсии) на организм;

г) микогенные факторы – это влияние грибов на организм.

III. Антропогенные факторы – это совокупность воздействий

человека на жизнь организмов. В зависимости от характера воздействий они делятся на две группы:

а) факторы прямого влияния – это непосредственное воздействие человека на организм (скашивание травы, вырубка леса, отстрел животных, отлов рыбы и т.д.);

б) факторы косвенного влияния – это влияние человека фактом своего существования (ежегодно в процессе дыхания людей в атмосферу поступает $1,1 \times 10^{12}$ кг углекислого газа и из окружающей среды в виде пищи изымается $2,7 \times 10^{15}$ ккал энергии) и через хозяйственную деятельность (сельское хозяйство, промышленность, транспорт, бытовая деятельность и т.д.).

В зависимости от последствий воздействия обе эти группы антропогенных факторов в свою очередь еще подразделяются на положительные факторы (посадка и подкормка растений, разведение и охрана животных, охрана окружающей среды и т.д.), которые улучшают жизнь организмов или увеличивают их численность, и отрицательные факторы (вырубка деревьев, загрязнение окружающей среды, разрушение местообитаний, прокладка дорог и других коммуникаций), которые ухудшают жизнь организмов или снижают их численность.

Оригинальную классификацию экологических факторов по степени их постоянства, т.е. по их периодичности, предложил А.С.Мончадский. Согласно этой классификации различают следующие три группы факторов.

1. Первичные периодические факторы – это факторы, действие которых началось до появления жизни на Земле и живые организмы должны были сразу к ним адаптироваться (суточная периодичность освещенности, сезонная периодичность времен года, лунные ритмы и т.д.).

2. Вторичные периодические факторы – это факторы, являющиеся следствием первичных периодических факторов (влажность, температура, динамика пищи, содержание газов в воде и т.д.).

3. Непериодические факторы – это факторы, не имеющие правильной периодичности или цикличности (эдафические факторы, антропогенные факторы, содержание загрязняющих веществ в воде, атмосфере или почве и т.д.).

В зависимости от характера изменения во времени факторы среды подразделяются также на три группы:

1. Регулярно-периодические факторы – это факторы, меняющие свою силу в зависимости от времени суток, сезона года или ритма приливов и отливов (освещенность, температура, длина светового дня и т.д.).

2. Нерегулярные факторы – это факторы, не имеющие четко выраженной периодичности (климатические факторы в разные годы, факторы катастрофического происхождения в результате наводнения, урагана, землетрясения и т.д.).

3. Направленные факторы – это факторы, действующие на протяжении длительного промежутка времени в одном направлении (похолодание или потепление климата, зарастание водоема, выпас скота на одном месте и т.д.).

По характеру ответной реакции организма на воздействие экологического фактора различают следующие группы экологических факторов:

1. Раздражители – это факторы, вызывающие приспособительные изменения физиологических функций и биохимических реакций.

2. Модификаторы – это факторы, вызывающие приспособительные анатомические и морфологические изменения в организме.

3. Ограничители – это факторы, обуславливающие невозможность существования в данных условиях и ограничивающие среду распространения организма.

4. Сигнализаторы – это факторы, свидетельствующие об изменении других факторов и выступающие в роли предупредительного сигнала.

В зависимости от возможности потребления при взаимодействии с организмом экологические факторы подразделяют на две категории:

1. Условия – это изменяющиеся во времени и пространстве экологические факторы среды обитания, на которые организм реагирует по-разному в зависимости от силы фактора (температура, влажность, атмосферное давление, физические свойства почвы и т.д.). Условия организмом не расходуются и не исчерпываются.

2. Ресурсы – это все экологические факторы среды обитания, которые организм потребляет, потребляет в том смысле, что количество их (наличный запас) в результате взаимодействия с организмом может уменьшиться. Ресурсы – это по преимуществу вещества, из которых состоит тело организма, энергия, вовлекаемая в процессы его жизнедеятельности, а также места, где протекают те или иные фазы его жизненного цикла.

Помимо приведенных выше классификаций экологических факторов в экологии применяются и другие классификации, в основу которых берутся различные критерии в зависимости от интересов исследователя.

Закономерности взаимодействия организма со средой

Несмотря на разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организм и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей. Эффект воздействия экологических факторов зависит не только от их характера, но и от дозы, воспринимаемой организмом. У всех организмов в процессе их эволюции выработались приспособления к восприятию факторов в определенных количественных пределах, которые являются пределами положительного влияния на организм, его жизнедеятельность. Однако для каждого организма, будь то растение, животное или микроорганизм, существует конкретное количество фактора, которое для него наиболее благоприятно. Благоприятная сила воздействия называется зоной оптимума экологического фактора или просто экологическим оптимумом для организма данного вида. Оптимальными условиями следует считать те, при которых особи данного вида проявляют максимальную жизнедеятельность (растут и развиваются) и оставляют наибольшее число потомков, т.е. оказываются наиболее приспособленными к условиям среды обитания. Уменьшение или увеличение силы воздействия фактора относительно пределов оптимального диапазона снижает жизнеспособность организмов. И чем сильнее отклонение от

оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организм. Максимальное и минимальное переносимые значения фактора – это критические точки, за пределами которых существование организма уже невозможно, наступает смерть. Они называются верхним и нижним пределами или экологическим минимумом и экологическим максимумом. Диапазон силы фактора между экологическим минимумом и максимумом называется пределами выносливости или пределами толерантности. В пределах толерантности жизнедеятельность организма сильно варьирует в зависимости от степени выраженности фактора и графически описывается куполообразной кривой (рис. 1)

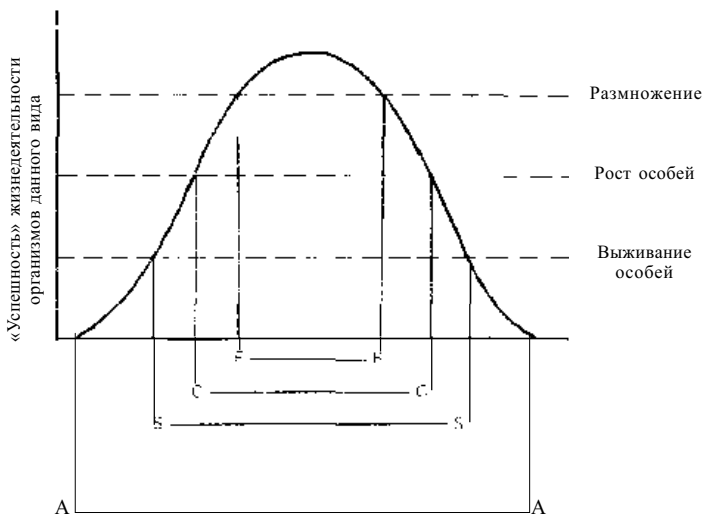


Рис 1. Зависимость ответной реакции организма от степени выраженности экологического фактора

Как видно на представленном рисунке, в пределах толерантности выделяют несколько зон в зависимости от степени проявления жизнедеятельности организма при разной силе фактора. Эти зоны следующие:

$1(F - F)$ – зона оптимума – это диапазон силы фактора, в пределах которого организм проявляет максимальную жизнедеятельность и наблюдается его рост, развитие и размножение;

2 (С – F, F – С) – зона нормальной жизнедеятельности – это диапазоны силы фактора, в пределах которых организм проявляет нормальную жизнедеятельность и наблюдается его рост и развитие, но размножение уже невозможно;

3 (S – С, С – S) – зона выживания – это диапазоны силы фактора, в пределах которых организм проявляет сниженную жизнедеятельность, способную обеспечить только его существование, но недостаточную, чтобы обеспечить его рост, развитие и размножение;

4 (А – S, S – А) – зона угнетения или зона пессимума – это диапазоны силы фактора, в пределах которых фактор оказывает угнетающее действие на организм и жизнедеятельность его настолько снижена, что в конечном итоге может произойти гибель организма.

Кривая может быть симметричной или асимметричной, широкой или узкой. Форма ее зависит от видовой принадлежности организма, от характера фактора и от того, какая из реакций организма выбрана в качестве ответной и на какой стадии развития.

Представители разных видов сильно отличаются по зоне оптимума и пределам толерантности к одному и тому же фактору (например, рыбы теплых и холодных морей). Одна и та же сила фактора может быть оптимальной для одного вида, пессимальной для другого вида и выходить за пределы выносливости для третьего вида. В зависимости от положения зоны оптимума в пределах толерантности организмы бывают теплолюбивые и холодоустойчивые, влаголюбивые и засухоустойчивые и т.д. Зона оптимума может быть разной у организмов одного и того же вида на разных стадиях развития (например, у рыб при созревании половых клеток и икрометании) к одному и тому же фактору, разной по отношению к разным факторам.

Каждый вид специфичен по своим экологическим потребностям. Для каждого вида характерны свои пределы толерантности по отношению к одному и тому же фактору. Эта особенность видов была сформулирована в 1924 году русским ботаником Л.Г.Раменским как «*правило экологической индивидуальности видов*» применительно к растениям, а несколь-

ко позже это правило широко было подтверждено и в зоологических исследованиях.

Свойство видов адаптироваться к тому или иному диапазону факторов среды обозначается понятием экологическая пластичность или экологическая валентность вида. Чем шире диапазон колебания фактора, в пределах которого данный вид может существовать, тем больше его экологическая пластичность и тем шире у него пределы толерантности. Организмы с широкими пределами толерантности являются более выносливыми и их называют эврибионтными. Виды, способные существовать при небольших отклонениях фактора от оптимальной величины, экологически непластичны и являются маловыносливыми. Они имеют узкие пределы толерантности и называются стенобионтными или узкоспециализированными. Виды, длительно существующие при относительно стабильных условиях среды, вырабатывают черты стенобионтности, а те, которые существуют при значительных колебаниях факторов среды, становятся эврибионтными.

Бионтность организма к тому или иному фактору обозначается прибавлением к названию фактора приставки эври- или стено-. Например:

- стенотермный или эвритермный (по отношению к температуре);

- стеногидрический или эвригидрический (по отношению к влажности);

- стеногалинный или эвригалинный (по отношению к солености воды);

- стенофагный или эврифагный (по отношению к пище);

- стеноойкный или эвриойкный (по отношению к местообитанию).

Эврибионтных организмов по отношению ко всем факторам очень мало. Эврибионтность способствует широкому распространению видов (простейшие, бактерии, грибы и т.д.). Стенобионтность же обычно ограничивает ареалы. Однако из-за высокой специфичности стенобионты могут занимать обширные территории (птица скопа).

Таким образом, к каждому из факторов среды особи приспособляются относительно независимым путем, при этом

экологическая пластичность по отношению к различным факторам среды оказывается неодинаковой. Поэтому каждый вид обладает своим специфическим экологическим спектром, т.е. суммой экологических валентностей по отношению к факторам среды обитания.

Комплексное воздействие факторов среды на организм

Все факторы среды в природе воздействуют на организм одновременно, причем, не каждый сам по себе, т.е. в виде простой суммы, а как сложный взаимодействующий комплекс. При этом наблюдается усиление или ослабление силы одного фактора под влиянием другого, в результате чего абсолютная сила фактора, которую можно измерить с помощью соответствующих приборов, не будет равна силе воздействия фактора, которую можно определить по ответной реакции организма. Например, жару легче переносить при сухом, а не влажном воздухе, угроза замерзания выше при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду. Эта закономерность взаимодействия факторов называется констелляцией факторов. Таким образом, один и тот же фактор в сочетании с другими оказывает неодинаковое экологическое воздействие. И наоборот, один и тот же экологический эффект может быть достигнут разными путями. Например, компенсация недостатка влаги может быть осуществлена поливом или снижением температуры. Однако взаимная компенсация факторов имеет пределы и полностью заменить один фактор другим невозможно.

Организмы, живущие в разных частях своего ареала, имеют различные приспособительные особенности, поэтому виды с широким географическим распространением почти всегда образуют адаптированные к местным условиям популяции, называемые экотипами. Их оптимумы толерантности соответствуют местным условиям, а компенсация факторов может сопровождаться появлением генетически закрепленных приспособлений – адаптаций или может быть просто физиологической акклиматизацией без генетических изменений. Адаптациями называются эволюционно выработанные

и наследственно закрепленные особенности живых организмов, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность в условиях динамических экологических факторов. Адаптации бывают разных типов.

1. Биохимические адаптации – это наследственно закрепленные изменения в обмене веществ организма (появление изоферментов, изменение сродства фермента к субстрату, изменение константы ингибирования фермента к ингибиторам и т.д.).

2. Физиологические адаптации – это наследственно закрепленные изменения характера и скорости физиологических процессов (изменение набора пищеварительных ферментов в зависимости от состава пищи, изменение кислородной емкости крови в зависимости от концентрации кислорода в воздухе, изменение способа терморегуляции в зависимости от температурного режима среды и т.д.).

3. Морфологические адаптации – это наследственно закрепленные изменения морфологических признаков (приспособления к быстрому плаванию или нырянию у различных животных, приспособления к засушливым условиям у растений, приспособления к распространению плодов у покрытосеменных растений и т.д.).

4. Поведенческие (этологические) адаптации – это наследственно закрепленные различные формы поведения с целью приспособления к условиям среды (поведение животных, направленное на обеспечение нормального теплообмена с окружающей средой – строительство убежищ, суточные и сезонные кочевки; приспособительное поведение у хищника и жертвы, паразита и хозяина; брачные игры у птиц и млекопитающих в период размножения и т.д.). Живой организм при прочих равных условиях выбирает местообитание с минимальной амплитудой колебаний одного или нескольких лимитирующих факторов среды. Эта закономерность поведения организмов получила название «принцип минимальной амплитуды».

Для выяснения того, в какой степени образование приспособлений у экотипов сопровождается их генетическим закреплением, служит метод реципрокных пересадок. Если имеющиеся отличия сохраняются в новых условиях, значит, они

закреплены генетически и являются адаптациями. В прикладной экологии часто оставляли без внимания возможности генетического закрепления особенностей местных линий организмов, вследствие чего попытка интродукции животных и растений с целью увеличения разнообразия популяций оказывалась неудачной.

При изучении влияния комплекса факторов среды на организм были установлены определенные закономерности в ответной реакции организмов, которые впоследствии были сформулированы в виде соответствующих правил или принципов.

«*Правило предварения*». В 1951 году В.В.Алехин для растений установил «правило предварения», согласно которому при продвижении с севера на юг в распределении растительности наблюдается закономерность, представленная на рис.2.

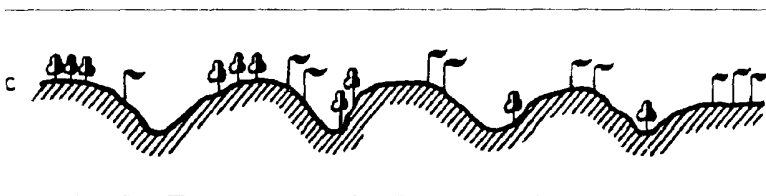


Рис. 2. Закономерность распределения растительности при продвижении с севера на юг («правило предварения») (по В. Радкевичу, 1997)

Это правило позволяет предсказать состав растительности на еще необследованной местности или восстановить прежний ее облик там, где она уже уничтожена.

«*Принцип стациальной верности*». Свойство видов избирательно занимать те или иные станции получило название «принцип стациальной верности». Это важнейшая экологическая закономерность, имеющая значение при определении полезности или вредности воздействия факторов. Стацией называется участок территории, занятый популяцией вида и характеризующийся однородными экологическими условиями, а также определенным количеством корма.

«*Правило смены местобитаний*». «Принцип стациальной верности» применим в условиях ограниченного времени

и пространства. Закономерное изменение видами своих местообитаний в широком диапазоне времени и пространства было сформулировано как «правило смены местообитаний» в 1966 году ученым Г.Я.Бей-Биенко. В пространстве «правило смены местообитаний» выражается в зональной и вертикальной смене стадий и в зональной смене ярусов, а во времени – в сезонной и годичной смене стадий.

«*Правило смены ярусов*». М.С.Гиляров ввел «правило смены ярусов», согласно которому в разных зонах одни и те же виды занимают неодинаковые ярусы. Это характерно для транзональных видов, т.е. видов, широко распространенных и встречающихся во многих природных зонах.

Концепция лимитирующих факторов

Поскольку факторы среды, действующие одновременно, обладают разной силой воздействия, то жизнедеятельность организма будет зависеть от тех факторов, которые больше всего отклоняются от зоны оптимума, и если хотя бы один из них выйдет за пределы выносливости, то организм погибнет. Факторы, которые определяют жизнедеятельность организма в данной среде, называются ограничивающими или лимитирующими. Ряд ученых в разное время занимались изучением лимитирующих факторов, в результате чего были сформулированы законы о лимитирующих факторах.

«*Закон минимума*». Впервые изучением лимитирующих факторов занимался немецкий химик Ю.Либих. Он изучал влияние разнообразных факторов на рост растений и установил, что урожай культур лимитируется не теми элементами питания, которые требуются в больших количествах и которых в почве достаточно, а теми, которые требуются в малых количествах и которых в почве недостаточно. На основании этих наблюдений он в 1840 году сформулировал следующий закон: «Рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве», который получил название «закон минимума». Исследования в этой области показали, что для успешного применения данного закона на практике необходимо учитывать два вспомогательных принципа.

1. «Закон минимума» строго применим только в условиях стационарного состояния, т.е. когда приток и отток энергии и вещества в среде сбалансированы. Если нет стационарного состояния, эффект минимума отсутствует.

2. В среде между факторами происходит взаимодействие, в результате которого один фактор может частично заменять лимитирующий фактор и тогда последний перестает быть лимитирующим. Например, потребность в цинке у некоторых растений в тени ниже, чем на свету, значит, в тени цинк с меньшей вероятностью может быть лимитирующим фактором.

Дальнейшие исследования в области аутоэкологии показали, что «закон минимума» справедлив не только для растений, но и для животных и человека. Позже этот закон был истолкован следующим образом: «Выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей», т.е. жизненные возможности организма лимитируются экологическими факторами, количество и качество которых близко к необходимому организму минимуму. Дальнейшее снижение или ухудшение этих факторов ведет организм к гибели.

Концепция лимитирующих факторов была дополнена в XX веке еще двумя законами, поскольку изучение взаимодействия организма со средой показало, что ответная реакция организма на изменение силы экологического фактора описывается куполообразной кривой (рис. 1).

«*Закон ограничивающих факторов*». Этот закон был установлен в 1909 году Ф.Блэкманом и формулируется следующим образом: «Факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальное значение, особенно затрудняют (ограничивают) возможность существования вида в данных условиях, вопреки и несмотря на оптимальное сочетание других отдельных условий». Однако, как уже указывалось выше, пессимальное значение фактор может иметь как при низкой, так и при высокой силе воздействия. Поэтому «закон ограничивающих факторов» не дает однозначного ответа, какой из факторов, имеющих пессимальные значения, максимальный или минимальный по силе, является лимитирующим.

«*Закон толерантности*». Этот закон был установлен американским ученым В.Шелфордом в 1913 году. Он формулируется

ется следующим образом: «Лимитирующим фактором процветания организма (вида) может быть как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости (толерантности) организма к данному фактору, а в конкретной ситуации тот из них, который ближе к пределам толерантности». Для успешного применения этого закона следует учитывать ряд вспомогательных принципов.

1. Организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий диапазон в отношении другого фактора.

2. Организмы с широкими пределами толерантности практически ко всем факторам обычно наиболее широко распространены и образуют экотипы, отличающиеся по положению зоны оптимума в пределах толерантности.

3. Если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для организма, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам. Например, при лимитирующем содержании азота в почве снижается засухоустойчивость у злаков.

4. В природе организмы очень часто оказываются в условиях, не соответствующих оптимальному диапазону того или иного фактора. Пользоваться оптимальными условиями среды организмам часто мешают межпопуляционные и внутрипопуляционные взаимоотношения, т.е. межвидовые и внутривидовые биотические факторы. Например, при большом количестве сорняков культурные растения не могут в полной мере использовать солнечную энергию, воду и элементы питания, аналогично как и при слишком густом посеве культурных растений.

5. Начальные этапы развития организмов обычно являются критическими, т.к. многие факторы среды в этот период часто становятся лимитирующими в силу того, что пределы толерантности для развивающихся особей обычно уже, чем для взрослых организмов. Например, взрослое растение кипариса может расти на сухом нагорье и «по колено в воде», тогда как прорастание семян и развитие проростков возможно только в умеренно увлажненной почве.

Ценность концепции лимитирующих факторов состоит в том, что она дает экологу отправную точку при исследовании сложных ситуаций в природе. Основное внимание следует уделять тем факторам, которые функционально важны для организма на каких-то этапах его жизненного цикла. Тогда удастся довольно точно предсказать результат изменений среды. Для этого нужно:

1. Путем наблюдений, анализа, эксперимента обнаружить функционально важные для организма факторы.

2. Определить, как эти факторы влияют на особей, популяции, сообщества.

Чтобы определить, сможет ли вид существовать в данном регионе, нужно выяснить, не выходят ли какие-либо лимитирующие факторы среды за пределы его экологической валентности, особенно в период размножения и развития.

Выявление лимитирующих факторов очень важно в практике сельского хозяйства, т.к., направив основные усилия на их устранение, можно быстро и эффективно повысить урожайность растений или продуктивность животных. Таким образом, знание законов о лимитирующих факторах является ключом к управлению жизнедеятельностью организмов в природе и хозяйстве.

ГЛАВА II. УЧЕНИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ (ДЕМЭКОЛОГИЯ)

Понятие о популяции. Популяционная структура вида

Каждый вид организмов утверждает себя в окружающей среде не как простая сумма особей, а в форме группировок, представляющих собой единое функциональное целое – популяцию. Эта закономерность получила название «правило объединения в популяции», которое было сформулировано в 1903 г. Слово популяция произошло от латинского «популюс» – народ, население. Популяция – это население одного вида на определенной территории с общим генофондом, одинаковой морфологией и одинаковым жизненным циклом.

Популяция – это группа особей одного вида, обитающих на общей территории в сходных экологических условиях, свободно скрещивающихся и способных поддерживать свою чис-

ленность необозримо длительное время, относительно изолированная от других популяций.

Если особи вида постоянно перемещаются на обширных пространствах, то такой вид имеет небольшое число крупных популяций (северные олени, песцы). Границы между ними проходят по крупным географическим преградам (реки, хребты и др.). Подвижный вид с небольшим ареалом может быть представлен только одной популяцией. При слабой способности к перемещению формируется множество популяций, отражающих мозаичность ландшафта. У растений и малоподвижных особей их число находится в прямой зависимости от степени разнородности среды. Степень их обособленности разная. В некоторых случаях они резко разделяются территорией, непригодной для обитания, и четко локализованы в пространстве (оазисы, долины рек в пустыне). При сплошном поселении выделить границы между популяциями можно условно между областями с высокой плотностью (малый суслик в степях, божья коровка семиточечная). В пределах одного и того же вида могут быть популяции как с хорошо выраженными, так и со смазанными границами (клоп черепашка). Между популяциями может быть достаточно регулярный либо эпизодический обмен особями. Связи между популяциями поддерживают вид как единое целое. Слишком длительная и полная изоляция популяций приводит обычно к образованию новых видов. Таким образом, популяции служат элементарными эволюционирующими структурами. Популяция является первой надорганизменной биологической макросистемой.

Широкое распространение в экологии получила концепция иерархии популяций в зависимости от размеров занимаемой территории. По Н.П.Наумову, вид подразделяется на популяции вследствие приспособления к огромному разнообразию условий в пределах ареала. Так как ареал, населенный видом, при больших размерах занимает несколько географических зон, характеризующихся определенными географическими условиями, то вид подразделяется на группы, населяющие эти зоны, которые называются географическими популяциями. Географическая популяция – это группа

особей, населяющих территорию с однородными географическими условиями существования. Они довольно основательно разграничены и относительно изолированы (популяции белки в Сибири и Беларуси). Поскольку в пределах географической зоны встречаются различные биотопы (участки ареала с однородными экологическими условиями), то внутривидовые группировки, приуроченные к ним, называются экологическими популяциями. Они слабо изолированы друг от друга и обмен генетической информацией в них происходит чаще, чем между географическими популяциями, которые они формируют в совокупности. Поскольку в пределах биотопа корм распределяется неравномерно, то совокупности особей вида, населяющих участки с однородными условиями и определенным количеством корма, называются элементарными популяциями, а сами участки биотопа – станциями. Станции бывают: 1) станции переживания – это станции, богатые кормом; и 2) станции расселения – это станции, бедные кормом. Экологические популяции, в среде обитания которых преобладают станции переживания, называются независимыми, а там, где преобладают станции расселения, – зависимыми. Если в биотопе соотношение станций переживания и станций расселения примерно равное, то экологическая популяция, населяющая данный биотоп, называется полузависимой. Элементарные популяции в совокупности формируют экологические популяции. Нередко в природе границы между элементарными популяциями стираются.

Следовательно, каждый вид складывается из того или иного числа относительно изолированных популяций. Однако изоляция не бывает абсолютной, в результате чего поддерживается их общность в пределах вида.

По В.Н.Беклемишеву, выделяют несколько типов популяций, используя разные критерии. По особенностям к самовоспроизведению различают постоянные и временные популяции. Постоянные популяции могут быть независимыми, т.е. не нуждающимися в притоке особей извне для поддержания своей численности, и полузависимыми, когда приток извне существенно повышает их численность, но они могут сохра-

няться и без него. Временные популяции называют зависимыми, длительность их существования зависит от иммигрантов. По размерам различают карликовые, обычные локальные и суперпопуляции. Суперпопуляции занимают сплошь обширные территории и состоят из большого числа особей. В их пределах вычленяют субпопуляции разных масштабов

Унитарные и модулярные организмы

До сих пор мы исходили из позиции, что особи в популяциях абсолютно тождественны одна другой, а это неверно с многих точек зрения. Во-первых, почти все организмы в течение жизненного цикла проходят ряд стадий (яйцо, личинка, куколка, имаго). И на разных стадиях они подвержены влиянию различных факторов, а также мигрируют, умирают, размножаются с разной скоростью. Стадии нужно выделять и подходить к ним с особой меркой. Во-вторых, особи могут быть разнокачественными и когда они на одной стадии, и когда нет стадий (размеры тела, запасы резервных веществ). Еще большее различие тогда, когда изучаемые организмы не унитарные, а модулярные.

Строение унитарных организмов в очень значительной степени предопределено генетически. Идеальный пример унитарного организма человек. В возрасте шести недель плод имеет черты внешнего строения, которые сохраняются до самой смерти. Примерно до 18 лет продолжается рост, и размеры тела изменяются существенно, а строение – довольно незначительно, и лишь в связи с половым созреванием, затем наступает репродуктивный период, потом старение и смерть, т.е. череда событий вполне предсказуема.

У модулярных организмов из зиготы развивается некая единица строения (модуль), который затем порождает все новые и новые модули, напоминающие первые, в итоге образуется неподвижный разветвленный организм. Развитие модулярных организмов не предопределено генетической программой и сильно зависит от их взаимодействий с окружающей средой. Растения в основном модулярны, модулярны и некоторые группы животных: губки, гидроиды, кораллы, мшанки, а также многие простейшие и грибы.

В прошлом многие экологические обобщения были сделаны на унитарных животных. Но на обширных пространствах воды и суши преобладают модулярные организмы.

Основной конструктивный модуль высшего растения – лист вместе с пазушной почкой и междоузлем. Рост растений и состоит в накоплении таких модулей. На определенном этапе развития могут образовываться видоизмененные модули для размножения (цветки), они не производят новых модулей, а порождают новые зиготы. Программа развития модулярного организма сводится к относительному увеличению числа модулей, выполняющих различные физиологические функции.

По характеру внешнего строения все растения делятся на два типа. Растения первого типа тянутся вверх и выносят свои модули выше модулей соседей. Растения второго типа разбрасывают свои модули по поверхности субстрата или в его толще. Многие из них образуют корневые системы. Образования, соединяющие отдельные части таких растений, отмирают и образуются физиологически обособленные модули. Такие модули, наделенные способностью к самостоятельному существованию, называются «раметами». Потомство одной и той же зиготы называется клоном. Многие клональные растения способны распадаться на модули (раметы).

Отличительная особенность деревьев и кустарников в том, что соединения модулей не сгнивают, а одревесневают и превращают растение в многолетник. Большая часть дерева – нечто вроде кладбища, лишь под самой корой располагается тонкий слой живых клеток. Деревья растут в основном вверх, а их форма определяется способом взаимного расположения модулей.

В строении организмов обнаруживаются два или более уровней модулей: листья с пазушными почками бывают собраны в группы, которые в свою очередь многократно повторяются. Например, рост земляничных растений состоит: 1) в приумножении листьев в одной розетке; 2) в формировании новых розеток на усах из пазушных почек розеточных листьев. У деревьев можно выделить несколько уровней модуляр-

ности: лист с пазушной почкой – целый побег – система побегов. Общее телосложение модулярных организмов определяется углами между смежными модулями и длиной соединяющих их стеблей или междоузлий.

Исходя из вышесказанного, возникает вопрос, что же такое особь? Число унитарных организмов, например, кроликов, можно сосчитать по ушам или лапам, разделив потом их число на 2 или 4. Оно будет равно числу выживших зигот. Но на что поделить число листьев у высшего растения, вай у папоротника, зооидов у асцидий и т.д. Такого делителя не существует. Таким образом, численность выживших зигот у модулярных организмов о величине популяции может дать лишь частичное, а то и ошибочное представление. Ввиду этого С.Кейс и Дж.Харпер в 1974 году предложили термин «генет» – генетический индивидуум, т.е. все то, что образовалось из одной зиготы. Составными частями генета могут быть раметы, побеги, корневые отпрыски, зооиды и т.д.

Следовательно, как ни важно знать численность генетов, т.е. индивидуумов, при изучении модулярных организмов необходимо знать и численность модулей, т.к. последние часто более важны. Например, запас травы на пастбище определяется не числом генетов, а числом модулей. Поэтому не столь важно знать число родившихся и погибших генетов, сколь нужно знать число отрожденных и отмерших модулей. По этой причине модулярные организмы следует изучать как бы на двух взаимодействующих уровнях. Такие важнейшие жизненные процессы, как рождение, старение и смерть у модулярных организмов происходят не только на уровне всего организма, но и на уровне отдельного модуля. В действительности у модулярных организмов в целом «запрограммированного» старения часто не бывает. Клональные растения, избавляясь от старых тканей, пребывают в состоянии вечной «соматической юности». Смерть наступает чаще всего не от «запрограммированного» старения, а от слишком больших размеров или от болезней. Пример модулярного старения – ежегодное отмирание листьев, старение и отмирание корней, почек или цветков.

Модулярное животное (гидроиды, кораллы) порой в одно и то же время состоят из частей, находящихся на разных стадиях

развития. Таким образом, рост генета в целом представляет итог всех модулярных процессов. Следовательно, тело модулярного организма обладает возрастной структурой. Оно состоит из молодых, активно функционирующих, и стареющих модулей. А это значит, что возрастную структуру популяции модулярных организмов можно описать на двух уровнях: по возрасту генетов, либо по возрасту модулей, из которых они состоят. При описании возрастной структуры унитарных организмов такой проблемы не возникает. Возрастная структура модулей очень существенна, т.к. с возрастом изменяется их питательная ценность, а значит, и степень привлекательности для фитофагов.

Между модулярными и унитарными организмами существует еще два различия.

1. Систематические признаки у разных видов модулярных организмов – это, как правило, признаки не целых организмов, а их модулей.

2. Характер взаимодействия модулярных организмов со средой обитания определяется тем, как их модули размещены по отношению к модулям других организмов. Чтобы куда-то переместиться, модулярному организму нужно «перерастать» с места на место, или отделять специализированные расселительные модули.

Таким образом, при характеристике популяций нужно учитывать и модулярный рост, если речь идет о модулярных организмах.

Характеристика свойств популяции

Любая популяция характеризуется двумя категориями свойств, поскольку, являясь самостоятельной биологической системой, она состоит из отдельных составных компонентов – организмов, которые приносят в нее свои свойства.

Биологические свойства популяции – это такие свойства, которые присущи как популяции, так и составляющим ее организмам. Они характеризуют жизненный цикл популяции. Популяция, так же, как и отдельный организм, растет, дифференцируется, саморегулируется, стареет и отмирает.

Групповые свойства популяции – это такие свойства, которые присущи популяции как самостоятельной биологиче-

ской системе и не присущи отдельно взятому организму, входящему в ее состав. Особь рождается, стареет, умирает, но применительно к ней нельзя говорить о рождаемости, смертности, возрастной структуре и т.д. – характеристиках, имеющих смысл только на групповом уровне.

Групповые свойства популяции в свою очередь подразделяются на два вида:

- 1) статические свойства;
- 2) динамические свойства.

Статические свойства – это такие свойства, которые можно охарактеризовать в любой конкретный момент. К ним относятся: численность, плотность, половой состав, возрастной состав, пространственная структура. Сейчас охарактеризуем эти свойства более подробно.

Численность. Численность – это общее количество особей, обитающих на данной территории или в данном объеме биотопа. Она зависит от целого ряда свойств популяции и факторов окружающей среды.

Численность унитарных организмов можно рассчитать по следующей формуле:

$$N_0 = N_t + B - D + C - E,$$

где N_0 – число особей в данный момент; N_t – число особей, находившихся в данной популяции в предыдущий момент; B – число особей, родившихся за время t ; D – число особей, погибших за время t ; C – число особей, иммигрировавших в популяцию за время t ; E – число особей, эмигрировавших из популяции за время t .

Для модулярных организмов следует учитывать не только численность организмов, но и численность модулей, которая определяется по следующему уравнению:

число модулей в настоящий момент = число модулей в предыдущий момент + число отрожденных модулей – число отмерших модулей.

У некоторых модулярных организмов невозможно распознать генеты, так как модули их обособляются, а клоны перепутываются. В этом случае возможен только подсчет модулей.

Существует целый ряд полевых методов определения численности. При этом следует различать методы абсолютного

учета, которые позволяют получить цифровые данные, и методы относительного учета, которые только дают представление о том, увеличилась или уменьшилась численность по сравнению с предыдущим периодом или с другой популяцией.

Рассмотрим некоторые методы абсолютного учета численности.

1. *Метод тотального подсчета.* В данном случае проводится подсчет поголовно всех имеющихся особей. Таким образом можно подсчитать деревья или крупных, хорошо заметных животных. Однако, этот метод очень трудоемкий и требует больших затрат времени.

2. *Метод пробных площадок.* Этот метод применяется для малоподвижных или неподвижных особей. Если они находятся на поверхности почвы, то пробной площадкой служит «квадрат» – небольшой участок территории, площадь которого зависит от характера биотопа. Если же организмы обитают в почве или воде, то пробной площадкой для них является определенный объем. При использовании данного метода в пределах биотопа равномерно закладываются несколько пробных площадок, на которых проводится подсчет численности особей, затем рассчитывается среднее значение, определяется плотность популяции, исходя из которой, путем умножения на всю площадь биотопа и вычисляется численность всей популяции.

3. *Метод мечения с повторным отловом.* Этот метод используется для организмов, ведущих подвижный образ жизни. Из популяции отлавливается часть животных. Затем их метят определенным способом и выпускают в среду обитания, дают время рассредоточиться и повторно отлавливают такое же количество. В полученной выборке определяют процент меченых особей, исходя из которого, рассчитывают численность всей популяции.

4. *Метод полного изъятия путем серии последовательных отловов.* При использовании данного метода проводят серию отловов. На основании полученных данных строят графическую зависимость, при этом число особей в каждой последующей выборке откладывают на оси ординат, а число особей в каждой предыдущей выборке – на оси абсцисс. Ког-

да кривая, соединяющая полученные точки, дойдет до нулевой точки на оси абсцисс, то изъятие с данного биотопа можно считать полным. Далее суммируют число особей во всех выборках и определяют численность всей популяции.

5. *Метод случайных точек.* От ряда точек, выбранных произвольно, измеряют расстояние до особей по всем четырем направлениям. По среднему значению расстояния вычисляют плотность особей в популяции, исходя из которой, затем определяют численность всей популяции.

Плотность. Плотность – это количество особей на единице площади или в единице объема. Она прямо пропорционально зависит от численности. При возрастании численности плотность не возрастает лишь в том случае, если возможно расселение особей вследствие расширения ареала. Различают два вида плотности:

1) средняя плотность – это количество особей в расчете на единицу площади или объема всего биотопа;

2) экологическая, или удельная плотность – это количество особей в расчете на единицу площади или объема территории, пригодной для обитания.

Иногда, если нельзя определить величину плотности, определяют индексы плотности:

1) частота встречаемости – это процент пробных площадок, на которых встречается данный вид. Она рассчитывается по формуле:

$$R = n/a \times 100,$$

где R – коэффициент частоты встречаемости; n – число пробных площадок, на которых встречается данный вид; a – количество всех исследованных пробных площадок;

2) относительное обилие – это процент особей данного вида в общей выборке;

3) богатство вида – это количество особей данного вида на единице площади биотопа.

Численность и плотность популяции постоянно изменяются, но их колебания ограничиваются верхним и нижним пределами. Верхний предел численности называется «емкость среды» и обозначается буквой K. Верхний предел плотности

называется «плотность насыщения». Верхний предел численности и плотности зависят от количества корма в пределах биотопа, площади занимаемой территории и силы экологических факторов, поэтому они являются величинами, не постоянными для разных популяций в пределах вида. Если численность и плотность достигают верхнего предела, то начинается гибель особей из-за нехватки корма, могут возникать эпидемии из-за повышенной контактности, что в конечном итоге может привести к гибели всей популяции. Нижний предел численности и плотности – это минимальное количество особей, необходимое для формирования группы, способной обеспечить воспроизводство и дальнейшее ее длительное существование. Он зависит от биологических свойств организмов и является величиной, постоянной для всех популяций в пределах вида, так как биологические свойства особей определяются их наследственной информацией, а она для каждого вида величина постоянная. Снижение численности и плотности ниже нижнего предела приводит к ослаблению защитных реакций популяции, снижает ее плодовитость и вызывает другие отрицательные последствия. Это неизбежно приводит к вымиранию популяции. У двуполовых видов достаточно, чтобы до нуля сварьировал один из полов. Вот почему популяции с очень малой численностью особей длительно существовать не могут. Случаи вымирания популяций известны даже в заповедниках со строгим режимом охраны.

Половой состав. Половой состав характеризует соотношение численности полов в популяции и выражается в процентах. Соотношение особей разного пола и особенно доля размножающихся самок в популяции имеют большое значение для дальнейшего роста ее численности. У большинства видов механизм оплодотворения обеспечивает равное соотношение зигот по половому признаку, но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Экологические и поведенческие различия между особями женского и мужского пола могут быть сильно выражены, но даже если образ их жизни сходен, они различаются по многим физиологическим признакам: телосложению, росту, сро-

кам полового созревания, устойчивости к изменению температуры, голоданию и т.д., что приводит к различиям в смертности под влиянием факторов среды. Таким образом, соотношение полов в популяции устанавливается не только по генетическим законам, но и в известной мере под влиянием среды. У некоторых видов пол изначально определяется не генетически, а экологическими факторами.

Половая структура популяций двудомных растений более постоянна, чем у животных, однако изменение внешних условий также может менять соотношение полов. На основании анализа половой структуры можно осуществлять экологическое прогнозирование дальнейшего изменения численности популяции. Например, если в популяции А соотношение полов составляет: самок 75%: самцов 25%, а в популяции В – самок 25%: самцов 75%, то можно сказать, что в будущем в популяции А возможно повышение численности, а значит, ее можно использовать, тогда как в популяции В численность будет снижаться, а значит, ее использовать нельзя, а нужно охранять.

Возрастной состав. Возрастной состав популяции характеризует соотношение возрастных групп, отличающихся между собой по отношению к воспроизводству. Возрастные различия в популяции существенно усиливают ее экологическую неоднородность и, следовательно, обеспечивают неодинаковую сопротивляемость среде. В результате повышается вероятность того, что при сильных отклонениях от нормы в популяции сохраняется хотя бы часть жизнеспособных особей и она сможет продолжить свое существование. Возрастной состав популяции имеет приспособительный характер. Он формируется на основе биологических свойств вида, но всегда отражает также и силу воздействия факторов окружающей среды. Возрастной состав популяции влияет как на рождаемость, так и на смертность в данный момент, т.е. определяет ее способность к размножению и показывает, чего можно ожидать в будущем.

У модулярных и унитарных организмов возрастной состав существенно отличается. Возрастной состав модулярных

организмов рассмотрим на примере растений. У них возрастной состав ценопопуляций определяется соотношением возрастных групп, которые выделяются по возрастному состоянию особей. Абсолютный, или календарный, возраст растения и его возрастное состояние – понятия не тождественные. Растения одного календарного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях. Возрастное состояние особи – это этап онтогенеза или жизненного цикла. У растений выделяют следующие возрастные группы:

- 1) проростки – p ;
- 2) ювенильные особи – j ;
- 3) имматурные особи – im ;
- 4) виргильные особи – v ;
- 5) молодые генеративные особи – g_1 ;
- 6) средневозрастные генеративные особи – g_2 ;
- 7) старые генеративные особи – g_3 ;
- 8) субсенильные особи – ss ;
- 9) сенильные особи – s ;
- 10) отмирающие особи – d .

Сейчас более подробно охарактеризуем признаки каждой возрастной группы.

1. Проростки – это маленькие растения со смешанным типом питания и зародышевыми структурами. Проросток, как правило, представляет собой одноосный побег с небольшими листьями.

2. Ювенильные особи – это растения с самостоятельным питанием, семядоли отсутствуют, но организация еще проста, листья меньшего размера, чем у взрослых особей, сохраняется одноосность.

3. Имматурные особи – это переходная форма растений к взрослым вегетативным особям, начинается ветвление, увеличивается фотосинтетический аппарат.

4. Виргильные особи – это взрослые вегетативные растения с типичными чертами жизненной формы, соответствуют генеративному состоянию, но генеративные органы отсутствуют.

5. Молодые генеративные особи – это растения, которые зацветают, но имеют перерывы в цветении, образуют плоды,

у них происходит формообразование, сопровождающееся глубокой внутренней биохимической и физиологической перестройкой организма.

6. Средневозрастные генеративные особи – это растения, достигающие наибольшего ежегодного прироста и семенной продуктивности, могут иметь перерывы в цветении, у клонообразующих видов возникают клоны.

7. Старые генеративные особи – это растения, характеризующиеся резким снижением репродуктивной функции, процессы отмирания преобладают над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

8. Субсенильные особи – это старые вегетативные растения, характеризующиеся прекращением плодоношения, снижением мощности, усилением деструктивных процессов, упрощением жизненной формы, появлением листьев имматурного типа.

9. Сенильные особи – это старые растения, характеризующиеся крайней дряхлостью, уменьшением размеров, вторичным появлением ювенильных признаков (форма листьев, характер расположения побегов).

10. Отмирающие особи – это растения с проявлением крайней степени сенильного состояния, когда живыми остаются лишь некоторые ткани и покоящиеся почки, не способные развить побеги.

Распределение особей ценопопуляции по возрастным группам называется возрастным спектром. Счетной единицей могут быть генеты, раметы или модули. Число семян не учитывается. Если в возрастном спектре представлены только молодые особи, не достигшие репродуктивной фазы развития, то популяция называется инвазионной. Она не способна к самоподдержанию, это молодая популяция. Если в возрастном спектре представлены все или почти все возрастные группы, то популяция называется нормальной. Она способна к самоподдержанию генеративным или вегетативным путем. В зависимости от преобладания численности той или иной генеративной группы нормальные популяции подразделяются на три типа:

1) молодые нормальные – это популяции, в возрастном спектре которых преобладают молодые генеративные особи;

2) средневозрастные нормальные – это популяции, в возрастном спектре которых преобладают средневозрастные генеративные особи;

3) старые нормальные – это популяции, в возрастном спектре которых преобладают старые генеративные особи.

Если в возрастном спектре представлены все возрастные группы, то популяция называется нормальной полночленной, если же некоторые возрастные группы отсутствуют, то она называется нормальной неполночленной. Если в популяции присутствуют возрастные группы, начиная со старых генеративных особей, то такая популяция называется регрессивная. Она не способна к самоподдержанию, это старая популяция. Инвазионная популяция может перейти в нормальную, а она – в регрессивную.

В зависимости от условий среды у одного вида может наблюдаться поливариантность онтогенеза, что сказывается на структуре возрастного спектра. При улучшении условий у одних особей онтогенез укорачивается, а у других – удлиняется. Возрастной спектр может варьировать в зависимости не только от внешних условий, но и от устойчивости самих видов к этим условиям. У некоторых видов на всем протяжении ареала в широком диапазоне условий нормальные ценопопуляции сохраняют постоянный возрастной спектр. Такой возрастной спектр, который зависит преимущественно от биологических свойств вида, называется базовым. Его имеют в основном видоэпификаторы. У них число появляющихся и отмирающих особей в каждой возрастной группе сбалансировано.

В возрастном составе унитарных организмов можно выделить три возрастные группы, отличающиеся по отношению к воспроизводству:

1) пререпродуктивные особи – это молодые особи, не достигшие полового созревания и поэтому еще не способные давать потомство;

2) репродуктивные особи – это половозрелые особи, дающие потомство;

3) пострепродуктивные особи – это старые особи, утратившие функцию размножения и поэтому уже не дающие потомства.

Продолжительность существования каждой возрастной группы по отношению к продолжительности жизни сильно варьирует у разных организмов. У современного человека эти три возраста примерно одинаковые. У первобытных людей

пострепродуктивный период был гораздо короче. Пререпродуктивный период у некоторых организмов очень длительный по сравнению с остальными. Например, у цикад он длится 17 лет, репродуктивный период продолжается только один сезон, а пострепродуктивный – вообще отсутствует. Отсутствие пострепродуктивного периода наблюдается у некоторых насекомых (поденки) и рыб (лососевые).

Количественное соотношение возрастных групп в популяции служит показателем тенденции изменения ее численности. Обычно популяция с большой долей молодых особей является быстрорастущей, при равномерном возрастном распределении популяция находится в стабильном состоянии, а при большой доле старых особей численность популяции снижается.

Возрастной состав унитарных организмов часто отражают с помощью диаграммы, располагая возрастные группы друг над другом симметрично относительно центра, в результате чего получают возрастные пирамиды, по характеру которых можно прогнозировать будущее изменение численности популяции. Различают три основных типа возрастных пирамид (рис.3).

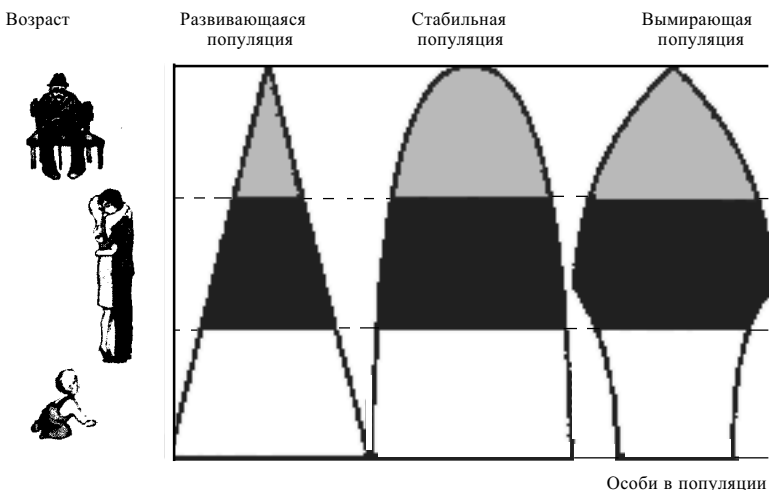


Рис. 3. Типы возрастных пирамид в популяциях унитарных организмов (по Л.Цветковой и др., 1999)

Если возрастная пирамида с широким основанием, то такая популяция называется развивающаяся или растущая и численность ее в будущем будет увеличиваться, а значит, ее можно использовать. Если возрастная пирамида правильная, то популяция называется стабильной, и численность ее может длительно сохраняться на одном уровне, ее также можно использовать, но в ограниченных количествах. Если же возрастная пирамида с узким основанием, то такая популяция называется стареющей или вымирающей и она нуждается в охране.

Длительно размножающуюся часть популяции называют запасом популяции, а ту часть молодых особей, которые достигли половой зрелости – ежегодным пополнением популяции. У видов с одной генерацией на протяжении жизненного цикла запас практически равен нулю и размножение осуществляется целиком за счет пополнения. У видов с большим числом генераций запас значительный, и небольшая, но стабильная доля пополнения.

При эксплуатации человеком природных популяций учет их возрастного состава имеет важное значение, т.к. позволяет прогнозировать изменение численности на ближайшее будущее. Такие прогнозы широко применяются в рыбном и промысловом хозяйстве.

Пространственная структура. Пространственная структура характеризует распределение особей в пределах биотопа. Различают следующие типы пространственной структуры: 1) равномерное распределение; 2) случайное распределение; 3) равномерное групповое распределение; 4) случайное групповое распределение; 5) групповое распределение с образованием скоплений групп (агрегаций).

В природе равномерное распределение встречается довольно редко, в тех популяциях, где сильно выражена конкуренция или антагонизм (суслики в пустыне). Чаще всего особи распределяются случайно, вследствие: 1) неоднородности занимаемого пространства; 2) некоторых особенностей биологии видов. Групповое распределение имеет место у растений при вегетативном способе размножения и у животных, ведущих социальный образ жизни (стаи, стада, колонии, се-

мы). Растения в ценопопуляции чаще всего имеют случайное групповое распределение, образуя микроценопопуляции, субпопуляции или ценопопуляционные локусы. Для ряда популяций характерно образование групп разных размеров. Это результат агрегирования особей по ряду причин: 1) вследствие локальных различий в местообитаниях; 2) под влиянием суточных и сезонных изменений погодных условий; 3) в связи с процессами размножения; 4) в результате социального поведения (у высших организмов). Агрегация может усиливаться конкуренцией за минеральное питание, пищу или пространство, но при этом жизнеспособность группы повышается вследствие больших возможностей для защиты, обнаружения ресурсов или изменения микроклимата. Степень агрегации, как и плотность, варьирует у разных видов в разных условиях. Поэтому как «недонаселенность», так и «перенаселенность» могут оказывать лимитирующее влияние. Эта закономерность получила название «принцип Олли». Особый тип агрегации, когда большие, социально организованные группы животных занимают благоприятный, центрально расположенный участок, откуда они расходятся для удовлетворения своих потребностей и куда возвращаются опять, образно называется «безопасное поселение» (скворцы, люди и др.).

Существует ряд методов, позволяющих определить тип пространственной структуры популяции. Один из них основан на определении коэффициента распределения (k) по закону Пуассона: $k = D/x$, где D – дисперсия; x – среднее арифметическое количества особей на пробных площадках. Если $k = 1$, то это случайное распределение, если k меньше 1, то это равномерное распределение, если k больше 1, то это групповое распределение.

Другой метод заключается в измерении каким-либо стандартным способом расстояния между особями. Если потом построить график, на котором квадратные корни из этих расстояний представлены как функция частот их встречаемости, то форма полученного многоугольника будет свидетельствовать о характере распределения. Симметричный многоугольник свидетельствует о случайном распределении,

скошенный вправо – о равномерном распределении, скошенный влево – о групповом распределении. Этот метод лучше всего применять для растений и неподвижных или малоподвижных животных.

Динамические свойства – это такие свойства, для определения которых требуется промежуток времени. К ним относятся: рождаемость, смертность, рост численности, биотический потенциал.

Рождаемость. Рождаемость – это способность популяции увеличивать свою численность в единицу времени за счет появления новых особей в процессе размножения. В экологии под рождаемостью понимается любое появление новых особей (деление клетки, прорастание семян, вылупливание из яиц и т.д.).

По способу расчета различают общую или абсолютную (V) и удельную (b) рождаемость. Абсолютная рождаемость характеризуется общим числом особей, появляющихся в единицу времени в данной популяции, и определяется по формуле: $V = \Delta N_n / \Delta t$, где ΔN_n – количество особей, появившихся в популяции за время Δt , Δt – анализируемый промежуток времени. Удельная рождаемость характеризуется средним числом особей, появившихся в единицу времени в расчете на одну особь популяции, и определяется по формуле: $b = \Delta N_n / (\Delta t \times N_0) = V / N_0$, где V – абсолютная рождаемость, N_0 – первоначальная численность популяции. В демографии удельную рождаемость принято рассчитывать на одну женщину репродуктивного возраста, а не на все население.

В зависимости от условий, в которых находится популяция, различают физиологическую, или максимальную, рождаемость и экологическую, или реализованную, рождаемость. Физиологическая, или максимальная, рождаемость – это теоретически возможная максимальная скорость образования новых особей в идеальных условиях. Она зависит от наследственности и постоянна для всех популяций данного вида. Экологическая, или реализованная, рождаемость – это скорость увеличения численности популяции в конкретных экологических условиях. Она зависит от экологических условий сре-

ды, полового и возрастного состава популяции, поэтому является величиной непостоянной для разных популяций в пределах одного вида. Разница между физиологической и экологической рождаемостью является критерием качества среды. Например, весной птицы данного вида отложили 510 яиц – это физиологическая рождаемость, из которых вылупились и оперились 265 птенцов – это экологическая рождаемость. В данной среде экологическая рождаемость составляет 52% от максимально возможной.

Величина рождаемости зависит от количества генераций в год. Насекомые, дающие одну генерацию в год, называются моновольтинные, а дающие несколько генераций – поливольтинные. Рождаемость также зависит от числа периодов размножения в течение жизненного цикла. Животные, размножающиеся только один раз в жизни, называются моноциклическими – лососевые рыбы, поденки, майские жуки и др.; размножающиеся несколько раз – полициклическими – большинство позвоночных и ряд беспозвоночных; растения, дающие семена только один раз в жизни, называются монокарпическими – почти все однолетники, двулетники и некоторые многолетники; дающие семена несколько раз – поликарпическими – некоторые однолетники и большинство многолетников. Величина рождаемости определяется еще и соотношением периода размножения и общей продолжительности жизни, а также зависит от плодовитости – числа особей в одной генерации. Однако между рождаемостью и плодовитостью не наблюдается прямо пропорциональной зависимости. Плодовитость зависит от степени заботы о потомстве, обеспеченности яиц питательными веществами. Высокая плодовитость вырабатывается у видов, обладающих более высокой смертностью. Отбор на более высокую плодовитость – одно из приспособлений, компенсирующих большую норму гибели в популяции. При высокой плодовитости общая рождаемость может быть весьма низкой. Плодовитость обычно тем выше, чем более неблагоприятна среда обитания.

По характеру рождаемости можно прогнозировать будущее изменение численности популяции, если смертность при

этом остается постоянной. Если в популяции наблюдается увеличение рождаемости, то численность ее в будущем будет расти. Если же рождаемость не изменяется, то численность будет оставаться постоянной. И если рождаемость в популяции снижается, то это в будущем приведет к снижению ее численности.

Смертность. Смертность – это свойство популяции снижать свою численность в единицу времени за счет гибели особей. Это антитеза рождаемости. В зависимости от способа определения различают два вида смертности – общую, или абсолютную, (D) и удельную (d) смертность. Общая смертность – это общее количество особей, погибших в единицу времени. Она определяется по формуле: $D = \Delta N_n / \Delta t$, где ΔN_n – это количество особей, погибших за время Δt ; Δt – это анализируемый промежуток времени. Удельная смертность – это среднее количество особей, погибающих в единицу времени в расчете на одну особь. Она определяется по формуле: $d = \Delta N_n / (\Delta t \times N_o) = D / N_o$, где D – общая смертность; N_o – первоначальная численность популяции.

В зависимости от условий среды, в которых существует популяция, различают физиологическую, или минимальную, и экологическую, или реализованную, смертность. Физиологическая, или минимальная, смертность отражает гибель особей в идеальных условиях. Она определяется наследственностью и является величиной постоянной для всех популяций в пределах вида. Экологическая, или реализованная, смертность отражает гибель особей в конкретных экологических условиях среды. Она – величина не постоянная для разных популяций в пределах вида и изменяется в зависимости от условий среды в конкретном биотопе, а также зависит от полового и возрастного состава самой популяции. В связи с вышесказанным, в популяции различают физиологическую и экологическую продолжительность жизни.

Однако для эколога часто гораздо больший интерес представляет не количество погибших особей, а число особей, выживших в разные возрастные периоды. Полная картина смертности в разные возрастные периоды описывается ста-

статистическими таблицами выживания, которые содержат информацию о смертности, о рождаемости, о количестве погибших и выживших особей в каждом возрастном периоде. На основе таблиц выживания строят кривые зависимости числа выживших из 1000 или 100 особей (ось ординат) от возраста (ось абсцисс), которые называются кривыми выживания. Если на оси абсцисс отложить не возраст, а процент его от общей продолжительности жизни, то можно сравнивать между собой разные виды.

Различают три типа кривых выживания, которые соответствуют трем типам смертности на протяжении жизненного цикла (рис. 4).

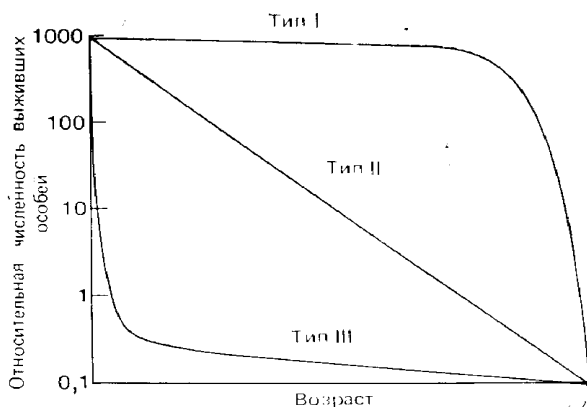


Рис. 4. Типы кривых выживания (по М.Бигону и др., 1989)

I тип – сильно выпуклая кривая, когда почти все особи доживают до предельного возраста, а затем в течение короткого периода погибают. Повышенная смертность наблюдается в старом возрасте. В такой популяции средняя продолжительность жизни приближается к максимальной (некоторые насекомые с хорошо защищенными личинками, крупные млекопитающие, человек и др.).

II тип – это линейная прямая, когда наблюдается одинаковая смертность во все возрастные периоды. Такой тип кривой выживания встречается в природе крайне редко и в основном у низкоорганизованных особей (бактерии, простейшие, дрозофила).

III тип – сильно вогнутая кривая, когда повышенная смертность наблюдается на ранних стадиях развития и до старого возраста доживают лишь немногие особи. В таких популяциях средняя продолжительность жизни намного меньше максимальной (большинство растений, рыбы, земноводные, насекомые).

У некоторых видов может быть промежуточный тип кривой выживания или она может носить ступенчатый характер (насекомые с полным превращением). Форма кривой выживания зависит от степени заботы о потомстве и других способов защиты молоди. Она часто варьирует в зависимости от плотности популяции.

При постоянной рождаемости по характеру смертности можно прогнозировать будущее изменение численности популяции. Если смертность увеличивается, то численность будет снижаться. Если смертность не изменяется, то численность будет оставаться постоянной. И если смертность снижается, то численность будет увеличиваться.

Однако в природных популяциях рождаемость и смертность могут изменяться одновременно, тогда прогнозирование изменения численности осуществляют на основании соотношения рождаемости и смертности. В зависимости от их соотношения различают следующие типы популяций:

1) стабильная популяция – это популяция, в которой рождаемость и смертность сбалансированы, численность удерживается на одном уровне, не сокращается и не увеличивается, а ареал не расширяется и не сужается;

2) растущая популяция – это популяция, в которой рождаемость превышает смертность, численность при этом будет увеличиваться (колорадский жук, ондатра, заяц-русак, элодея и др.);

3) сокращающаяся популяция – это популяция, в которой смертность превышает рождаемость, численность при этом будет снижаться. Это наблюдается тогда, когда ухудшаются условия существования вследствие перенаселения или когда происходит усиленное уничтожение человеком (хищные птицы, крупные млекопитающие). Однако популяция безгранич-

но сокращаться не может. При определенном уровне численности смертность начнет падать, а рождаемость – расти, и сокращающаяся популяция превратится в растущую, а когда рождаемость и смертность выровняются, она станет стабильной. Если же этого не произойдет из-за воздействия человека, то такая популяция может погибнуть.

Рост численности. Рост численности – это свойство популяции изменять свою численность во времени. Экологам чаще всего интересует вопрос, с какой скоростью в популяции происходит изменение численности? Ответить на него можно, определив среднюю скорость роста численности (R) или удельную скорость роста численности (r). Средняя скорость роста численности отражает изменение численности в единицу времени и определяется по формуле: $R = \Delta N_n / \Delta t$, где ΔN_n – изменение численности за время Δt ; Δt – анализируемый интервал времени. Удельная скорость роста численности отражает изменение численности в единицу времени в расчете на одну особь популяции и определяется по формуле: $r = N_n / (\Delta t \times N_0) = R / N_0$, где R – средняя скорость роста численности; N_0 – первоначальная численность популяции. Часто необходимо знать скорость в тот или иной момент, когда t приближается к нулю. В этом случае Δ заменяется производной $dR = dN_n/dt$; $r = dN_n/(dt \times N_0)$.

Характер увеличения численности может быть различным. По форме кривых роста численности, построенных в арифметических координатах, можно выделить два основных типа роста численности: 1) нелимитированный, или экспоненциальный, рост численности; 2) лимитированный, или логистический, рост численности (рис 5.).

Нелимитированный, или экспоненциальный, рост численности характеризуется быстрым увеличением плотности и описывается J-образной кривой (рис. 5) и экспоненциальным уравнением:

$$dN/dt = r \times N_0$$

Такой тип роста численности способствует быстрому освоению новых территорий, противостоянию выеданию или угрозе вытеснения. Организмы с нелимитированным типом роста численности называются r-стратеги.

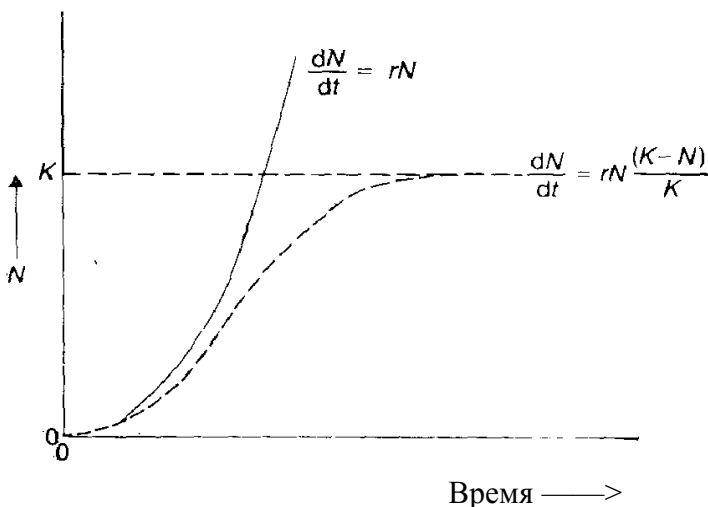


Рис. 5. Кривые экспоненциального (—) и логистического (---) типов роста численности и описывающие их уравнения (по Н.Черновой, А. Быловой, 1986)

При лимитированном, или логистическом, росте численность увеличивается вначале медленно (фаза положительного ускорения), затем быстро (фаза логарифмического роста), но вскоре под влиянием сопротивления среды рост постепенно замедляется (фаза отрицательного ускорения). Такой тип роста численности описывается S-образной кривой (рис. 5) и логистическим уравнением: $dN/dt = r \times N_0 \times (K - N)/K$, где K – верхний предел численности или емкость среды.

При малой плотности затруднена встреча полов, защита молодняка, проявление эффекта группы, поэтому рост численности идет медленно (фаза положительного ускорения), далее при оптимальной плотности достигается стремительный рост (фаза логарифмического роста). При высокой плотности темп роста численности популяции замедляется (фаза отрицательного ускорения) и скорость роста снижается до нуля, численность стабилизируется в соответствии с доступными для популяции ресурсами. Организмы с лимитированным типом роста численности называются K-стратеги.

В природе нилимитированный тип роста численности встречается довольно редко. Как правило, таким типом роста численности обладают популяции, заселяющие территорию биотопа, имеющую большие запасы ресурсов, и где еще нет конкуренции за ресурсы. Большинство популяций в природе существует в условиях ограниченных запасов ресурсов и при наличии конкуренции за них, поэтому они имеют лимитированный тип роста численности.

Биотический потенциал. В идеальных условиях, когда среда не налагает никаких ограничений, удельная скорость роста численности становится постоянной и максимальной (r_{\max}). Она представляет собой единственный показатель непосредственно обусловленной способности популяции к росту, который называется внутренней скоростью естественного роста, или биотический потенциал. Термин «биотический потенциал» ввел Р.Чепмен в 1928 году, определив его как врожденное свойство организмов к размножению и выживанию, т.е. к увеличению численности. Он фактически представляет разность между максимальной, или физиологической, рождаемостью и минимальной, или физиологической, смертностью и, следовательно, является величиной, постоянной для вида:

$$r_{\max} = b_{\max} - d_{\min}$$

Разница между биотическим потенциалом и скоростью роста в реальных полевых условиях является оценкой меры сопротивления среды, которая характеризует сумму всех лимитирующих факторов среды.

Динамика численности популяций и ее регуляция

Вся совокупность факторов среды в природе постоянно изменяется и создает определенные условия для популяции, вызывая колебания ее численности.

Если кормовая база для популяции не ограничена, то ее численность первоначально растет по не лимитированному типу, но при достижении высокой плотности в популяции возникают эпидемии, которые приводят к резкому снижению численности до малых величин. Выжившие особи затем начинают быстро размножаться и все повторяется снова. Такой тип динамики чис-

ленности с резкими ее колебаниями получил название триггерная динамика. В природе он встречается довольно редко, в основном в популяциях низкоорганизованных особей.

Если кормовая база ограничена, то численность популяции первоначально растет по лимитированному типу и, достигнув емкости среды (K), она должна была бы остановиться, но в действительности происходит проскок численности выше K , а затем постепенное снижение. Причина в том, что каждый цикл размножения требует определенного промежутка времени, и когда при достижении емкости среды размножение прекращается, особи еще продолжают рождаться. Это и вызывает проскок численности. Он обусловлен задержкой размножения. Когда из-за большой численности кормовая база оказывается исчерпана, в популяции наблюдается падение численности ниже емкости среды, после чего создаются условия для восстановления кормовой базы, и численность начинает расти, затем повторяется очередной цикл. При постоянной емкости среды эти колебания носят регулярный характер и называются циклическими, или осцилляциями. В природе такой тип динамики численности встречается крайне редко, поскольку емкость среды постоянно меняется.

Емкость среды может меняться как в зависимости от сезона, так и в зависимости от года, в результате в популяции наблюдаются нерегулярные колебания численности, так как каждый раз проскок численности происходит относительно другого значения K . Такие нерегулярные колебания численности называются флуктуациями (рис. 6).

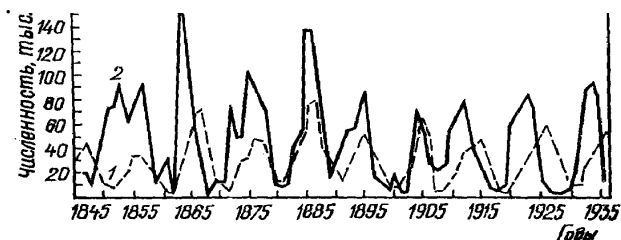


Рис. 6. Нерегулярные колебания численности (флуктуации) популяций рыси (1) и зайца-беляка (2) в Канаде (по В. Радкевичу, 1997)

В природе различают сезонные и годовые флуктуации. В свою очередь годовые флуктуации можно разделить на две группы: 1) флуктуации, контролируемые годовыми различиями внешних факторов; 2) флуктуации, связанные с самой динамикой популяции.

Из всех причин, вызывающих колебания численности, некоторые исследователи главную роль отводят климатическим условиям, считая биотические факторы второстепенными. По мнению других, только те факторы, которые зависят от плотности, вызывают колебания численности. Многие ученые признают роль тех и других.

В экосистемах с низким уровнем видового разнообразия численность популяций подвержена сильному воздействию физических стрессоров и зависит от погоды, химического состава среды и степени ее загрязнения. В экосистемах с высоким уровнем видового разнообразия колебания численности популяций в основном контролируются биотическими факторами.

Все экологические факторы в зависимости от характера их влияния на численность популяции можно разделить на две группы: 1) факторы, независимые от плотности; 2) факторы, зависящие от плотности.

К первой группе относятся факторы, действующие на популяции постоянно и изменяющие их численность односторонне, независимо от величины популяции. Так действуют абиотические факторы и прежде всего климатические факторы, а также антропогенные факторы, за исключением природоохранных факторов. Действие их не всегда проявляется сразу. Эти факторы еще называют модифицирующими, поскольку они не обеспечивают регуляции численности, а лишь вызывают ее изменения.

Ко второй группе относятся факторы, действие которых на популяцию может быть прямым, т.е. усиливаться по мере приближения к верхнему пределу, или инверсным, т.е. ослабевать по мере увеличения плотности. Эти факторы изменяют численность в сторону оптимального уровня и предотвращают перенаселение, поэтому В.Викторов предложил называть их регулирующими факторами. К ним относятся биотические факторы и природоохранные антропогенные

факторы. Зависимые от плотности факторы, как правило, влияют на скорость роста численности популяции путем изменения ее рождаемости или смертности.

Биотические факторы, зависимые от плотности, по характеру влияния на численность популяции подразделяются на две группы:

- 1) внутривидовые;
- 2) межвидовые.

Рассмотрим характер действия внутривидовых факторов. К.Вини-Эдвардс в 1962 году предложил два механизма стабилизации плотности ниже уровня насыщения за счет внутривидовых факторов:

- 1) территориальное поведение;
- 2) групповое поведение.

Территориальное поведение. Территориальное поведение выработалось в ходе эволюции и является наиболее эффективным механизмом сдерживания роста численности популяций. Активность особей или группы особей обычно ограничивается определенным пространством, которое называют индивидуальным или семейным участком. И если он метится, охраняется и не перекрывается с другими участками, то его называют «территорией». Впервые термин «территория» был использован в 1920 году Э.Говардом. Территориальное поведение состоит в мечении границ участка (пением, мочой, экскрементами и т.д.) и его охране. Оно характеризуется и сложным репродуктивным поведением – строительство гнезд, откладывание яиц, забота о потомстве и его защита и т.д.

Территориальное поведение животных, выработавшееся в ходе эволюции как система инстинктов – наиболее эффективный механизм сдерживания роста численности популяций. Мечение и охрана участков, недопускание размножения на них «чужих» особей приводит к рациональному использованию территории. Полагают, что территориальное поведение позволяет избегать давления хищников и предотвращает распространение болезней вследствие пространственного разобщения особей. Оно способствует разделению и сохранению ресурсов и облегчает встречу особей данного вида при размножении.

При нарушении границ за счет увеличения плотности наблюдаются разные формы внутривидовой конкуренции:

1) конкуренция за ресурсы. При недостатке жизненно необходимых ресурсов часть животных погибает, а у растений наблюдается самоизреживание и изменение вегетативной мощности;

2) прямой антагонизм – биологическая и химическая «война» в природе. Биологическая «война» – это умерщвление конкурентов внутри популяции путем прямого нападения. Химическая «война» – это выделение химических веществ, задерживающих рост и развитие или убивающих молодых особей (растения, водные животные).

Территориальное поведение может влиять и на генетическую приспособленность (вероятность оставлять потомство). Если особи не обеспечены необходимой территорией, то они не размножаются до тех пор, пока плотность популяции не снизится до необходимого уровня.

При увеличении плотности у особей могут наблюдаться такие изменения физиологии и поведения, которые, в конечном счете, приводят к появлению инстинкта массовой миграции.

Повышение плотности популяции может иметь рефлекторное или сигнальное значение. Такая сигнализация приводит рефлекторным путем к сокращению численности популяции, а при малой плотности – к усиленному росту и размножению. У земноводных и крыс, как установил С.С.Шварц, она имеет химическую природу.

Важным механизмом регуляции численности в переуплотненных популяциях является стресс-реакция. Повышение плотности приводит к увеличению частоты встреч между особями, вызывающих у них такие изменения физиологии, которые ведут к снижению рождаемости и увеличению смертности. У млекопитающих это явление названо стрессом и впервые было описано в 1936 году Г.Селье для человека. При развитии стресса сигналы от внешних раздражителей поступают в кору головного мозга и меняют активность гипоталамуса – центрального звена вегетативной нервной системы. Деятельность гипоталамуса изменяет функционирование гипофизарно-надпочечниковой гормональной системы. В состоянии стресса у животных увеличивается кора надпочечников и повышается концентрация кортикостероидов в крови, а также проис-

ходит ряд других изменений в гормональном профиле, которые приводят к следующим последствиям: 1) нарушение овуляции и процесса овогенеза – женское бесплодие; 2) нарушение сперматогенеза – мужское бесплодие; 3) резорбция эмбрионов или выкидыши; 4) уменьшение числа поколений в год и количества особей в одном поколении; 5) удлинение сроков полового созревания; 6) преждевременное прекращение лактации; 7) ослабление иммунитета и снижение устойчивости к неблагоприятным условиям среды; 8) угасание инстинкта заботы о потомстве; 9) изменение поведения (повышается агрессивность, может наблюдаться каннибализм, меняется реакция на особей противоположного пола, молодняк и т.д.).

Все эти последствия в конечном итоге вызывают снижение рождаемости или повышение смертности, что приводит к уменьшению численности.

Стресс не вызывает необратимых изменений в половой системе, а приводит лишь к временному гормональному блокированию ее функции. При устранении перенаселения способность к размножению может восстанавливаться очень быстро. Сигнал о сокращении численности влияет на физиологию особей, вызывая мобилизацию ее ресурсов на поддержание нормальной жизнедеятельности, на повышение устойчивости к неблагоприятным факторам. В результате снижаются темпы старения, возрастает процент самок, увеличивается их плодовитость

Групповое поведение. У животных, живущих группами, более высокая способность к саморегуляции. Это свойство получило название «эффект группы». Показателями эффекта группы являются территориальность (сложная система сигнализации запахом, звуком, спецификой поведения; взаимный обмен информацией) и фазовая изменчивость (переход от одиночной к стадной фазе, которая мигрирует и имеет сниженную плодовитость).

Эффект группы функционально связан с плотностью популяции и служит механизмом регуляции численности. В его проявлении большую роль играют гормональные механизмы. Самое сильное проявление эффекта группы свойственно общественным группам. У животных с хорошо выраженной си-

стемой иерархической подчиненности в группах стресс-реакция проявляется особенно специфично. Доминирующие особи стресс реакции не проявляют, но она очень сильно проявляется у подчиненных особей, что тормозит их воспроизводительные функции. В переуплотненных популяциях стресс охватывает большую часть особей и таким образом тормозится рост численности популяции.

Все внутривидовые, зависящие от плотности популяции механизмы регуляции численности включаются до того, как произойдет полное исчерпание ресурсов среды. Благодаря этому в популяциях осуществляется саморегуляция численности.

Но поскольку популяция существует не изолированно, а в связи с другими популяциями, то в природе широко распространены различные типы межвидовых взаимодействий. Из всех межвидовых биотических факторов регулирующее влияние на численность популяции оказывают межвидовая конкуренция, хищничество и паразитизм. Межвидовая конкуренция проявляется в тех же формах (прямой антагонизм и конкуренция за ресурс), что и внутривидовая, только в данном случае взаимодействие происходит между особями не одного и того же, а разных видов.

Хищничество и паразитизм оказывают регулирующее действие на численность взаимодействующих популяций сходным образом. Г.Ф.Гаузе в своих классических экспериментах заметил взаимосвязь изменения численности хищника *Didinium nasutum* и жертвы *Paramecium caudatum* (рис.7).

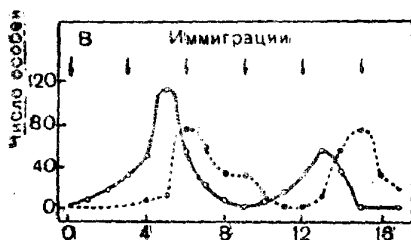


Рис. 7. Изменение численности популяций инфузории-туфельки (жертва, $\circ-\circ$) и инфузории дидиниум (хищник, $\bullet-\bullet$) при культивировании в общем сосуде (опыты Г.Ф.Гаузе, по Р. Дажо, 1975)

Увеличение численности жертвы создает кормовую базу для хищника и численность его начинает расти. Но когда численность хищника становится высокой, он поедает много жертвы и численность ее начинает падать. Снижение численности жертвы вызывает снижение численности хищника вследствие недостатка корма. При низкой численности хищника его давление на жертву снижается, и она опять начинает увеличивать свою численность, что в дальнейшем приведет к увеличению численности хищника и т.д. Аналогичным образом происходит взаимовлияние популяций друг на друга при паразитизме. Динамика численности хозяина совпадает с динамикой численности жертвы, а динамика численности паразита – с динамикой численности хищника.

ГЛАВА III. УЧЕНИЕ О СООБЩЕСТВАХ (СИНЭКОЛОГИЯ)

Типы межвидовых взаимоотношений

В природе популяции разных видов, существующие совместно в пределах биотопа, взаимодействуют между собой, в результате чего численность особей может не изменяться или изменяться, может изменяться однонаправленно или разнонаправленно. Типы взаимоотношений, при которых численность взаимодействующих популяций остается неизменной, называются нейтральными. Если же при взаимодействии численность хотя бы в одной популяции повышается без снижения в другой, то такие взаимоотношения называются положительными, или симбиотическими. Взаимоотношения, которые приводят к снижению численности хотя бы в одной из популяций, независимо от характера численности в другой популяции, называются отрицательными, или антагонистическими. Любой тип взаимоотношений можно описать с помощью двух символов, отражающих изменение численности взаимодействующих популяций, если условиться отсутствие изменения численности обозначать символом «0», увеличение численности – символом «+», а снижение

численности – символом «-». Используя эти обозначения, наиболее распространенные типы межвидовых взаимоотношений представим в виде таблицы (табл. 1).

Представленные в таблице 1 типы межвидовых взаимоотношений охарактеризуем более подробно.

1. *Нейтрализм* – это нейтральный тип взаимоотношений, при котором существование популяций двух видов на одной территории не вызывает у них ни положительных, ни отрицательных изменений численности. При нейтрализме виды не связаны непосредственно между собой, но зависят от состояния сообщества в целом (заяц и сосны в лесу).

Таблица 1

*Характеристика типов межвидовых взаимоотношений
(по Ю.Одуму, 1986)*

№	Тип взаимоотношений	Численн популяци
1.	Нейтрализм	0
2.	Прямой антагонизм	-
3.	Конкуренция за ресурс	-
4.	Аменсализм	-
5.	Паразитизм	-
6.	Хищничество	-
7.	Комменсализм	+
8.	Протокооперация	+
9.	Мутуализм	+

2. *Прямой антагонизм* – это отрицательный, двусторонне невыгодный тип взаимоотношений, который возникает между видами со сходными потребностями. В этом случае совместное существование отрицательно сказывается на численности обеих популяций, так как в результате конкуренции они уничтожают друг друга либо путем прямого нападения, либо с помощью химических выделений.

Прямой антагонизм – это биологическая и химическая «война» в природе (лев и тигр в борьбе за жертву, пырей и овес в борьбе за влагу и минеральные вещества). Немецкий ботаник Х.Молиш в 1937 году ввел термин «алеллопатия» для

обозначения выделения различных продуктов обмена растениями, животными и микроорганизмами, поэтому прямой антагонизм, сопровождающийся выделением химических соединений, часто называют аллелопатией.

3. *Конкуренция за ресурс* – это отрицательный, двусторонне невыгодный тип взаимоотношений, который возникает между видами, использующими одинаковые ресурсы при их недостатке. В этом случае численность обеих популяций снижается вследствие гибели особей из-за недостатка ресурса. Было замечено, что близкородственные виды с одинаковыми потребностями в ресурсах, как правило, не существуют вместе. Объяснение этого экологического разделения стало возможным в 1932 году после его экспериментального подтверждения классическими экспериментами Г.Ф.Гаузе, на основании которых был сформулирован «принцип конкурентного исключения», или «принцип Гаузе».

Г.Ф.Гаузе проводил свои эксперименты на популяциях двух видов простейших – *P. caudatum* и *P. aurelia*. По отдельности каждая популяция увеличивала свою численность в соответствии с S-образной кривой лимитированного роста численности (рис. 8).

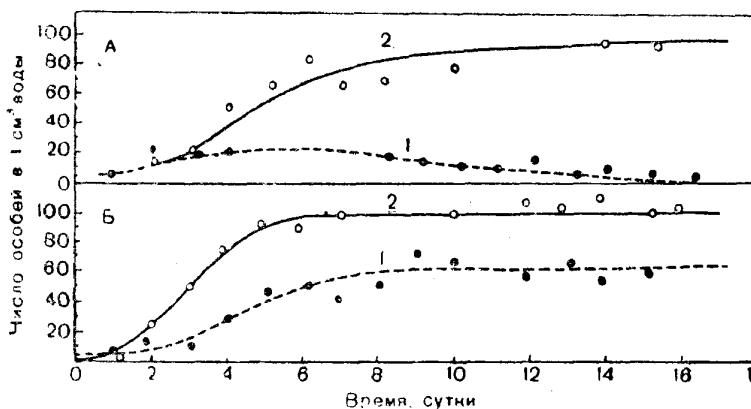


Рис. 8. Динамика численности популяций *P. caudatum* (1) и *P. aurelia* (2) при совместном (А) и раздельном существовании (Б) (по Н.Черновой, А. Быловой, 1988)

При совместном существовании сначала наблюдался рост численности каждого из видов, а затем численность *P. caudatum* постепенно стала сокращаться, а затем она совсем исчезла, тогда как численность *P. aurelia*, достигнув максимума, оставалась постоянной (рис. 8).

В ходе эксперимента ни один из видов организмов не нападал на другой и не выделял вредных веществ. Просто *P. aurelia* отличалась большей скоростью роста и при ограниченном количестве ресурсов за счет этого имела преимущество.

Победителем в конкурентной борьбе остается, как правило, тот вид, который в данных экологических условиях имеет хотя бы небольшое преимущество по сравнению с другим. Это значит, что он более приспособлен к условиям среды обитания.

«Принцип конкурентного исключения» формулируется следующим образом: два вида, обладающих одинаковыми экологическими потребностями, совместно существовать не могут, один вид (более конкурентоспособный) вытесняет другой (менее конкурентоспособный).

4. *Аменсализм* – это отрицательный, односторонне невыгодный для одной популяции и безразличный для другой популяции тип взаимоотношений, когда одна популяция угнетает другую, а сама при этом не изменяет свою численность (светлюбивые растения под елями, плесневые грибы и бактерии).

5. *Паразитизм* – это отрицательный тип взаимоотношений, когда одна популяция (паразит) существует за счет другой популяции (хозяин) при поселении внутри или на поверхности тела организма. Паразит ослабляет хозяина, но не уничтожает его, иначе погибнет и сам. Он всегда меньше хозяина. Паразитизм возник на базе контактов при пищевых и пространственных связях. Паразитизм распространен среди мелких организмов – вирусов, бактерий, грибов, червей и др. В отличие от хищничества он характеризуется более узкой специализацией видов. В ходе эволюции идет взаимное приспособление паразита и хозяина (трипаносомы в крови африканских антилоп).

6. *Хищничество* – это отрицательный тип взаимоотношений, когда один вид (хищник) живет за счет другого (жертва) в результате его умерщвления и поедания. Хищник, как

правило, крупнее жертвы. По сути дела к этому типу взаимоотношений можно отнести все варианты пищевых связей. Однако когда в качестве жертвы выступают растения, то это взаимоотношение называется растительнойядностью. В ходе эволюции хищник и жертва параллельно эволюционируют (каракатица и рыба-иглобрюх).

Паразитизм и хищничество играют большую роль в регуляции численности популяций в природе, поэтому они давно интересовали экологов. В 1925 году А.Лотки предложил первую математическую модель для описания системы паразит – хозяин. Через год (1926 г.) независимо от него В.Вольтерра разработал такую модель для системы хищник – жертва, а также для конкурирующих видов.

Для хищничества эту модель можно представить в виде следующей системы уравнений:

$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1 N_1 (K_1 - N_1 - b N_2) / K_1, \\ dN_2/dt &= r_2 N_2 (K_2 - N_2 + b N_1) / K_2, \end{aligned}$$

где N_1 – численность популяции жертвы; N_2 – численность популяции хищника; K_1 – емкость среды для популяции жертвы; K_2 – емкость среды для популяции хищника; b – видовой коэффициент влияния хищника на жертву; b – видовой коэффициент влияния жертвы на хищника.

Эта математическая модель в дальнейшем была доработана и получила название «уравнение Лотки-Вольтерры». В общем виде оно записывается следующим образом:

$$dN/dt = rN(K - N \pm cN_1N_2)/K.$$

7. *Комменсализм* – это положительный, односторонне выгодный и безразличный для другой популяции тип взаимоотношений. Если взаимоотношения возникают на базе пищи, то такая форма комменсализма называется нахлебничество (львы и гиены, белый медведь и песцы). Если же популяции взаимодействуют на основе местообитания, то это проявление комменсализма называется квартиранство. Оно бывает наружным, когда особи одной популяции поселяются на теле особей другой популяции или в их местообитании (рыбка-прилипала и акула, беспозвоночные в гнездах птиц), или внутренним, когда особи одной популяции поселяются внутри тела особей другой популяции (мальки рыб и голотурия).

8. *Протокооперация* – это положительный, двусторонне выгодный, но не обязательный для жизни тип взаимоотношений, когда взаимодействие благоприятно сказывается на жизнедеятельности обеих популяций, но каждая из них может существовать отдельно (рак-отшельник и актиния).

9. *Мутуализм* – это положительный, двусторонне выгодный и обязательный для жизни хотя бы одной из популяций тип взаимоотношений. При нарушении данного взаимоотношения жизнь одной или обеих популяций становится невозможной (гриб и водоросль в лишайнике, клубеньковые азотфиксирующие бактерии и бобовые).

Соотношение всех вышеуказанных типов взаимоотношений в природных сообществах зависит от состояния самого сообщества и подчиняется следующим принципам:

1) отрицательные взаимоотношения преобладают на начальных стадиях развития сообщества или в нарушенных сообществах;

2) в процессе эволюции и развития экосистемы наблюдается тенденция к снижению доли отрицательных взаимоотношений за счет положительных, повышающих выживание взаимодействующих видов.

3) в недавно сформировавшихся или новых сообществах вероятность возникновения сильных отрицательных взаимоотношений намного выше, чем в стабильных, давно сформировавшихся сообществах.

Биоценоз и его структура

В природе все популяции, существующие в пределах одного биотопа, вступают в разнообразные взаимоотношения в зависимости от их потребностей и образуют более сложную биологическую систему – биоценоз. Этот термин ввел немецкий гидробиолог К.Мебиус в 1877 году (*bios* – жизнь, *cenos* – общий). *Биоценоз* – это исторически сложившаяся совокупность популяций растений (фитоценоз), животных (зооценоз) и микроорганизмов (микроценоз), проживающих совместно в однородных условиях на общей территории и взаимосвя-

занных между собой различными типами взаимоотношений. Параллельно с термином «биоценоз» используется термин «сообщество». *Сообщество* – это любая совокупность популяций разных видов, взаимодействующих между собой и существующих совместно. Таким образом, понятие «сообщество» более широкое, чем «биоценоз».

Сообщество (биоценоз) является основным компонентом природных надорганизменных систем. Надорганизменные системы имеют свои особенности в сравнении с организмом:

1. Сообщество всегда возникает, формируется из готовых частей, которые есть в окружающей среде. В отдельном организме они возникают путем постепенной дифференциации зачатков.

2. Составные части сообщества заменяемы. Один вид может занять место другого со сходными экологическими потребностями без ущерба для системы. Части же любого организма уникальны.

3. Если же в организме поддерживается постоянная согласованность деятельности его органов, тканей и клеток, то надорганизменная система существует за счет уравнивания противоположно направленных сил, интересы многих видов в сообществе прямо противоположны (хищник – жертва).

4. Сообщества основаны на количественной регуляции численности одних видов другими, в организме регуляция всех органов осуществляется нервной системой и гуморальным путем.

5. Размеры организма ограничены его внутренней наследственной программой. Размеры надорганизменной системы определяются внешними причинами.

Как и всякая биологическая система, биоценоз имеет свою структуру, которую можно охарактеризовать в трех аспектах: 1) видовая, или таксономическая, структура; 2) пространственная структура; 3) функциональная, или экологическая, структура.

Видовая, или таксономическая, структура. Видовая структура характеризует разнообразие видов и соотношение их численности или массы.

Видовое разнообразие биоценоза характеризуется двумя показателями: 1) видовое богатство; 2) видовая насыщенность.

Видовое богатство – это общее число видов, обитающих в данном биотопе. Видовое богатство возрастает с севера на юг, а также с увеличением площади биотопа и эволюционного времени. Чем выше видовое богатство, тем более устойчивым является биоценоз, и наоборот.

Видовая насыщенность – это количество видов на единице площади или в единице объема биотопа.

Соотношение численности видов характеризуется показателем *выравненность*. Например, если два биоценоза (А и В) имеют одинаковое видовое богатство (10 видов) и одинаковую численность особей (100 особей), то они могут отличаться по характеру распределения этих особей между видами, т.е. *выравненностью*:

биоценоз А: 91 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 – минимальная *выравненность* и максимальное доминирование;

биоценоз В: 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 : 10 – максимальная *выравненность* и минимальное доминирование.

Выравненность возрастает с севера на юг, а доминирование возрастает с юга на север.

Для анализа видовой структуры используют два подхода: 1) сравнение кривых относительного богатства или доминирования–разнообразия; 2) сравнение индексов разнообразия.

При использовании первого подхода для биоценоза строят кривую доминирования – разнообразия и определяют ее тип (рис. 9).

Кривая I типа ($E=0,25$) свидетельствует о высокой степени доминирования и низкой *выравненности*, а также о низком видовом богатстве. В таком биоценозе имеются свободные экологические ниши и возможно вселение новых видов.

Кривая II типа ($E=0,42$) свидетельствует о меньшей степени доминирования, большей *выравненности* и большем видовом богатстве по сравнению с I типом. В таком биоценозе все экологические ниши заняты, но не перекрываются. Их неперекрывание обеспечивается межвидовой конкуренцией и территориальным поведением.

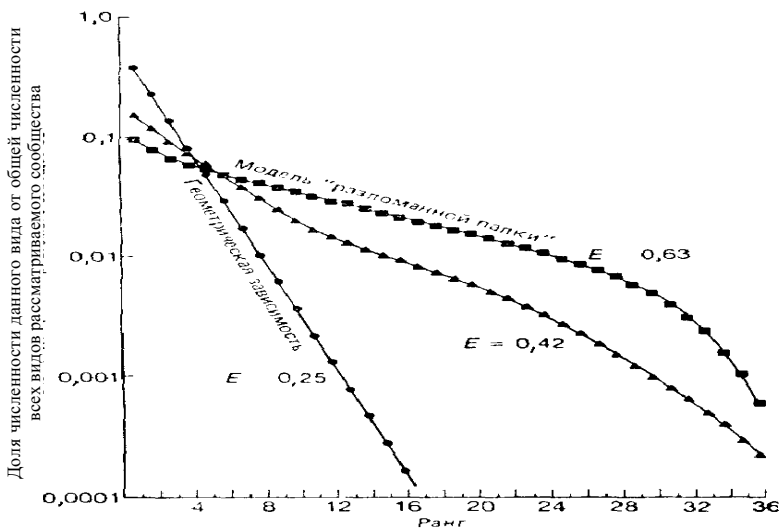


Рис. 9. Типы кривых доминирования – разнообразия (по М. Бигону и др., 1989)

Кривая III типа ($E=0,63$) свидетельствует о высокой степени выравненности и большом видовом богатстве. В таком биоценозе все экологические ниши заняты и перекрываются между собой, поэтому вселение новых видов сюда невозможно.

Таким образом, чем выше кривая, тем больше доминирование ($I>II>III$) и меньше выравненность ($I<II<III$), чем более плоская кривая, тем больше видовое богатство ($III>II>I$). При стрессовой ситуации кривая доминирования – разнообразия более крутая, поэтому ее можно использовать для оценки антропогенного влияния на видовую структуру биоценоза.

При использовании второго подхода для оценки видовой структуры определяют следующие индексы разнообразия:

1. *Индекс видового богатства*: $d = (S - 1) / \lg N$, где S – численность видов в биоценозе; N – численность особей в биоценозе.

2. *Индекс видового разнообразия Шеннона*:

$H = - \sum p_i \times \log_2 p_i$, где $p_i = n_i / N$, где n_i – численность данного вида; N – численность всех особей в биоценозе.

3. *Индекс выравненности Пиелу*: $e = H / \log S$, где S – численность видов в биоценозе.

При характеристике видовой структуры для каждого отдельного вида можно определить следующие показатели:

1) *богатство вида* – это численность особей данного вида на единице площади территории или в единице объема;

2) *частота встречаемости* – это характеристика распределения вида в пределах биоценоза. Она определяется по формуле: $R = n/a \times 100$, где R – коэффициент встречаемости; n – число пробных площадок, на которых встречается данный вид; a – число всех исследованных пробных площадок.

3) *степень доминирования* – это доля особей данного вида в общей численности особей биоценоза. По численности особей виды в биоценозе подразделяются на доминантные, субдоминантные, малочисленные, редко встречающиеся (редкие) и случайные. Доминантные виды часто выполняют средообразующую функцию, тогда их называют видами-эдификаторы.

В природе границы между биоценозами редко бывают резкими, чаще всего наблюдается постепенный переход, в результате чего образуется пограничная зона, которая имеет особые условия существования. По протяженности она всегда меньше, чем территория биотопов. Эта зона называется экотон. Она более богата по численности видов, чем каждое из смежных сообществ, потому что здесь встречаются как виды из соседних сообществ, так и виды, характерные только для экотона. Тенденция к увеличению видового разнообразия и плотности организмов на границе сообществ называется краевым, или пограничным, эффектом.

Пространственная структура. Пространственная структура характеризует распределение особей биоценоза в пределах биотопа.

Любой биоценоз занимает конкретное пространство, которое разделяется между видами в зависимости от их биологических особенностей. В связи с этим различают вертикальную и горизонтальную зональность, а также консорции.

Вертикальная зональность биоценоза обусловлена наличием в нем растений разной высоты. Благодаря этому в биоценозе наблюдается вертикальное расслоение на структурные части, занимающие разное положение по отношению к уров-

ню почвы. Это явление называется ярусностью, а структурные части биоценоза – ярусами. Растительные ярусы заселяются животными и микроорганизмами. Ярусность способствует значительному ослаблению конкуренции между видами, благодаря этому увеличивается численность особей на единице площади и более полно и разнообразно используются условия среды.

В биоценозе различают надземную и подземную ярусность. В биоценозе смешанного леса выделяют 5–7 надземных ярусов. Подземная ярусность обусловлена разной глубиной расположения активной части корневой системы и включает, как правило, на один ярус меньше, чем надземная ярусность, так как мхи, грибы и лишайники, формирующие самый нижний ярус, корневой системы не имеют.

Надземная ярусность в смешанном лесу представлена следующими ярусами: I ярус – деревья первой величины (ель, сосна); II ярус – деревья второй величины (дуб, береза, осина, клен, ясень и др.); III ярус – деревья третьей величины (рябина, черемуха, дикая яблоня, дикая груша и др.); IV ярус – подлесок из кустарников (лещина, бересклет, крушина, жимолость и др.); V ярус – подлесок из высоких трав и кустарничков (багульник, голубика, аконит, вереск, иван-чай и др.); VI ярус – низкие травы и кустарнички (клюква, кислица, копытень, ландыш, перелеска, черника и др.); VII ярус – мхи, грибы, напочвенные лишайники. Подземная ярусность является зеркальным отражением надземной ярусности.

Ярусы определяют сложение и структуру фитоценоза. Если их количество мало, то фитоценоз считается простым, а если их много – сложным.

Растительные ярусы создают среду для существования других особей, которые здесь поселяются. Некоторые виды приспособлены к конкретным ярусам, а некоторые в силу разных обстоятельств занимают в разное время разные ярусы. Существуют организмы, которые нельзя отнести к конкретному ярусу, – лианы, эпифиты, паразиты, их называют внеярусными.

У некоторых групп организмов может прослеживаться внутригрупповая ярусность. Например, у насекомых выделя-

ют следующие ярусы: I ярус – геобий (обитатели почвы); II ярус – герпетобий (обитатели наземного поверхностного слоя); III ярус – бриобий (обитатели мохового яруса); IV ярус – филлобий (обитатели травостоя); V ярус – аэробий (обитатели более высоких ярусов).

Ярус можно рассматривать как структурную единицу биоценоза, которая отличается от других ее частей совокупностью экологических условий, набором растений, животных и микроорганизмов. В каждом ярусе складывается своя система взаимоотношений между компонентами.

Вертикальное распределение организмов в биоценозе оказывает влияние на горизонтальную структуру.

Расчлененность биоценоза в горизонтальном направлении – мозаичность – обусловлена неоднородностью микро рельефа, почвы и микроклимата. Структурной единицей фитоценоза является синузия, которая характеризуется определенным видовым составом. В зависимости от видового состава синузии формируется определенный микроклимат, видовой состав животных и микроорганизмов. Совокупность всех этих компонентов называется парцелла. Парцелла – структурная единица горизонтальной пространственной структуры. В отличие от яруса в состав парцеллы, кроме растений, животных и микроорганизмов, входит почва.

Кроме топографических образований (ярусы, синузии, парцеллы), в каждом биоценозе есть своеобразные пространственные структуры, которые не имеют выраженного месторасположения. Они называются консорции. Учение о консорциях создали В.Н.Беклемишев и Л.Г.Раменский. Консорция – это совокупность популяций, жизнедеятельность которых трофически или топически связана с центральным видом-эдификатором, выполняющим роль ядра. Организмы, взаимодействующие с ядром, называются консорты I порядка. Консорт в переводе с английского языка означает «сожитель», «спутник». Второе слово в данном случае подходит больше. Консорты I порядка в совокупности формируют концентр I порядка. Те организмы, которые взаимодействуют с консортами I порядка, называются консорты II порядка. Они в совокупно-

сти формируют концентр II порядка и т.д. В результате этого образуется консорция, включающая ядро и концентры разных порядков. Весь биоценоз состоит из консорций, которые между собой перекрываются, так как консорты из одной консорции могут входить в состав концентров другой консорции.

Функциональная, или экологическая, структура. Функциональная структура характеризует распределение особей биоценоза на группы по выполняемым функциям. В каждом биоценозе организмы выполняют разные функции, благодаря которым осуществляется биогенный круговорот. В зависимости от роли, которую играет организм в данном круговороте, он относится к определенной функциональной группе. Выделяют следующие функциональные группы:

1. *Продуценты (создатели)* – это организмы, создающие органическое вещество из неорганического (биогены) с использованием солнечной энергии. К ним относятся а) фототрофы: все зеленые растения, цианобактерии, зеленые и пурпурные серобактерии; б) хемотрофы: нитрифицирующие бактерии, железобактерии и др.

2. *Консументы (потребители)* – это организмы, потребляющие живое органическое вещество и передающие содержащуюся в нем энергию по пищевым цепям. К ним относятся животные. В зависимости от вида потребляемого органического вещества они подразделяются на порядки. Организмы, потребляющие продуцентов, называются консументы I порядка (растительноядные). Консументов I порядка потребляют консументы II порядка (плотоядные или хищники более низкого ранга) и т.д. Количество порядков ограничено и определяется объемом биомассы продуцентов.

3. *Редуценты (разрушители)* – это организмы, разлагающие отмершее органическое вещество (детрит) до биогенов, которые затем поглощаются продуцентами. Как продуценты, так и консументы на определенной стадии жизненного цикла отмирают и образуют детрит, который под влиянием редуцентов через несколько этапов превращается в биогены. Различают три порядка редуцентов. Редуценты I порядка (механические разрушители) осуществляют механическое разруше-

ние детрита, практически его не разлагая. К ним относятся насекомые и их личинки, черви, землероющие млекопитающие. Редуценты II порядка (гуминизаторы) частично разлагают детрит, превращая его в гумус. Эту функцию выполняют грибы, простейшие и крупные микроорганизмы (более 0,1 мм). Редуценты III порядка (минерализаторы) обеспечивают полное разложение гумуса до биогенов. К ним относятся микроорганизмы менее 0,1 мм. Все порядки редуцентов, отмирая, также превращаются в детрит.

Все функциональные группы в биоценозе между собою взаимосвязаны, благодаря чему осуществляется биогенный круговорот (рис. 10).

Функциональная структура в биоценозе очень жесткая: должны присутствовать все функциональные группы. Однако таксономическая структура каждой функциональной группы весьма рыхлая и нестабильная, потому что одну и ту же функцию могут выполнять разные виды организмов. В биоценозе с большим видовым разнообразием может осуществляться взаимозаменяемость одного вида другим без нарушения функциональной структуры.

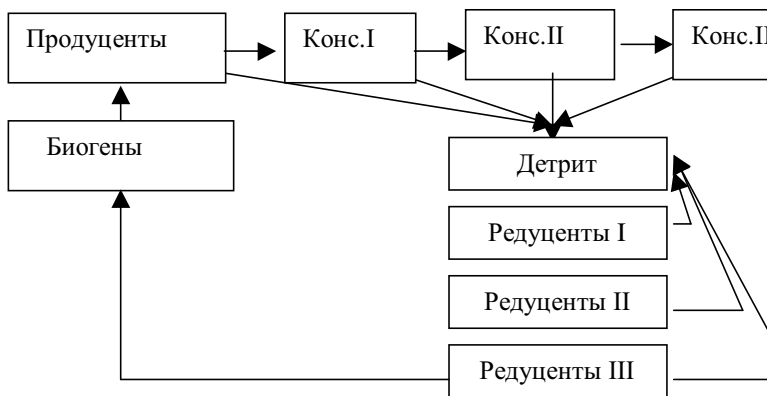


Рис. 10. Схема биогенного круговорота

Как мы видели из характеристики структуры биоценоза, организм, входящий в его состав, относится к определенному виду, обладающему конкретными потребностями к ус-

ловиям среды, занимает определенное пространственное положение, выполняет определенные функции. Все эти сведения в совокупности составляют понятие «экологическая ниша». Гриннел впервые ввел это понятие в 1920 г. Экологическая ниша – это абстрактное понятие, оно включает физические, химические и биотические факторы, необходимые организму для жизнедеятельности и обуславливающие его морфологическую приспособленность, физиологические реакции и поведение. Это понятие включает в себя не только физическое пространство, которое занимает организм, но и функциональную роль организма в сообществе и его отношения к внешним факторам (условия существования). Экологическая ниша включает три аспекта: 1) *пространственная ниша, или ниша местообитания* – это то место, где живет организм, где его обычно можно встретить; 2) *трофическая ниша* – это совокупность всех видов пищи, которой питается организм; 3) *многомерная ниша, или ниша как гиперобъем* – это совокупность всех потребностей к абиотическим факторам среды.

Таким образом, экологическая ниша включает общую сумму всех потребностей организма к среде обитания. Для характеристики экологической ниши пользуются двумя понятиями: ширина ниши и перекрывание ниши. Виды в сообществе, которые имеют одинаковые размеры ниши и выполняют сходные функции, называются гильдии. Виды, которые выполняют одинаковые функции в сходных биоценозах, называются викарирующие виды. Виды, которые занимают одинаковые экологические ниши в разных географических областях, называются экологическими эквивалентами.

Если в экосистеме жизненные ресурсы используются полностью, то она называется насыщенной (свободных экологических ниш нет) и вселение новых видов сюда невозможно. Если жизненные ресурсы используются не полностью – экосистема ненасыщенная (имеются свободные экологические ниши) и есть возможность вселения новых видов. Чем меньше насыщенность экосистемы, тем легче протекает акклиматизация.

Динамика биоценозов

Любой биоценоз динамичен, несмотря на достаточную стабильность его структуры. В нем постоянно происходят изменения состояния и жизнедеятельности особей, их взаимоотношений. Все изменения могут быть отнесены к двум типам: 1) циклические, или периодические; 2) непериодические.

Циклические, или периодические, изменения. Циклические изменения в биоценозе отражают суточную, сезонную и многолетнюю периодичность изменения внешних условий. Эта периодичность обусловлена циклами в природе, которые связаны с космическими явлениями. Циклические изменения подразделяются на: а) суточные; б) сезонные; в) многолетние.

Суточные изменения связаны с изменением силы экологических факторов среды (температура, влажность, освещенность и др.) при смене дня и ночи, которая происходит вследствие вращения Земли вокруг своей оси. Суточные изменения наблюдаются во всех географических зонах, даже там, где нет смены дня и ночи. Они заключаются в изменении активности организмов: одни активны днем, а пассивны ночью, другие – наоборот. Часто наблюдаются суточные миграции (планктон, почвенные организмы). Суточная динамика носит строго периодический характер и в основном связана со сменной активности, в результате чего изменяются качественные характеристики биоценоза.

Сезонные изменения связаны с изменением силы экологических факторов при смене сезонов, которая обусловлена вращением Земли вокруг Солнца. Сезонные изменения заключаются не только в изменении активности организмов, но и в их количественных соотношениях. Некоторые виды практически полностью исключаются из жизни биоценоза в определенные периоды (спячка, диапауза, миграции и т.д.). Сезонной изменчивости подвержены и ярусы. Некоторые ярусы могут полностью исчезать на некоторое время (однолетники). Сезонные изменения больше выражены в направлении от экватора к полюсам. В результате сезонных из-

менений наблюдается изменение не только качественных, но и количественных характеристик биоценоза.

Многолетние изменения обусловлены периодичностью локальных изменений климата, которые связаны с изменением общей циркуляции атмосферы, обусловленной в свою очередь усилением или ослаблением солнечной активности. Так, периодически засушливый год сменяется мокрым, теплый – холодным и т.д. Это приводит к довольно значительным изменениям как качественных, так и количественных характеристик биоценоза.

Однако все вышеперечисленные циклические изменения, независимо от степени их выраженности, не изменяют саму сущность биоценоза, а значит, не приводят к смене биоценозов.

Непериодические изменения. Непериодические изменения – это изменения, не имеющие закономерного повторения во времени. По характеру они подразделяются на два вида: а)случайные; б) поступательные.

Случайные изменения вызываются резким изменением силы экологических факторов вследствие природных катаклизмов (наводнение, ураган, землетрясение и др.). Они непредсказуемы и не имеют закономерностей протекания, поэтому не являются предметом изучения экологии.

Поступательные изменения происходят в одном направлении, потому что вызываются однонаправленным изменением силы экологических факторов либо в сторону усиления, либо в сторону ослабления. В конечном итоге они приводят к смене одного биоценоза другим с новым набором видов. Закономерный исторический процесс последовательной смены одного биоценоза другим в результате направленного изменения абиотического окружения называется сукцессией. Ряд неустойчивых биоценозов, которые сменяют один другого во времени, называется серией, а сами биоценозы – сериальными стадиями. Терминальная, стабильная стадия сукцессии называется климаксовой стадией или просто климаксом. Теоретически климаксовый биоценоз способен поддерживать сам себя неограниченно долго и он находится в равновесии с физическим окружением. В отличие от сериальных стадий здесь

годовая продукция и «импорт» уравниваются годовым потреблением и «экспортом». Представление о том, что в ходе сукцессии экосистема неизбежно приходит к стабильному состоянию, однозначно принято всеми экологами. Однако по интерпретации его все экологи подразделяются на две школы. Одна школа придерживается *концепции моноклимакса*, согласно которой в любой географической области возможен только один региональный или климатический климакс, когда биоценоз находится в равновесии с климатическими условиями. Другая школа придерживается *концепции поликлимакса* согласно которой необязательно все биоценозы в данной климатической области достигнут одного состояния, чаще всего наблюдается различное количество локальных или эдафических климаксов. В тех местах, где рельеф местности, почва, гидрологический режим препятствуют развитию экосистемы до климатического климакса, сукцессия заканчивается эдафическим климаксом. Компромисс между этими двумя точками зрения – признание единого теоретически возможного климатического климакса и разного количества эдафических климаксов, которые зависят от изменчивости субстрата.

Выделяют два основных типа сукцессий:

1) *автотрофные сукцессии* – это сукцессии, начинающиеся с состояния, когда продукция больше трат на дыхание. Они протекают с участием как автотрофов, так и гетеротрофов;

2) *гетеротрофные сукцессии* – это сукцессии, начинающиеся с состояния, когда продукция меньше трат на дыхание. Они протекают с участием только гетеротрофов и имеют место только в условиях, когда есть запас или поступление органического вещества (загрязненные водоемы, кучи компостов, пещеры, трупы животных, гнилое дерево и др.)

Автотрофные сукцессии в зависимости от места, на котором они начинаются, подразделяются на первичные и вторичные.

Первичные сукцессии начинаются на месте, лишенном жизни (скалы, песчаные дюны, вулканическая лава, наносы рек и т.д.). Они включает несколько этапов:

- 1) возникновение места, лишенного жизни;
- 2) миграция на него разных организмов или их рассели-
тельных зачатков;
- 3) приживание организмов;
- 4) конкуренция их между собой и вытеснение отдель-
ных видов;
- 5) преобразование организмами местообитания, посте-
пенная стабилизация условий и отношений.

При первичных сукцессиях скорость изменения биоце-
нозов, как правило, невелика. Серийные стадии сменяют
одна другую в течение значительного промежутка времени, и
достижение климаксового состояния занимает очень много
времени (столетия и тысячелетия).

Вторичные сукцессии – это сукцессии, которые начина-
ются на месте разрушенного биоценоза. В современных усло-
виях они наблюдаются повсеместно. Смена серийных стадий
одна другой и достижение климаксового состояния здесь
происходит значительно быстрее, чем при первичных сукцес-
сиях, потому что здесь сохраняется почва, семена, зачатки и
части предшествующего населения и связей.

В зависимости от причин, которые вызывают сукцессии,
они подразделяются на два типа: 1) эндогенные, или автоген-
ные; 2) экзогенные, или аллогенные.

Эндогенные, или автогенные, сукцессии вызываются
внутренними причинами. В основном это первичные сукцес-
сии. Эндогенные сукцессии по характеру протекания подраз-
деляются на: а) автогенетические и б) сингенетические.

Автогенетические сукцессии имеют место тогда, когда
виды в результате своей жизнедеятельности изменяют усло-
вия среды вокруг себя так, что одни виды начинают вытес-
нять другие и на смену одного биоценоза приходит другой.
Сингенетические сукцессии наблюдаются тогда, когда новый
вселившийся вид начинает очень быстро размножаться и по-
степенно вытесняет местные виды (опунция в Австралии).

С учетом причин, которые вызывают автогенные сукцес-
сии, Дж.Коннел и Р.Слейтер в 1977 г. предложили две теории
развития сукцессии:

1) *«модель облегчения»*, в соответствии с которой виды ранних стадий («пионеры») изменяют условия существования и подготавливают таким образом условия для последующих поселенцев («захватчики»);

2) *«модель ингибирования»*, в соответствии с которой первые виды («пионеры») противостоят вселению других видов («захватчики») и сохраняются до тех пор, пока не окажутся вытесненными в результате конкуренции, выедания или других причин.

Среди экологов есть сторонники той и другой теории. Сами авторы больше склоняются ко второй теории. Однако логично допустить, что в развитие сукцессии вносят вклад процессы, которые протекают на экосистемном и популяционном уровне.

Экзогенные, или аллогенные, сукцессии вызываются внешними причинами. В зависимости от характера причины они подразделяются на следующие виды: а) антропогенные – вызываются человеком; б) зоогенные – вызываются животными вследствие перевыпаса или недовыпаса; в) климатогенные – вызываются однонаправленным изменением климата; г) эдафогенные – вызываются изменением свойств почвы (засоление, закисление, обеднение и т.д.); д) геологические – вызываются тектоническими процессами (опускание или поднятие поверхности земной коры).

В качестве примера рассмотрим вторичную антропогенную сукцессию, протекающую на месте сгоревшего леса (рис. 11).

В первые один-два года на месте пожарища развивается густой травостой. Первыми из деревьев сюда заселяются береза и осина. Их семена легко переносятся ветром и, прорастая, дают поросль березы и осины. Со временем кроны их смыкаются и для проростков создаются неблагоприятные условия. Под пологом березы и осины прорастают семена ели, и через пару десятков лет формируется смешанный лес. Ель, затеняя, постепенно вытесняет березу и осину, и смешанный лес заменяется еловым, который может существовать бесконечно долго.

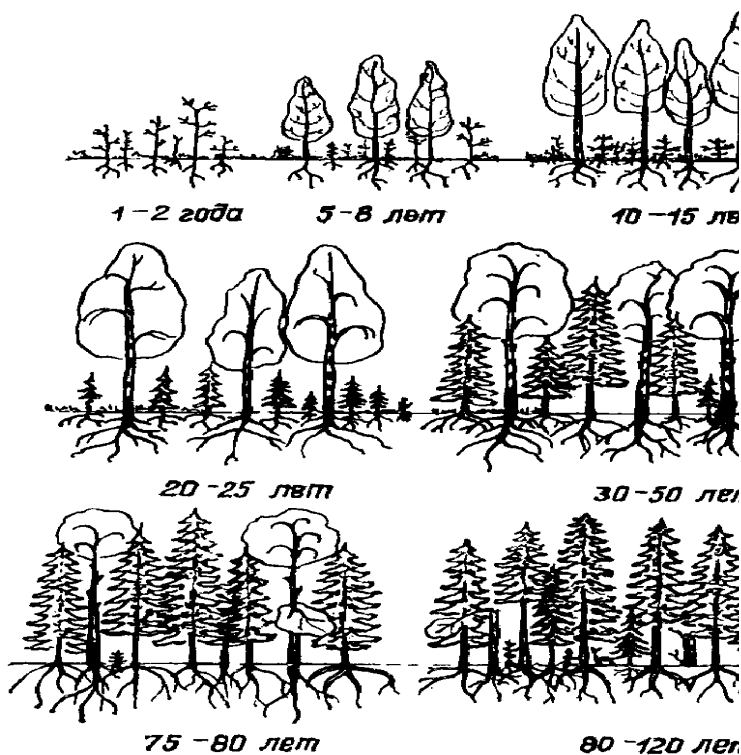


Рис.11. Вторичная сукцессия в условиях умеренного климата
(по В.Радкевичу, 1997)

В ходе сукцессии наблюдаются закономерные изменения структурных и функциональных характеристик биоценоза. Их можно объединить в следующие группы:

I. Видовая и пространственная структура сообщества.

1. Изменяется видовой состав сообщества, наблюдаются флористическая и фаунистическая эстафеты.

2. Видовое богатство в каждом ярусе, каждой парцелле и консорции возрастает быстро, а затем скорость роста этого показателя снижается.

3. Возрастает направленность как компонент видовой структуры. Вначале она возрастает почти до максимума, а затем изменяется незначительно. Изменение видового разно-

образия в сообществе может иметь различный характер: непрерывный рост или прохождение пика в промежуточных стадиях.

4. r-стратеги – это виды с высокой скоростью размножения и роста. Когда плотность населения невелика, они имеют преимущество. K-стратеги – это виды с низким потенциалом роста, но с большой способностью к выживанию в условиях конкуренции.

II. Функциональная структура.

1. Удлиняются пищевые цепи и усложняются пищевые сети.

2. Увеличиваются размеры организмов и (или) их расселительных стадий (семена, молодняк). Мелкие организмы имеют преимущество в среде, богатой биогенами, но по мере того, как биогены оказываются связанными в биомассе, преимущество переходит к более крупным организмам, у которых способность к запасанию веществ больше и жизненные циклы более сложные. Благодаря этому, они адаптируются к периодическому поступлению биогенов.

3. Усложняются и удлиняются жизненные циклы.

4. В значительной степени положительные типы взаимоотношений превалируют над отрицательными. Возможность возникновения сильных отрицательных взаимоотношений снижается.

III. Энергетика экосистемы.

1. Возрастает валовая продукция экосистемы за счет первичной продукции, вторичная продукция изменяется мало.

2. Возрастает количество энергии, которая идет на поддержание экосистемы, но с меньшей скоростью, чем валовая продукция.

3. Поскольку скорость образования валовой продукции больше, чем скорость дыхания сообщества, то их соотношение первоначально больше единицы. Однако, по мере развития сукцессии это соотношение приближается к единице и в климаксовой экосистеме наблюдается равновесие между этими показателями. Таким образом, соотношение валовой продукции и трат на дыхание является показателем относительной зрелости экосистемы.

4. Чистая продукция сообщества в начале сукцессии быстро увеличивается, а к концу сукцессии приближается к нулю и изъятие ее из сообщества в этом случае становится невозможным без нарушения всей экосистемы.

5. Возрастает биомасса и количество детрита. До тех пор, пока продукция превышает траты на дыхание, в экосистеме будут накапливаться биомасса и детрит.

6. Возрастает соотношение биомассы к продукции и биомассы к тратам на дыхание, а соотношение продукции к биомассе снижается.

IV. *Круговороты биогенных элементов.*

1. Круговороты элементов становятся более замкнутыми.

2. Увеличивается время оборота и запас важнейших элементов.

3. Возрастает коэффициент цикличности элементов.

4. Удерживается и сохраняется большее количество биогенных элементов. Это главная стратегия развития экосистемы.

ГЛАВА IV. УЧЕНИЕ ОБ ЭКОСИСТЕМАХ (БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ)

Трансформация вещества и энергии в экосистеме

Любой биоценоз взаимодействует со своей средой обитания – биотопом, в результате чего образуется более сложная биологическая система – биогеоценоз. *Биотоп* включает в свой состав почву (эдафотоп), воду (гидротоп) и воздух с климатическими факторами (климатотоп). Термин биогеоценоз был введен в 1942 году советским ученым В.Н.Сукачевым. *Биогеоценоз* – это исторически сложившаяся совокупность на известной протяженности земной поверхности однородных природных явлений – атмосферы, горной породы, гидрологических условий, растительного и животного мира, мира микроорганизмов и почвы. Иными словами, биогеоценоз – это исторически сложившаяся совокупность биоценоза и биотопа, основу которой составляет метаболизм ее компонентов, т.е. обмен веществом и энергией. Состав биогеоценоза можно представить в виде следующей схемы (рис. 12).

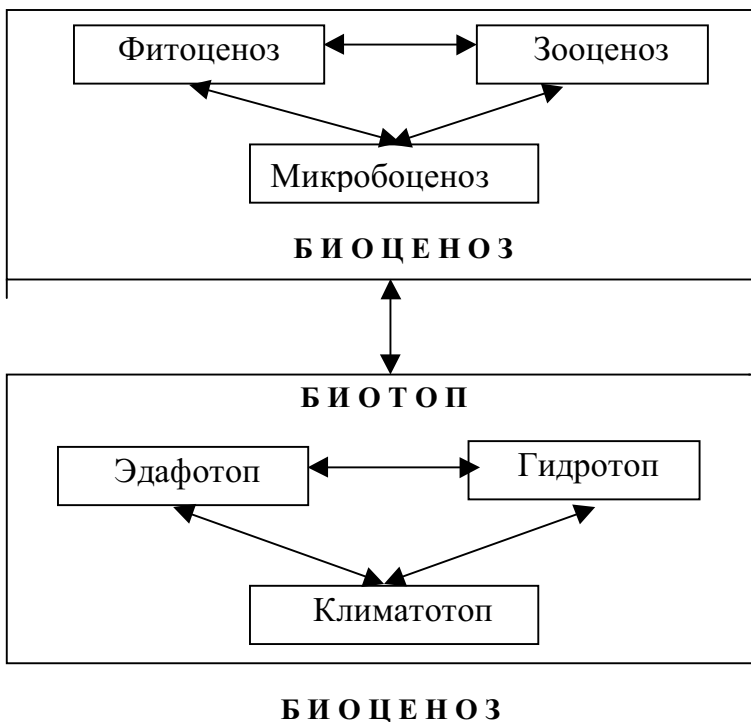


Рис. 12. Схема состава биогеоценоза

Параллельно с термином «биогеоценоз» применяется термин «экосистема», который был предложен английским ученым А.Тенсли в 1935 году. *Экосистема* – это любая совокупность организмов разных видов и неорганических компонентов, в которой возможно осуществление круговорота веществ и превращения энергии. Таким образом, понятие «экосистема» шире, чем понятие «биогеоценоз». В экосистеме все организмы связаны между собой пищевыми связями и образуют пищевые цепи. *Пищевая цепь* – это линейная последовательность организмов, в которой происходит передача вещества и энергии от одного звена к другому. В зависимости от того, с чего начинается пищевая цепь, они подразделяются на два типа:

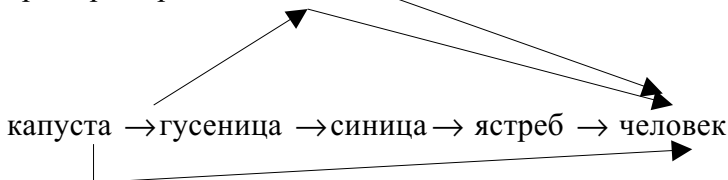
1) пастбищные цепи, или цепи выедания, – это пищевые цепи, начинающиеся с продуцентов. Например: капуста → гусеница → синица → ястреб → человек.

2) детритные цепи, или цепи разложения, – это пищевые цепи, начинающиеся с детрита. Например: опавшие листья (детрит) → дождевой червь → плесневые грибы → микроорганизмы → биогены.

Место организма в пищевой цепи относительно ее начала называется *трофическим уровнем* и обозначается римской цифрой. Трофических уровней столько, сколько пищевых звеньев в цепи питания. Однако, в связи с тем, что почти все организмы являются олиго- или полифагами, то они могут находиться на разных трофических уровнях в одной и той же пищевой цепи в зависимости от характера пищи. Кроме того, они могут быть звеньями разных пищевых цепей одновременно. В результате этого пищевые цепи в чистом виде в природе не встречаются. Переплетаясь между собой, они образуют пищевые сети.

Пищевая сеть – это совокупность пищевых цепей сообщества, взаимосвязанных между собой общими пищевыми звеньями.

Например: морковь → заяц → волк



Виды с широким спектром питания могут включаться в пищевые цепи на разных трофических уровнях. Только продуценты всегда занимают первый трофический уровень. Используя солнечную энергию и биогены, они образуют органическое вещество, которое содержит энергию в виде энергии химических связей. Это органическое вещество, или биомасса продуцентов, потребляется организмами второго трофического уровня. Однако не вся биомасса предыдущего уровня съедается организмами последующего уровня, потому

что исчезли бы ресурсы для развития экосистемы. При переходе от одного трофического уровня к другому происходит трансформация вещества и энергии. На каждом трофическом уровне пастбищной пищевой цепи не вся съеденная биомасса идет на образование биомассы организмов данного уровня. Значительная часть ее затрачивается на обеспечение жизнедеятельности организмов: дыхание, движение, размножение, поддержание температуры тела и т.д. Кроме того, не вся съеденная биомасса усваивается. Непереваренная часть ее в виде экскрементов попадает в окружающую среду. Процент усвояемости зависит от состава пищи и биологических особенностей организмов, он составляет от 12 до 75%. Основная часть ассимилированной биомассы расходуется на поддержание жизнедеятельности организмов и только сравнительно небольшая ее часть идет на построение тела и рост. Другими словами, большая часть вещества и энергии при переходе от одного трофического уровня к другому теряется, потому что к последующему потребителю попадает только та их часть, которая включилась в биомассу предыдущего трофического уровня. По подсчетам установлено, что теряется в среднем около 90%, и только 10% вещества и энергии переходит на каждом этапе пищевой цепи. Например:

Продуценты → консументы I → консументы II → консументы III

1000 кДж → 100 кДж → 10 кДж → 1 кДж

Эта закономерность была сформулирована как «закон 10%». Он гласит, что при переходе от одного звена к другому в пастбищной пищевой цепи передается лишь 10% вещества и энергии, а остальная часть расходуется предыдущим трофическим уровнем на поддержание жизнедеятельности. Если количество вещества или энергии на каждом трофическом уровне изобразить в виде диаграммы и расположить их друг над другом, то получится экологическая пирамида биомассы или энергии (рис. 13). Такая закономерность получила название «правило экологической пирамиды». Этому правилу подчиняется и численность организмов на трофических уровнях, поэтому можно построить экологическую пирамиду чисел (рис. 13).

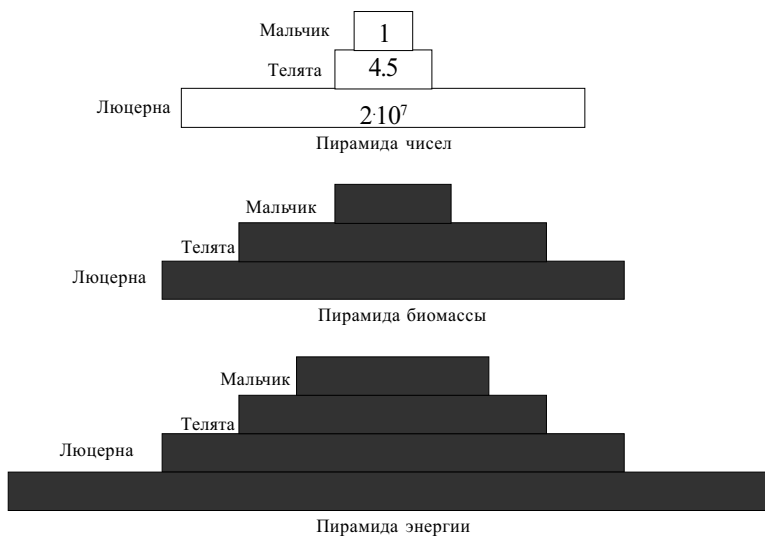


Рис. 13. Экологические пирамиды чисел, биомассы и энергии (по Ю.Одуму, 1975)

Таким образом, запас вещества и энергии, накопленный растениями в пастбищных пищевых цепях, быстро расходуется (выедается), поэтому пищевые цепи не могут быть длинными. Обычно они включают 4–5 звеньев, но не более 10-ти. На каждом трофическом уровне пастбищной пищевой цепи образуется отмершее органическое вещество и экскременты – детрит, от которого начинаются детритные цепи, или цепи разложения. В наземных экосистемах процесс разложения детрита включает три этапа:

1. Этап механического разрушения и частичного превращения в сахараиды. Он очень короткий – 3–4 года. Его осуществляют редуценты I порядка – макробиота (черви, личинки насекомых, землероющие млекопитающие и др.). На этом этапе потерь энергии практически не происходит.

2. Этап разрушения детрита до гуминовых кислот. Он продолжается 10–15 лет и пока слабо изучен. Его осуществляют редуценты II порядка – мезобиота (грибы, простейшие, микро-

организмы крупнее 0,1 мм). Гуминовые кислоты – это перегной, полуразрушенное органическое вещество, поэтому при их образовании происходит разрыв части химических связей и выделяется тепловая энергия, которая рассеивается в космическом пространстве.

3. Этап разрушения гуминовых кислот до неорганического вещества – биогенов. Он протекает очень медленно, особенно в нашей умеренной зоне (сотни и тысячи лет) и еще практически не изучен. Его осуществляют редуценты III порядка – микробиота (микроорганизмы меньше 0,1 мм). При разрушении гуминовых кислот происходит разрыв всех химических связей и выделяется большое количество тепловой энергии, которая теряется в космическом пространстве. Образующиеся в результате этого процесса биогены энергии не содержат, в дальнейшем они поглощаются продуцентами и опять вовлекаются в круговорот вещества.

Как видно из вышесказанного, на уровне редуцентов наблюдается задержка жизни, но так быть не должно. В почве есть запас гуминовых кислот, которые образовались очень давно, поэтому задержки жизни не происходит. В разных экосистемах скорость разрушения гуминовых кислот разная. Если она меньше, чем скорость их образования, то плодородие почвы повышается, если же наоборот, то оно снижается. Вот почему в умеренной зоне после разрушения биогеоценоза возможно длительное использование плодородия почвы. В тропиках плодородия почвы достаточно на 2–3 года, а затем она превращается в пустыню. Здесь разрушение гуминовых кислот идет быстро. Этому способствуют высокая температура, влажность и аэрация. В умеренной зоне в почве содержится до 55% углерода, а в тропиках – только до 25%. Вот почему нельзя вырубать тропические леса, чтобы предотвратить опустынивание планеты.

Таким образом, поток энергии, входящий в экосистему, далее разбивается как бы на два основных русла – пастбищное и детритное. В конце каждого из них энергия теряется безвозвратно, потому что растения в процессе фотосинтеза не могут использовать тепловую длинноволновую энергию.

Соотношение количества энергии, проходящей через пастбищные и детритные цепи, в разных типах экосистем разное. Потеря энергии в пищевых цепях может быть восполнена только за счет поступления новых порций. Это осуществляется за счет ассимиляции солнечной энергии растениями. Поэтому в экосистеме не может быть круговорота энергии, аналогично круговороту вещества. Экосистема функционирует только за счет направленного потока энергии – постоянного поступления ее в виде солнечного излучения, либо в виде готового органического вещества.

Биологическая продуктивность экосистем

Биологическая продуктивность – это скорость возобновления биомассы растений, животных и микроорганизмов, входящих в состав экосистемы. Она выражается количеством продукции за единицу времени. *Продукция* – это количество биомассы, образующейся на единице площади или в единице объема биотопа за определенный промежуток времени. Значит, биологическая продуктивность отражает количество биомассы, возобновляемой на единице площади или в единице объема биотопа за единицу времени. *Биомасса* – это масса всех живых организмов, обитающих на единице площади или в единице объема биотопа. Она выражается в единицах серого веса или веса сухого органического вещества. Биомасса биоценоза и его биологическая продуктивность могут очень сильно отличаться.

Общее количество биомассы, которая образуется продуцентами в процессе фотосинтеза, называется *валовая первичная продукция* (ВПП). Большая часть ее, которая идет на поддержание жизнедеятельности самих продуцентов, расходуется на этом трофическом уровне и называется *траты на дыхание I трофического уровня* (ТД_I). Та продукция, которая остается на этом уровне и может быть использована следующим трофическим уровнем, называется *чистая первичная продукция* (ЧПП). Однако она не вся потребляется консументами I порядка, и часть ее остается на I трофическом уровне в виде

неиспользованной продукции (НП_I). Потребляемая часть чистой первичной продукции называется *корм* (К_{II}). Далее корм подвергается перевариванию. Переваренная часть корма называется *ассимилированная продукция* II трофического уровня (АП_{II}), а непереваренные остатки – *экскременты* (Э_{II}). Большая часть ассимилированной продукции используется организмами на поддержание их жизнедеятельности (ТД_{II}), а остальная, которая идет на образование их биомассы, называется *вторичная продукция* II трофического уровня (ВтП_{II}). Часть этой продукции потребляется III трофическим уровнем в виде корма (К_{III}), а остальная часть остается в виде неиспользованной продукции (НП_{III}). С кормом на III трофическом уровне происходят те же превращения, что и на II трофическом уровне и т.д. Совокупность неиспользованных продукций на всех трофических уровнях экосистемы составляет чистую продукцию сообщества (ЧПС).

Процессы превращения продукции в экосистеме можно изобразить с помощью последовательности соответствующих уравнений:

1. ВПП = ТД_I + ЧПП;
2. ЧПП = НП_I + К_{II};
3. К_{II} = Э_{II} + АП_{II};
4. АП_{II} = ТД_{II} + ВтП_{II};
5. ВтП_{II} = НП_{II} + К_{III}; и т.д.;
6. ЧПС = НП_I + НП_{II} + ... + НП_n

Чистая продукция сообщества – это та часть продукции экосистемы, которая может быть использована в пределах самой экосистемы для развития или может быть изъята человеком для удовлетворения его потребностей без ущерба для экосистемы. В молодых экосистемах, где численность консументов еще невелика, запас чистой продукции сообщества большой и такие экосистемы можно вовлекать в хозяйственный оборот. В ходе сукцессии по мере усложнения сообщества количество чистой продукции сообщества постепенно снижается и на климаксовой стадии оно приближается к нулю. Вмешательство в такие равновесные экосистемы чревато нарушением пищевых связей между организмами и может привести к разрушению экосистемы.

Характеристика основных типов экосистем

В зависимости от условий существования биоценоза все экосистемы, существующие на планете Земля, подразделяются на три типа: 1) наземные; 2) пресноводные; 3) морские. Рассмотрим более подробно особенности каждого типа экосистем.

Наземные экосистемы. Наземные экосистемы характеризуются целым рядом отличительных особенностей среды обитания, которые можно свести к следующему:

1. В наземных экосистемах лимитирующим фактором является влажность. Она колеблется в довольно широких пределах и относится к непериодическим факторам. Продуценты тратят много воды на транспирацию, поэтому количество влаги в экосистеме является определяющим фактором для ее существования.

2. Температура также имеет значительные колебания и приводит к видовому разнообразию, но она играет меньшую лимитирующую роль, чем влажность, потому что изменяется периодически. Все организмы в ходе эволюции уже приспособились к тому уровню температуры, который существует в данных условиях. Размах колебаний температуры может быть большим, но он не выходит за пределы толерантности организмов.

3. Газовый состав атмосферы постоянен, поэтому концентрации кислорода и углекислого газа не являются лимитирующим фактором.

4. Воздух как среда обитания не может выполнять функцию опоры, потому что он очень разрежен. Опорой служит субстрат (почва).

5. Почва является не только опорой, но и практически единственным источником биогенов.

6. Суша в значительной степени прерывиста, поэтому разобщенность организмов велика. Островные экосистемы – пример наибольшей разобщенности. Прерывистость обусловлена присутствием гор, рек, озер и т.д.

Что касается характеристики организмов, населяющих наземные экосистемы, то основная часть их представлена высшими эволюционными группами: растения – голосемен-

ными и покрытосеменными; беспозвоночные животные – насекомыми (высшая таксономическая группа среди беспозвоночных); позвоночные животные – млекопитающими и птицами. Характерным является то, что в качестве самостоятельной, хорошо развитой подсистемы присутствует почва, которая представляет собой своеобразное тело на границе между живой и неживой природой. Она является не только продуктом жизнедеятельности живых организмов, но и сама содержит живые организмы.

Из-за большого разнообразия невозможно охарактеризовать все типы наземных экосистем и все жизненные формы организмов, их населяющие, поэтому мы будем первые рассматривать на уровне биомов, а вторые – на трофических уровнях.

Совокупность наземных экосистем, которые существуют в однородных ландшафтно-климатических условиях, называется *биомам*. Биомы имеются только на суше. Они, как правило, совпадают с геоботаническим разделением земной поверхности. Выделяют десять типов биомов: 1) арктическая и альпийская тундры; 2) северные хвойные леса; 3) листопадные леса умеренной зоны; 4) степи умеренной зоны; 5) тропические степи и саванны; 6) чаппарали и жестколистные леса; 7) пустыни; 8) полувечнозеленые сезонные тропические леса; 9) тропические дождевые леса; 10) тропические скребы. Каждый из них обладает своим специфическим комплексом экологических факторов и составом флоры и фауны.

Продуценты в наземных экосистемах характеризуются тем, что в основном представлены крупными сосудистыми растениями с хорошо выраженной древесиной. Большинство наземных продуцентов являются многолетними растениями с накопленной биомассой, поэтому общая биомасса продуцентов очень большая (99,2%) по сравнению с биомассой консументов (0,8%). Они в экосистемах выполняют две функции: 1) образование первичной продукции – роль, общая для всех типов экосистем; 2) принимают участие в формировании биотопа – дополнительная средообразующая роль. Участие в средообразовании заключается в том, что продуценты могут оказывать влияние на силу ряда экологических

факторов, а также сами являются средой обитания для некоторых организмов.

Консументы в наземных экосистемах характеризуются наибольшим экологическим разнообразием, потому что здесь очень разнообразные условия, а значит, много экологических ниш. Характерно то, что консументы I порядка представлены самыми крупными животными на нашей планете – оленями, антилопами, бизоны, зубры, лоси, домашние травоядные животные. В морских экосистемах крупными являются только сирены (5-6 м). Все консументы, кроме основной трофической функции, выполняют дополнительные функции. Насекомые являются опылителями растений. Многие животные принимают участие в распространении плодов и семян. Для этого у растений есть специальные приспособления – крючки, зацепки, яркая окраска плодов и т.д. Некоторые консументы выполняют средообразующую функцию, а без некоторых из них средообразующая функция продуцентов не проявляется. Так, в степных биотопах основная средообразующая роль принадлежит копытным. Без них наблюдается явление недовыпаса – когда дерн не разрыхляется, то семена не прорастают и идет деградация биоценоза. Когда их много, то наблюдается явление перевыпаса – появляются большие оголенные участки почвы, на которых поселяются сорняки и суслики, качество пастбища ухудшается, биоценоз разрушается.

Редуценты в наземных экосистемах представлены тремя порядками, описанными выше при характеристике функциональной структуры биоценоза. Все редуценты в основном существуют в почве.

Пресноводные экосистемы. Пресноводные экосистемы занимают наименьшую часть Земного шара по сравнению с другими экосистемами, однако их значение очень велико, потому что они являются единственным источником пресной воды, которая необходима не только для существования всего живого, но и для хозяйственной деятельности человека.

Особенности среды обитания в пресноводных экосистемах сводятся к следующему:

1. Влажность не является лимитирующим фактором.

2. Вода обладает высокой теплоемкостью, поэтому колебания температуры небольшие, и она не является лимитирующим фактором. Для повышения температуры 1 мл воды на 1 °С необходима 1 калория тепла, только аммиак и немногие другие вещества имеют более высокую теплоемкость.

3. Содержание кислорода и углекислого газа очень непостоянное и является лимитирующим фактором. При недостатке кислорода наблюдаются заморы. Они бывают зимние, когда нарушен контакт с воздухом, и летние, когда не происходит перемешивания воды из-за температурной стратификации. В зависимости от потребности в кислороде организмы пресноводных экосистем подразделяются на три группы: а) неустойчивые к пониженному содержанию кислорода – реофильные организмы, распространены в быстро текущих водоемах; б) устойчивые к пониженному содержанию кислорода организмы – организмы медленно текущих и стоячих водоемов; в) устойчивые к полному отсутствию кислорода – организмы, обитающие на дне.

4. Вода как среда обитания более плотная, чем воздух, поэтому может выполнять функцию опоры. Наибольшая плотность воды при температуре 4 °С, при более высокой и более низкой температуре вода расширяется и становится легче, плотность ее уменьшается. Некоторые организмы могут иметь удельный вес тела больший, равный или меньший, чем удельный вес воды. В зависимости от этого они занимают разное местоположение в экосистеме.

5. Источником биогенов является вода. Грунт утратил свое значение как источник биогенов. Он только может выполнять функцию опоры для некоторых организмов, особенно в прибрежных зонах. В последнее время содержание биогенов в пресноводных экосистемах очень возросло за счет того, что около 90% вносимых на сельскохозяйственные поля удобрений попадает в воду (антропогенная эвтрофикация).

6. Вода содержит низкие концентрации солей, и все организмы находятся в условиях борьбы с осмотическим давлени-

нием, поэтому они имеют приспособления для выведения излишков воды из организма.

7. Для пресноводных экосистем характерна высокая степень прерывистости.

Организмы, населяющие пресноводные экосистемы, представлены пятью жизненными формами: 1) бентос; 2) планктон; 3) нектон; 4) нейстон; 5) перифитон. Охарактеризуем их более подробно.

Бентос – это обитатели дна, удельный вес тела которых больше, чем удельный вес воды. Различают эпифауну, или поверхностный бентос, который представлен организмами, лежащими на дне или ползающими по его поверхности, и инфауну, представленную организмами, зарывающимися в грунт. Инфауна присутствует в тех экосистемах, где имеется илистое дно.

Планктон – это организмы, имеющие удельный вес тела, равный удельному весу воды, и ведущие пассивный образ жизни в толще воды. Противостоять течению они не могут. В зависимости от типа организмов различают фитопланктон (растения), зоопланктон (животные) и микропланктон (микроорганизмы), а в зависимости от размера особей планктон подразделяют на планктон-сетку, который вылавливается гидробиологической сеткой, и нанопланктон, который проходит через сетку и представлен микроскопическими организмами.

Нектон – это организмы, имеющие удельный вес тела, равный удельному весу воды, и ведущие активный образ жизни в толще воды. Он представлен насекомыми, рыбами, земноводными, млекопитающими. Организмы способны противостоять течению.

Нейстон – это организмы, имеющие удельный вес тела меньше удельного веса воды и использующие поверхностное натяжение воды в качестве субстрата. К ним относятся водомерки, жуки-плавунцы и другие организмы, живущие на поверхности воды.

Перифитон – это организмы обрастания. Они образуют сплошную пленку на поверхности живых и неживых объектов экосистемы. Среди них могут быть как растения, так и животные.

Все пресноводные экосистемы по характеру структуры подразделяют на три группы: 1) лентические, или стоячие; 2) лотические, или текучие; 3) болота.

Лентические экосистемы. Лентические экосистемы довольно молодые, почти все они образовались не ранее ледникового периода. К ним относятся озера, пруды, водохранилища. Характерной чертой лентических экосистем является четко выраженная горизонтальная зональность и вертикальная стратификация.

При достаточно большой глубине водоема горизонтальная зональность экосистемы представлена тремя зонами:

1 – литоральная, или прибрежная, зона, где 95% света доходит до дна (эффективная освещенность);

2 – лимническая зона, или зона открытой воды, она не имеет дна и берегов, нижней границей ее является глубина эффективной освещенности;

3 – профундальная зона, или зона вечной темноты, она имеет дно, но не имеет поверхности, продуценты здесь отсутствуют.

В литоральной зоне присутствуют все пять жизненных форм. Бентос представлен в основном моллюсками и в меньшей степени личинками беспозвоночных. Перифитон представлен преимущественно растительными организмами, нектон – рыбами, земноводными и млекопитающими, разнообразными по составу и богатыми по численности. Планктон в основном представлен зоопланктоном (ракообразные). Нейстон здесь наиболее богат и разнообразен в количественном и качественном отношении.

Лимническая зона бедна, в ней отсутствуют бентос и перифитон. Планктон представлен в основном фитопланктоном, нектон – рыбами, нейстон – микроорганизмами.

Профундальная зона несколько богаче по сравнению с лимнической. В ней отсутствуют нейстон и перифитон. Планктон не содержит фитопланктона. Нектон достаточно богат и представлен в основном рыбами. Бентос наиболее богат и разнообразен в этой зоне.

Вертикальная стратификация бывает двух видов: температурная и световая. Температурная стратификация обус-

ловлена разницей температур между верхним и нижним слоями воды зимой и летом. Верхний слой воды называется эпилимнион, а нижний – гиполимнион. Между ними находится зона термоклина, которая препятствует перемешиванию воды и обмену веществами, в результате чего запас кислорода в гиполимнионе и биогенов в эпилимнионе исчерпывается, и наблюдаются зимние и летние заморы. Весной и осенью, когда разница температур между верхним и нижним слоями воды незначительная, происходит перемешивание воды, и заморы не наблюдаются. Световая стратификация обусловлена разной степенью освещенности верхнего и нижнего слоев воды, в результате чего различают эуфотический слой, который просвечивается, и афотический слой, куда свет не проникает.

Лотические экосистемы. К лотическим экосистемам относятся реки, ручьи, родники. Они отличаются от лентических экосистем выраженным течением, большим обменом между сушей и водой, в связи с чем реки – более открытые экосистемы с гетеротрофным типом метаболизма, особенно если река небольшая. Концентрация кислорода в них выше и он распределен более равномерно. Слабо выражена или почти совсем отсутствует температурная стратификация, за исключением больших, медленно текущих рек. Световая стратификация имеет аналогичный с лентическими экосистемами характер.

Горизонтальная зональность в лотических экосистемах представлена двумя зонами: 1) перекаты – это участки с узкими берегами, довольно быстрым течением и неглубоким каменистым дном; 2) плесы – это участки с широкими берегами, медленным течением и глубоким илистым дном.

В зоне переката нейстон и перифитон отсутствуют, планктон представлен слабо, из бентоса имеется только эпифауна со специфическими приспособлениями для закрепления на дне, наиболее богатым является нектон, есть рыбы, которые могут жить только в этой зоне, так как она наиболее богата кислородом. В зоне плеса представлены все пять жизненных форм, их состав почти не отличается от лентических экосистем.

Болота. Болота – это участки, которые хотя бы часть года покрыты пресной водой и где уровень воды колеблется по сезонам или от года к году, т.е. наблюдается гидропериодичность. Это очень открытые экосистемы, и в зависимости от степени связи с другими водными экосистемами их подразделяют на три типа:

1. Речные болота – располагаются в заливных долинах и связаны с реками.

2. Озерные болота – связаны с озерами, прудами.

3. Собственно болота – существуют за счет высокого подъема уровня грунтовых вод, бывают верховые и низовые.

Хотя болота занимают только около 2% поверхности Земли, они удерживают от 10 до 14% углерода, некоторые до 20%, а торфяные еще больше. Их осушение и использование способствует поступлению в атмосферу большого количества углекислого газа, что усугубляет проблему парникового эффекта. Несмотря на малую площадь, болота благодаря аэробно-анаэробной стратификации играют важную роль в биосферных круговоротах азота, серы, фосфора и углерода. В 70-е годы была выявлена скрытая ценность болот, и сейчас принимаются меры по их охране.

Морские экосистемы. Морские экосистемы составляют большую часть биосферы, они занимают 70% поверхности Земли и имеют следующие особенности среды обитания:

1. Морские экосистемы имеют очень большие глубины, но при этом абиогенных зон нет, на самом глубоком дне существует жизнь.

2. В морях и океанах происходит постоянная циркуляция воды. Разница температур на полюсах и экваторе порождает мощные ветры, которые дуют на протяжении года в одном направлении. В результате одновременного действия этих ветров и вращения Земли вокруг своей оси образуются экваториальные течения на восток и запад, и прибрежные течения на север и на юг. Есть теплые течения – Гольфстрим, Североатлантическое и др. и холодные – Калифорнийское и др. Кроме поверхностных течений, есть и глубинные течения. В результате этого перемешивание воды в море настолько эф-

фективное, что недостаток кислорода наблюдается очень редко и он не является лимитирующим фактором.

3. Вода в морских экосистемах имеет очень высокую соленость (до 35‰), поэтому организмы имеют различные приспособления для борьбы с потерей воды.

4. В морских экосистемах постоянно наблюдаются приливы и отливы, вызываемые притяжением Луны и Солнца. Высота прилива может достигать 3–12 м. Приливы повторяются через каждые 12,5 часа. Если силы притяжения Луны и Солнца суммируются, то наблюдается максимальный, или сизигиальный, прилив. Если эти силы направлены в разные стороны, то имеет место минимальный или квадратурный прилив. Он и повторяются через каждые две недели.

5. Вода в морских экосистемах имеет более высокую плотность по сравнению с пресноводными экосистемами и выполняет функцию опоры, одновременно для донных организмов опорой служит субстрат.

6. В морской воде очень малая концентрация биогенов, поэтому жизнь бедна и на единицу объема приходится очень мало первичной продукции. В нижних слоях биогенов больше, но автотрофов там нет и использовать их некому. Однако там, где ветры постоянно дуют с суши, они отгоняют поверхностную воду в открытое море и на поверхность поднимаются глубинные воды, богатые биогенами. В этих местах наблюдаются «вспышки» жизни. А само явление получило название апвеллинг (путешествие вверх). Самая большая зона апвеллинга возле берегов Южной Америки, имеются зоны также возле берегов Юго-Западной и Северо-Западной Африки. Эти зоны очень продуктивные.

7. Морские экосистемы непрерывны, все моря и океаны соединены между собой. Однако, перемещению организмов часто мешают температурные, солевые, глубинные и другие барьеры.

Морские экосистемы характеризуются горизонтальной зональностью и вертикальной стратификацией. Горизонтальная зональность отмечается для дна и воды (рис. 14).

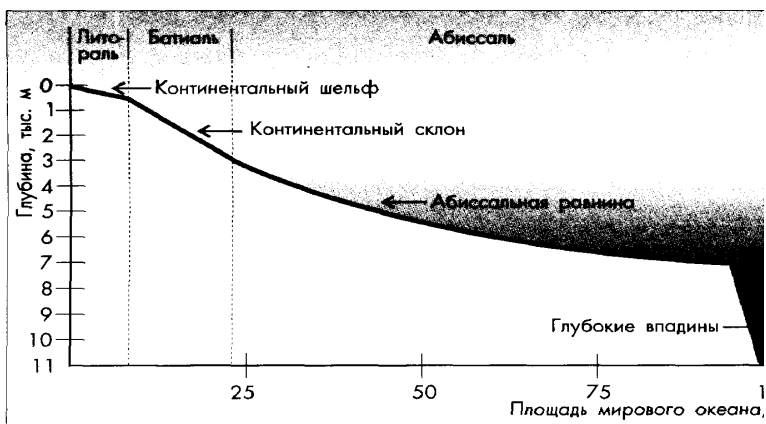


Рис. 14. Горизонтальная зональность в морских экосистемах (по Л. Цветковой, 1999)

Вертикальная стратификация представлена световой стратификацией, обусловленной глубиной проникновения солнечного излучения, и включает две зоны: 1) эуфотическая зона, или зона первичного продуцирования (от 30 до 200 м); 2) афотическая зона, куда свет не проникает.

В морских экосистемах обитают только три жизненные формы организмов: 1) планктон; 2) бентос; 3) нектон.

В неритической зоне (литораль) очень большое разнообразие жизни, большее, чем в тропических дождевых лесах. Планктон присутствует в виде *галопланктона* – постоянная форма, когда на протяжении всего жизненного цикла организм находится в данной жизненной форме, и *меропланктона* – временная форма, когда в данной жизненной форме организм проходит только определенную стадию своего жизненного цикла. Очень хорошо представлен также и бентос, как эпифауна, так и инфауна. Весьма большое разнообразие отмечается и для нектона, почти все промысловое рыболовство сконцентрировано в неритической зоне.

В пелагиальной зоне (батталь, абиссаль) мало биогенов и поэтому разнообразие жизни здесь значительно беднее. Долго считалось, что основным источником первичной про-

дукции здесь является планктон-сетка, а сейчас выяснилось, что это нанопланктон. В этой зоне присутствует только га-лопланктон. Нектон довольно разнообразен. Он имеет различные приспособления для добывания пищи. Те организмы, которые питаются мелкой пищей, обладают цедильным аппаратом и могут профильтровывать большие объемы воды, вылавливая добычу. Многие рыбы имеют приспособления для привлечения добычи. Например, рыба-лампа светится в темноте, у рыбы-ангела светятся кончики плавников. У некоторых рыб очень большой рот (рыба-гадюка) и они могут проглатывать добычу крупнее себя.

Лиманы. Промежуточное положение между морскими и пресноводными экосистемами занимают лиманы. Лиманы – это полузамкнутые прибрежные водоемы, соединенные с открытым морем, но морская вода в них заметно опреснена за счет материкового стока.

С точки зрения геоморфологии различают пять типов лиманов:

1. Лиманы в затопленных речных долинах. Они наиболее распространены вдоль береговой линии.

2. Лиманы типа фиордов. Это глубокие U-образные выемки берега, образовавшиеся в результате вклинивания ледника в сушу. Примером могут служить фиорды Норвегии и Аляски.

3. Лиманы, ограниченные мелями или барьерными островами, разделенными проливами, благодаря которым сохраняется связь с морем. Они образовались за счет береговых отложений или береговых дюн в связи с повышением уровня моря (побережье Мексиканского залива).

4. Лиманы, образованные тектоническими процессами в результате геологических сдвигов или локальных опусканий суши (залив Сан-Франциско).

5. Лиманы речных дельт, которые образовались в устьях больших рек (Нил, Миссисипи). В них часто наблюдается солевая стратификация, когда более плотная морская соленая вода находится внизу, а речная пресная – сверху. Это имеет место, когда речной сток превышает прилив. А когда они урав-

новешены, то за счет турбулентности происходит перемешивание и образуется слабосоленый лиман.

Лиманы характеризуются рядом важных свойств. Во-первых, они обычно очень продуктивны за счет биогенов, которые попадают сюда во время приливов. Во-вторых, в них круглый год идет образование первичной продукции за счет продуцентов трех типов: 1) макрофиты; 2) фитобентос; 3) фитопланктон. В-третьих, лиманы служат местом откорма многочисленных морских промысловых видов рыб, животных и птиц. В связи с этим лиманы играют большую роль в биосфере и поэтому их нельзя нарушать.

ГЛАВА V. УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ (ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ)

Биосфера и ее границы. Функции живого вещества

Самым высоким уровнем организации жизни на планете Земля является биосфера. Этот термин был введен в 1875 году. Впервые его использовал австрийский геолог Э.Зюсс. Однако учение о биосфере как биологической системе появилось в 20-е годы нынешнего столетия, автором его является советский ученый В.И.Вернадский. *Биосфера* – это та оболочка Земли, в которой существовали и существуют живые организмы и в образовании которой они играли и играют основную роль. Биосфера имеет свои границы, обусловленные распространением жизни. В.И.Вернадский в биосфере выделял три сферы жизни:

1. *Атмосфера* – это газообразная оболочка Земли. Она не вся заселена жизнью, ее распространению препятствует ультрафиолетовая радиация. Граница биосферы в атмосфере находится на высоте примерно 25–27 км, где располагается озоновый слой, поглощающий около 99% ультрафиолетовых лучей. Наиболее заселенным является приземный слой атмосферы (1–1,5 км, а в горах до 6 км над уровнем моря).

2. *Литосфера* – это твердая оболочка Земли. Она также заселена живыми организмами не полностью. Распростране-

ние жизни здесь ограничено температурой, которая постепенно возрастает с глубиной и при достижении 100°C вызывает переход воды из жидкого в газообразное состояние. Максимальная глубина, на которой обнаружены живые организмы в литосфере, составляет 4 – 4,5 км. Это и есть граница биосферы в литосфере.

3. *Гидросфера* – это жидкая оболочка Земли. Она заселена жизнью полностью. Границу биосферы в гидросфере Вернадский проводил ниже океанического дна, потому что дно – это продукт жизнедеятельности живых организмов.

Биосфера представляет собой гигантскую биологическую систему, включающую огромное разнообразие составляющих компонентов, охарактеризовать которые по отдельности крайне трудно. Вернадский предложил все, что входит в состав биосферы, объединить в группы в зависимости от характера происхождения вещества. Он выделял семь групп вещества: 1) *живое вещество* – это совокупность всех продуцентов, консументов и редуцентов, населяющих биосферу; 2) *косное вещество* – это совокупность веществ, в образовании которых живые организмы не участвовали, это вещество образовалось до появления жизни на Земле (горные, скалистые породы, вулканические извержения); 3) *биогенное вещество* – это совокупность веществ, которые образованы самими организмами или являются продуктами их жизнедеятельности (каменный уголь, нефть, известняк, торф и другие полезные ископаемые); 4) *биокосное вещество* – это вещество, которое представляет собой систему динамического равновесия между живым и косным веществом (почва, кора выветривания); 5) *радиоактивное вещество* – это совокупность всех изотопных элементов, находящихся в состоянии радиоактивного распада; 6) *вещество рассеянных атомов* – это совокупность всех элементов, находящихся в атомарном состоянии и не входящих в состав никакого другого вещества; 7) *космическое вещество* – это совокупность веществ, попадающих в биосферу из космоса и имеющих космическое происхождение (метеориты, космическая пыль).

Вернадский считал, что главную преобразующую роль в биосфере играет живое вещество. Оно выполняет пять основных биосферных функций: 1) *энергетическая функция* – это способность живых организмов поглощать солнечную энергию, превращать ее в энергию химических связей и передавать по пищевым цепям. Благодаря этой функции постоянно идет восполнение потерь энергии в экосистемах и поддержание жизни в биосфере; 2) *газовая функция* – это способность живых организмов поддерживать постоянство газового состава биосферы в результате сбалансированности фотосинтеза и дыхания. 3) *концентрационная функция* – это способность живых организмов накапливать в своем теле определенные элементы окружающей среды, благодаря чему произошло перераспределение элементов в пределах биосферы и образовались полезные ископаемые; 4) *окислительно-восстановительная функция* – это способность живых организмов в ходе биохимических реакций изменять степень окисления элементов и создавать, таким образом, разнообразие соединений в природе, необходимое для поддержания разнообразия жизни в биосфере; 5) *деструктивная функция* – это способность живых организмов разлагать отмершее органическое вещество до биогенов, поглощаемых продуцентами, благодаря чему осуществляется круговорот вещества в биосфере, и жизнь может существовать бесконечно долго без поступления вещества из космоса.

Биогеохимические круговороты вещества в биосфере

Чтобы биосфера не переставала существовать и чтобы не прекращалось ее развитие, на Земле постоянно должен осуществляться круговорот биологически важных веществ. Это значит, что после использования они должны снова переходить в форму, пригодную для усвоения другими организмами. Этот переход биологически важных элементов от звена к звену, который осуществляется в масштабах всей планеты при определенных затратах энергии, источником которой является Солнце, называется геологическим, или большим, круговоротом.

После появления живого вещества на основе геологического круговорота образовался круговорот органического вещества, который называется биологическим, или малым, круговоротом. По мере развития живой материи из геологического круговорота изымалось все больше элементов, которые включались в непрекращающийся биологический круговорот, являющийся основой жизни. Одни элементы необходимы организмам в большом количестве, другие – в меньшем, а некоторых элементов требуется очень мало. Поэтому элементы, которые включаются в биологический круговорот, подразделяются на макро-, микро- и ультрамикрорэлементы. Однако живое вещество в биологическом круговороте превращается в неживое, а оно в свою очередь под влиянием редуцентов превращается в неорганическое вещество, которое дальше может либо снова включаться в биологический круговорот, либо выходить из него и включаться в геологический круговорот. В свою очередь элементы из геологического круговорота могут поглощаться организмами и вовлекаться в биологический круговорот. Поскольку биологический круговорот связан с геологическим, то логично рассматривать их как единое целое, как биогеохимический круговорот элементов.

При рассмотрении биогеохимического круговорота любого вещества необходимо выделять две части запаса этого вещества: 1) *обменный фонд* – это часть элемента, которая находится в круговороте, он составляет незначительную часть общего объема элемента; 2) *резервный фонд* – это часть элемента, которая не циркулирует и пока что не будет циркулировать, однако может быть при необходимости включена в круговорот. Резервные фонды отличаются по степени подвижности и легкости вовлечения в круговорот. Различают газообразный резервный фонд, который находится в атмосфере и является наиболее подвижным и доступным (N, O, C), и осадочный резервный фонд, который находится в литосфере или гидросфере и труднее включается в обменный фонд по двум причинам: 1) он предварительно должен быть переведен в водорастворимое состояние, чтобы живые организмы могли его ассимили-

ровать; 2) он доступен не везде одинаково, потому что может находиться под землей на разной глубине.

Рассмотрим примеры биогеохимических круговоротов веществ с газообразным (N, C) и осадочным (P, H₂O) фондами.

Биогеохимический круговорот азота. Азот имеет газообразный резервный фонд, который находится в атмосфере. Между резервным и обменным фондами постоянно осуществляется обмен элементов и обеспечивается непрерывная связь (рис. 15).

Из резервного фонда азот включается в обменный фонд тремя путями:

1. *Атмосферная фиксация.* Под действием атмосферных электрических разрядов часть азота взаимодействует с кислородом с образованием оксида и диоксида азота, которые растворяются в водяных парах и в виде азотистой и азотной кислот попадают в почву. В почве образуются нитраты, которые поглощаются растениями и включаются в биологический круговорот.

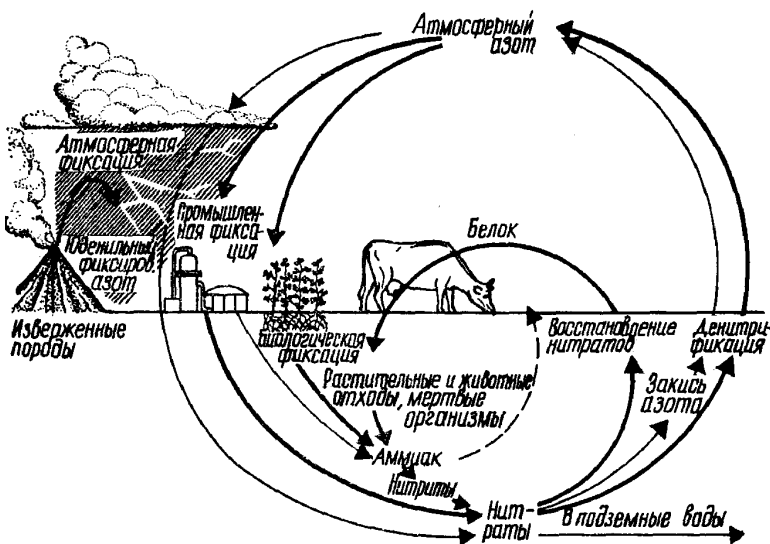


Рис. 15. Биогеохимический круговорот азота (по В. Радкевичу, 1997)

2. *Биологическая фиксация.* В основном азот из резервного фонда вовлекается в обменный фонд азотфиксирующими бактериями, которые переводят его в доступные для растений формы.

3. *Промышленная фиксация.* С наступлением промышленной революции человек научился с помощью техники превращать газообразный азот в минеральные азотные удобрения, которые после внесения в почву усваиваются растениями в аммиачной и нитратной форме.

Пополнение резервного фонда из обменного фонда происходит путем денитрификации, которую осуществляют денитрифицирующие бактерии. Часть азота из обменного фонда смывается с поверхностным стоком в море, где он включается в морские организмы или мелководные отложения. Часть его через живые организмы возвращается в биологический круговорот, а часть переходит в глубоководные отложения – это полные и окончательные потери элемента.

После наступления техногенной эры сельское хозяйство стало широко использовать технику для обработки почвы, а это привело к усилению поверхностного стока и увеличению выноса азота. За счет улучшения аэрации усилился процесс денитрификации. В то же время, за последние 100 лет биологическая фиксация снизилась в 20–30 раз. Все это привело к обеднению обменного фонда и для его пополнения человек вынужден вносить минеральные удобрения или на больших площадях выращивать азотфиксирующие бобовые растения. Однако примерно 1/10 часть искусственно внесенного азота используется растениями, а остальная часть с поверхностным стоком и грунтовыми водами переходит в морские отложения. При этом имеет место эвтрофикация пресноводных экосистем, что ведет к их деградации. Таким образом, в результате антропогенного влияния происходит перекачивание азота из резервного фонда в обменный, а из него – в глубоководные отложения. То есть происходит постепенное выведение азота из круговорота.

Биогеохимический круговорот углерода. Углерод имеет газообразный резервный фонд. Сейчас в атмосфере содержание углекислого газа составляет 0,032%, а в начале века этот

показатель был равен 0,029%. За 100 лет изменение его составило всего 0,003%, однако это привело к заметному проявлению «парникового эффекта»: среднегодовая температура повысилась на 0,5 °С, а уровень Мирового океана поднялся на 15 см. Если среднегодовая температура повысится на 3 – 4 °С, произойдет таяние вечных льдов, и уровень Мирового океана поднимется на 50 – 60 см, что приведет к затоплению значительной части суши. По подсчетам ученых, это может наступить менее чем через 100 лет, если сохранится нынешняя тенденция увеличения содержания углекислого газа в атмосфере. Потепление климата и возврат к третичному периоду были бы благоприятны для человека как биологического существа, но с точки зрения человека как социального существа – это катастрофа. После образования планеты уровень углекислого газа в атмосфере был высокий. После появления растений углекислый газ начал ассимилироваться, и когда суша стала заселяться высшими растениями, уровень углекислого газа начал снижаться и составил 0,1–0,4%. Эта эпоха характеризовалась теплым, влажным климатом и очень высокой продуктивностью растений, что привело к еще более значительному снижению уровня углекислого газа (0,010 – 0,015%) и наступлению ледникового периода. Сейчас наблюдается обратная тенденция. Причины повышения концентрации углекислого газа в атмосфере можно выяснить, рассмотрев особенности его биогеохимического круговорота (рис. 16).

Между атмосферой и Мировым океаном постоянно происходит карбонатный обмен. Океан обладает буферной емкостью, поэтому может удерживать углекислый газ. Этот процесс сбалансирован. При вулканической деятельности процесс выделения и поглощения углекислого газа также сбалансирован. Между сушей и атмосферой наблюдается баланс углекислого газа. Те изменения содержания углекислого газа в атмосфере, которые имели место в истории планеты, можно объяснить разной буферной емкостью водной среды или продуктивностью растений, их ассимиляционной активностью.

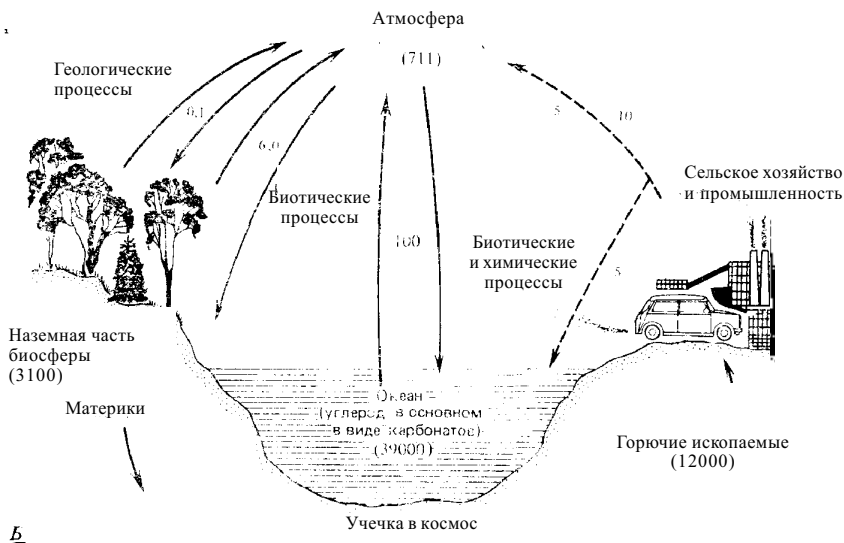


Рис. 16. Биогеохимический круговорот углерода (по Ю. Одуму, 1986)

В настоящее время к этим природным процессам добавилось еще антропогенное влияние за счет промышленности, в результате деятельности которой ежегодно выделяется 6 – 8 млрд т углекислого газа, и сельского хозяйства, дающего ежегодно 2–3 млрд. т. CO_2 . В связи с этим его содержание в атмосфере возрастает не линейно, а экспоненциально. Наибольший вклад в этот процесс вносят энергетика и транспорт. Процесс потепления климата протекал бы более ощутимо, если бы он не сдерживался пылевым загрязнением биосферы, в результате которого снижается прозрачность атмосферы, а значит, уменьшается количество поступающей на планету солнечной энергии. Таким образом, под действием человека ранее накопленный в виде полезных ископаемых углерод переводится в углекислый газ, который пополняет резервный фонд углерода в атмосфере.

Биогеохимический круговорот фосфора. Фосфор имеет осадочный резервный фонд, представленный фосфорсодержащими горными породами. В природных условиях пополнение обменного фонда за счет резервного происходит в ре-

обще выводиться из биогеохимического круговорота. Это привело к обеднению обменного фонда. Чтобы исправить ситуацию, человек начал добывать фосфорсодержащие породы, получать из них фосфорные удобрения и вносить их в почву, что, как и в случае с азотом, привело к эвтрофикации поверхностного стока. Таким образом, человек осуществляет перекачивание фосфора из резервного фонда в обменный и в дальнейшем его выведение из круговорота.

Биогеохимический круговорот воды. Некоторые элементы свою планетарную роль выполняют в виде соединений, так, например, водород в виде воды. Вода в биосфере играет очень важную роль – это основной компонент биосферы, она входит в состав живого вещества, участвует в процессе транспирации, является средой для растворения практически всех элементов при осуществлении их круговоротов. Вода имеет как газообразный резервный фонд (водяные пары в атмосфере), так и осадочный (жидкая вода и вечные льды) (рис. 18).

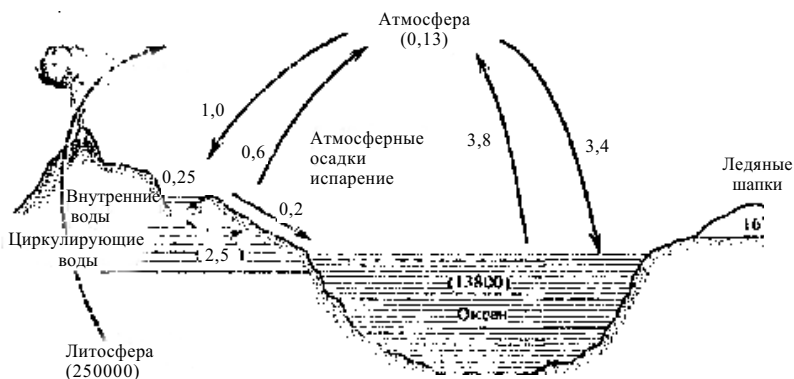


Рис. 18. Биогеохимический круговорот воды (по Ю. Одуму, 1986)

Запасы воды представлены в геограммах (1 геограмм = $1 \cdot 10^{20}$ г). В море воды испаряется больше, чем выпадает с осадками (-0,4 геограмма). Этот недостаток компенсируется

за счет поверхностного (+0,2 геограмма) и глубинного (+0,2 геограмма) стоков, благодаря тому, что на суше осадки преобладают над испарением (+0,4 геограмма). Эти процессы сбалансированы. Поверхностный и подземный стоки по дороге выполняют большую работу по миграции элементов. Кроме того, подземный сток осуществляет выщелачивание элементов из осадочных резервных фондов и пополнение их обменных фондов. В связи с деятельностью человека поверхностный сток усилился, в результате усилилась миграция всех элементов, увеличился их смыв, что привело к эвтрофикации поверхностных водоемов и выведению элементов из обменного фонда. Подземный сток наоборот сократился, что привело к уменьшению количества грунтовых вод, в результате чего процесс выщелачивания ослабился, и снизилось пополнение обменного фонда целого ряда элементов. Таким образом, человек своей деятельностью нарушил баланс между поверхностным и подземным стоком, что отрицательно сказывается на биогеохимических круговоротах элементов и может привести к нарушению равновесия в биосфере.

Рекомендуемая литература

1. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. В 2-х т. – М.: Мир, 1989.
2. Войткевич Г., Вронский В. Основы учения о биосфере. – Ростов-на-Дону: Феникс, 1996.
3. Вронский В. Прикладная экология. – Ростов-на-Дону: Феникс, 1996.
4. Дажо Р. Основы экологии. – М.: Прогресс, 1975.
5. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988.
6. Дре Ф. Экология. – М.: Атомиздат, 1976.
7. Небел Б. Наука об окружающей среде. Как устроен мир. В 2-х т. – М.: Мир, 1993.
8. Одум Ю. – Основы экологии. – М.: Мир, 1975.
9. Одум Ю. Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1986.
10. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981.
11. Радкевич В. Экология. – Мн.: Вышэйшая школа, 1997.
12. Рамад Ф. Основы прикладной экологии. – Л.: Гидрометеиздат, 1981.
13. Реймерс Н. Природопользование. – М.: Мысль, 1990.
14. Реймерс Н. Экология. – М.: Россия молодая, 1994.
15. Стадницкий Г., Радионов А. Экология. – СПб.: Химия, 1996.
16. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980.
17. Цветкова Л., Алексеев М., Усанов Б. И. др. Экология. – М.: Изд-во АСБ; СПб.: Химиздат, 1999.
18. Чернова Н., Былова А. Экология. – М.: Просвещение, 1988.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
Введение	
Экология как наука, ее предмет, задачи, цели и методы.....	4
История развития экологии.....	6
Глава I. Факториальная экология (аутэкология).....	10
Понятие о среде. Факторы среды и их классификация.....	10
Закономерности взаимодействия организма со средой... ..	15
Комплексное воздействие факторов среды на организм.....	19
Концепция лимитирующих факторов.....	22
Глава II. Учение о популяциях (демэкология).....	25
Понятие о популяции. Популяционная структура вида.....	25
Унитарные и модулярные организмы.....	28
Характеристика свойств популяции.....	31
Динамика численности популяций и ее регуляция.....	50
Глава III. Учение о сообществах (синэкология).....	57
Типы межвидовых взаимоотношений.....	54
Биоценоз и его структура.....	62
Динамика биоценозов.....	72
Глава IV. Учение об экосистемах (биогеоценология).....	79
Трансформация вещества и энергии в экосистеме.....	79
Биологическая продуктивность экосистем.....	85
Характеристика основных типов экосистем.....	87
Глава V. Учение о биосфере (глобальная экология).....	98
Биосфера и ее границы. Функции живого вещества.....	98
Биогеохимические круговороты вещества в биосфере....	100
Рекомендуемая литература.....	109

Для заметок

Учебное издание

Маглыш Сабина Степановна

Общая экология

Учебное пособие
для студентов специальности
Н. 06. 01.00 – Экология

Редактор Н.Н.Красницкая
Компьютерная верстка: С.С.Маглыш

Сдано в набор 08.01.2001. Подписано в печать 13.03.2001.
Формат 60x84/16. Бумага офсетная №1 .
Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Усл.печ.л. 6,51. Уч.-изд.л. 6,16.
Тираж 300 экз. Заказ .

Налоговая льгота — Общегосударственный классификатор
Республики Беларусь ОКРБ 007-98, ч.1, 22.11.20.600.

Учреждение образования
«Гродненский государственный университет
имени Янки Купалы».
ЛВ №96 от 02.12.97 г.
Ул. Ожешко, 22, 230023, Гродно.

Отпечатано на технике издательского отдела Учреждения образования
«Гродненский государственный университет имени Янки Купалы».
ЛП №111 от 29.12.97 г.
Ул. Ожешко, 22, 230023, Гродно.