

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

М. Г. Сергеев

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ

Часть 1

Учебное пособие

Новосибирск
2005

УДК 574

ББК 20.1
С32

Сергеев М. Г. Основы экологии: Учеб. пособие /
Новосиб. гос. ун-т. Новосибирск, 2005. Ч. 1. 110 с.

ISBN 5-94356-317-2

В учебном пособии вводится представление об экологии как науке, основными объектами которой являются экологические системы разных типов. Дается краткая характеристика истории экологических идей. Обсуждаются взаимоотношения организма и среды. Формируется представление о популяциях. Рассматриваются особенности организации, функционирования и динамики экосистем — от локальных до биосферы.

Предназначено для студентов небиологических специальностей, изучающих основы экологии.

Рецензент
д-р. биол. наук, проф. В. Г. Мордкович

ISBN 5-94356-317-2

© Новосибирский государственный
университет, 2005
© М. Г. Сергеев, 2005

Предисловие

Еще несколько десятилетий тому назад экология была уделом ученых, главным образом биологов. Курсы экологии читались почти исключительно на биологических факультетах, а специалистов-экологов готовили в немногих вузах.

В последней четверти XX в. ситуация резко изменилась. Слово «экология» стало модным, его употребляют и политики, и домохозяйки, однако во многих случаях этот термин используют совершенно напрасно и абсолютно неуместно, в лучшем случае в качестве замены «охраны природы», а в худшем — как характеристику состояния окружающей среды (например, весьма обычная в средствах массовой информации и в устах общественных деятелей фраза «плохая экология» обычно означает высокую степень загрязнения). Недаром Н. Ф. Реймерс писал: «Все стали “экологами”. Такого взрыва профанации знания не было в истории человечества. ... Доминанта проблем в экологии столь ярка, что мало кто осознает печальный факт отсутствия в ней профессионального костяка — фундаментального экологического знания и его носителей. Утерян даже смысл структуры экологического цикла наук. Раз все “экологи”, то и почти всё стали называть “экологией”, в том числе ... и охрану природы, и охрану окружающей человека среды» [Реймерс, 1992, с. 13].

Между тем экология — это наука. Еще в 1866 г. в своем фундаментальном труде «Всеобщая морфология» Э. Геккель, введший в научный оборот это название, писал: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все “условия существования”» [Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 286]. Это определение, до сих пор с незначительными модификациями используемое многими экологами, во-первых, явно *биоцентристское*, т. е. в качестве основного объекта выступают живые существа, а во-вторых, в нем обозначена принципиально важная системность экологии, т. е. ее направленность на исследование сложных систем взаимоотношений “организмов с окружающей средой”.

Развитие экологии (особенно в XX в.) привело не только к накоплению огромных и разнообразных массивов данных, но и

к ее выходу за пределы биологии. Сейчас можно говорить о том, что экология — это наука об экологических системах (в широком смысле), в которых одинаково важны не только биологические, но и небιологические компоненты [Круть, Забелин, 1988]. Конечно, это не единственное современное определение экологии (общей очерк ситуации дан Н. Ф. Реймерсом, 1990, 1994), поскольку процесс ее становления в качестве самостоятельной науки еще далек от завершения. Несомненно, разнοбой в определениях объекта и предмета науки вызывает затруднения не только у начинающих изучать экологию, но и у специалистов. Однако такое положение не должно препятствовать знакомству с основами экологии и ее приложениями.

Главная цель данного пособия — сформировать у читателей (в первую очередь студентов), не имеющих специального биологического и(или) экологического образования, представление об экологии как науке, ввести их в круг вопросов, связанных с главными экологическими законами и закономерностями, показать место экологии в решении проблем, стоящих перед человечеством.

Автор будет признателен всем заинтересованным лицам за предложения и критические замечания, которые можно направлять по адресу: кафедра общей биологии и экологии, Новосибирский государственный университет, ул. Пирогова, 2, Новосибирск, 630090, Россия.

Электронная почта: mgs@fen.nsu.ru

Телефон и факс: (383)3397564.

Кроме того, автор надеется на скорейшее размещение учебного пособия в электронном виде на веб-узле факультета естественных наук НГУ (<http://fen.nsu.ru>).

Выражаем благодарность ФЦП «Интеграция» (проекты 274, 275 и Э0415), в рамках которой частично выполнялся данный проект.

Глава 1. Экология: Прошлое и настоящее

1.1. Экология: реальность и мифы

Популярность слова «экология», его широкое использование политиками, бизнесменами и средствами массовой информации, в том числе на международном уровне, способствовали формированию определенных мифов. Так, нередко всю экологию пытаются свести к проблеме загрязнения окружающей среды выбросами химических соединений. Вошли в оборот, причем иногда, к сожалению, достаточно широкий, такие странные сочетания, как «экология культуры», «экология языка», «экология духа» и т. п. Экологами в нашей стране особенно любят называть не исследователей, решающих проблемы этой науки, а людей, отстаивающих права природы, борющихся теми или иными способами с разрушением природных экосистем и с сокращением биоразнообразия, причем даже не профессионалов в этой области, а любителей-добровольцев (в хорошем смысле этого слова).

Нередко к созданию мифов причастны и сами экологи. Так, до сих пор непонятны до конца закономерности изменения озонового слоя атмосферы, причины современных климатических перестроек, долговременные последствия реализации многих крупных проектов (например, строительства плотин на реках, каналов, распространения трансгенных растений и т. п.). Однако копий в сражениях уже сломано не мало. В действительности же в большинстве случаев уровень наших знаний таков, что мы не можем дать ответы на поставленные вопросы, когда речь идет о долговременных изменениях, особенно в пределах всей биосферы, т. е. оболочки Земли, заселенной живыми существами. Для решения таких проблем необходимы целенаправленные и координированные усилия больших коллективов исследователей и, естественно, достаточное финансирование.

Вместе с тем сейчас мы имеем очень интересные и показательные (в том числе с экономической точки зрения) реальные результаты. Так, группа исследователей [Costanza et al., 1997] попыталась оценить значимость природных экосистем в

денежном выражении. При этом в первую очередь учитывались затраты на компенсацию утраченных функций экосистем (обеспечение продовольствием, регулирование круговорота воды и климата, рекреационное использование и т. п.). Такая оценка для тропических лесов составляет 2007 дол. США/га в год, для лесов умеренного пояса — 302, для степей — 232, для болот и пойменных экосистем — 19 580 дол. В последнем случае наиболее значима компенсация роли водно-болотных угодий в водоснабжении и регуляции нарушений (почти 15 000 дол.). Общая денежная оценка для всех наземных экосистем — $12\,319 \times 10^9$ дол. США/год.

Не менее показательны результаты реализации некоторых конкретных проектов. Так, разработка и осуществление проекта по восстановлению и поддержанию лесных экосистем в штате Нью-Йорк позволила сэкономить более 5,5 млрд дол. США, которые первоначально предполагалось истратить для строительства водоочистных сооружений. Изменение характера использования экосистем (восстановление на месте полей и пастбищ природных экосистем и развитие экологического туризма) в Южной Африке позволило увеличить доходы землевладельцев в несколько раз (с 25—70 до 200—300 дол./га в год). Исследования по одному из Интеграционных проектов СО РАН показали, что общая стоимость 1 т деревьев (в так называемой воздушно-сухой массе) сравнима со стоимостью не менее 200 кг золота (в месторождениях) [Природные ресурсы..., 2002]. По некоторым оценкам, «экологически сознательный» англичанин (проводящий отпуск на родине, использующий в основном общественный транспорт, много ходящий пешком и т. д.) может за 75 лет жизни сэкономить свыше 130 000 евро. Показательны и многочисленные оценки ресурсоемкости промышленности и сельского хозяйства. Приведем только такую: для создания одного персонального компьютера нужно свыше 16 т ресурсов, в том числе для изготовления одной микросхемы памяти необходимо 1,6 кг горючих ископаемых, 32 л воды, 72 г других химических соединений (в том числе токсичных).

1.2. Как рождалась экология

Первые экологические мотивы явно прослеживаются в

древнейших памятниках письменности, хотя исследования мифологических представлений разных народов не оставляют сомнений в том, что появились они не на пустом месте. Это проявляется и в обожествлении многих природных объектов — лесов, вод, огня и т. п., и в выделении видов животных — покровителей племени, и в системе табуирования.

Для древних цивилизаций Египта, Китая, Индии было свойственно преклонение перед природой [Круть, Забелин, 1988]. Выбатывались определенные нормы природопользования, создавались заповедные участки. Это позволяет говорить о появлении явно выраженной экофильной тенденции отношения людей к природе. Вместе с тем нередко прослеживается и экофобия, направленная на конфронтацию с природой [Круть, Забелин, 1988].

Экологические мотивы получили дальнейшее развитие в античную эпоху. Эпикур из Самоса (342—271 гг. до н. э.) фактически ввел представление о невозобновимых ресурсах: «Богатство, требуемое природой, ограничено и легко добывается, а богатство, требуемое пустыми мыслями, простирается до бесконечности». Геродот из Галикарнаса (484—425 гг. до н. э.) привел многочисленные описания естественных и нарушенных экосистем того времени, а Гиппократ из Косса (460—377 гг. до н. э.) заложил основы современной экологии человека.

Знаменитый Платон Афинский (428—348 гг. до н. э.) описывал разнообразные последствия деятельности человека: «В те времена еще неповрежденный край имел и высокие многохолмные горы, и равнины, которые ныне зовутся каменистыми, а тогда были покрыты мягкой почвой, и обильные леса в горах». Экологические мотивы звучат и в основных трудах не менее знаменитого Аристотеля из Стагиры (384—322 гг. до н. э.), в том числе он отмечал влияние эколого-географических условий на государственное устройство и его эффективность.

Теофраст из Эреса (372—287 гг. до н. э.) фактически создал базу для экологии растений: «Одни растения, например, больше любят болото, другие — озера, третьи — реки, а есть и такие, которые растут во всех этих местах».

Позже Тит Лукреций Кар (99—55 гг. до н. э.) обратил внимание на экологическую роль почвы и на важность связей между живыми организмами и неживой природой, а Публий

Вергилий Марон (70—19 гг. до н. э.) обосновал целесообразность введения севооборотов и подчеркнул необходимость предварительного исследования территории перед ее освоением. Плиний Старший (23—79 гг.) описывал негативные результаты хозяйствования: «В Фессалии, около Ларисы, после осушки озера местность стала холоднее и вывелись маслины, которые там были раньше... На Сиракузской равнине пришлый земледелец, удалив камни с поля, терял свой урожай в грязи, пока не положил камни обратно».

В Европе в Средние века прослеживается сосуществование экофильных и экофобных мотивов. Так, даже в законодательных актах определяются различия охраняемых участков и сельскохозяйственных земель: «Пусть леса и заповедные рощи наши хорошо охраняются; и где окажется удобнее место для расчисток, пусть расчищают и не позволяют полям зарастать лесом...» («Капитулярий о поместьях», VIII в.). Но хорошо видно и влияние ветхозаветной идеи: «И сказал Бог: сотворим человека по образу Нашему, по подобию Нашему; и да владычествуют они над рыбами морскими, и над птицами небесными, и над скотом, и над всею землею, и над всеми гадами, пресмыкающимися на земле». Кроме того, природа в эту эпоху часто рассматривается в качестве источника темных сил, чародейства.

В эпоху Возрождения, отношение к природе меняется, становится более экофильным. Николай Кузанский (1401—1464 гг.) высказывает мысли, позже получившие развитие в представлении о биосфере. Знаменитый Леонардо да Винчи (1452—1519 гг.) обсуждает идею круговорота: «... народившиеся, совершив свой круг, дадут земле приращение, умирая и разлагаясь...» А Мишель Монтень (1533—1592 гг.) пишет о «равенстве» человека и животных.

Эти мотивы уходят в тень после начала Нового времени. С XVII в. утверждается идея о безусловном господстве человека над природой [Круть, Забелин, 1988]. Так, английский философ Фрэнсис Бэкон (1561—1626 гг.), провозгласив идею о заключении мира между людьми, предлагает им объединиться «на борьбу с природой». Антропоцентризм господствовал в представлениях многих мыслителей. Но некоторые естествоиспытатели думали иначе. Например, Иоганн Готфрид Гердер (1744—1803 гг.) предупреждает: «Не надо думать, будто люди в силах единым махом обратить чужую часть света в

Европу, стоять только порубить леса и возделывать землю; все живое творение — это одна живая взаимосвязь, и изменять ее можно только с большой осторожностью».

Географические открытия XV—XVIII вв. привели к изменению представлений европейцев о разнообразии живых существ и их сообществ. Во многом это способствовало появлению в XIX в. тех идей, которые легли в основу экологии. Необходимо отметить некоторые из них:

1826 г. — Фридрих Генрих Александр фон Гумбольдт показывает тесную связь живого и неживого вещества и обсуждает идею о сфере жизни; до этого он вводит представление о природных зонах;

1850 г. — Карл Францевич Рулье формулирует представление об общине (в современном понимании — о популяции);

1866 г. — Чарлз Лайель высказывает идею о системных взаимодействиях в природе;

1875 г. — Эдуард Зюсс вводит представление о биосфере;

1877 г. — Карл Август Мёбиус формулирует представление о биоценозе;

1881 г. — Чарлз Роберт Дарвин выясняет почвообразующую деятельность дождевых червей. Естественно, в этом ряду стоит и предложение Э. Геккеля о выделении экологии в качестве науки (см. предисловие).

Однако бурное развитие экологии началось только в XX в., когда, с одной стороны, широкое распространение стал получать системный подход, а с другой стороны, появились возможности исследования разнообразных проблем, связанных с экологией. Но последний этап истории этой науки еще не завершен. Можно только констатировать, что он был очень сложным и его анализ — дело будущего.

1.3. Место современной экологии среди других наук

Классическое определение Геккеля с небольшими уточнениями широко используется до сих пор. Поэтому нередко экологией называют часть биологии, изучающую отношения организмов между собой и окружающей средой. Очевидно, что это определение существенно ограничивает экологию и оставляет ее в пределах биологии.

Вместе с тем несомненно, что современная экология давно вышла за границы биологии. Среди ее объектов — экологические системы, часто включающие не только живые организмы, но и такие компоненты, как почвы, илы, подстилающие горные породы и т. п. Экология изучает и потоки вещества и энергии в таких системах. Это означает, что мы наблюдаем ее становление в качестве самостоятельной науки.

Фактически можно говорить о том, что есть очень тесное взаимодействие между экологией, биологией и географией. Очевидны связи экологии с химией, физикой, геологией. Присутствие в экологических системах человека определяет наличие контактов с историей и экономикой. Кроме того, с экологией тесно связана прикладная наука — охрана природы в самом широком смысле.

В итоге в современной литературе мы можем найти разнообразные определения экологии, общий анализ которых дан Н. Ф. Реймерсом (1990, 1994). Из них следует выделить те, в которых достаточно точно определяется основная совокупность объектов этой науки — экологические системы в широком смысле. Поэтому экологией можно назвать дисциплину, изучающую общие законы функционирования экосистем различного иерархического уровня [Реймерс, 1990]. Очень близкое определение дает А. С. Данилевский [Цит. по: Бродский, 1999]: «Экология — наука о структуре и функции экологических систем и о механизмах, обеспечивающих их гомеостазис».

Развивая эти предложения, экологию можно определить как науку об *экологических системах* (в широком смысле), т. е. надорганизменных системах (включающих, как минимум, одно живое существо и набор других элементов), обладающих определенной целостностью (в том числе способностью к самоподдержанию и самовозобновлению) и динамичностью, обычно иерархически организованных во времени и пространстве и функционально связанных процессами переноса веществ и энергии.

Глава 2. Организмы и окружающая среда. Одновидовые системы

2.1. Взаимоотношения организма и среды

Организм, или *особь*, как функциональное целое контактирует с другими организмами и тем или иным способом откликается на внешний мир и воздействует на него. Можно говорить, что у каждой особи есть *окружающая среда* — совокупность разнообразных внешних элементов (других организмов, света, почвы, осадков и т. п.), воздействующих на отдельный организм или на их сообщества.

Все факторы, которые тем или иным образом определяют возможности существования и размножения какой-либо особи или их группы, называют *экологическими*. Ясно, что для разных живых существ и в разных условиях значимость тех или иных факторов меняется. К числу основных экологических факторов принадлежат солнечная радиация, теплообеспеченность, количество выпадающих осадков и влажность воздуха, давление, состав вод, почв и горных пород. Все эти факторы, прямо не связанные с жизнедеятельностью других живых существ, называют *абиотическими*. Но для многих важно взаимодействие с какими-то иными живыми организмами, т. е. *биотическими* факторами.

Сегодня можно смело выделить в качестве самостоятельной группы *антропогенные факторы*, т. е. те воздействия со стороны человека, которые приводят к изменению образа жизни, численности, жизнеспособности других организмов.

Каждая особь приспособлена к существованию в каких-то пределах изменений того или иного фактора. Этот диапазон часто называют *зоной толерантности* (рис. 1). Когда сочетание этих факторов удачно, то говорят, что условия оптимальны. Если же особь (или особи) живет у самого предела возможного, то такие условия называют пессимальными. Если значение хотя бы одного фактора резко отличается от допустимого, то это приводит либо к гибели особи, либо к резкому снижению ее жизнеспособности. Такие факторы называют *лимитирующими*.

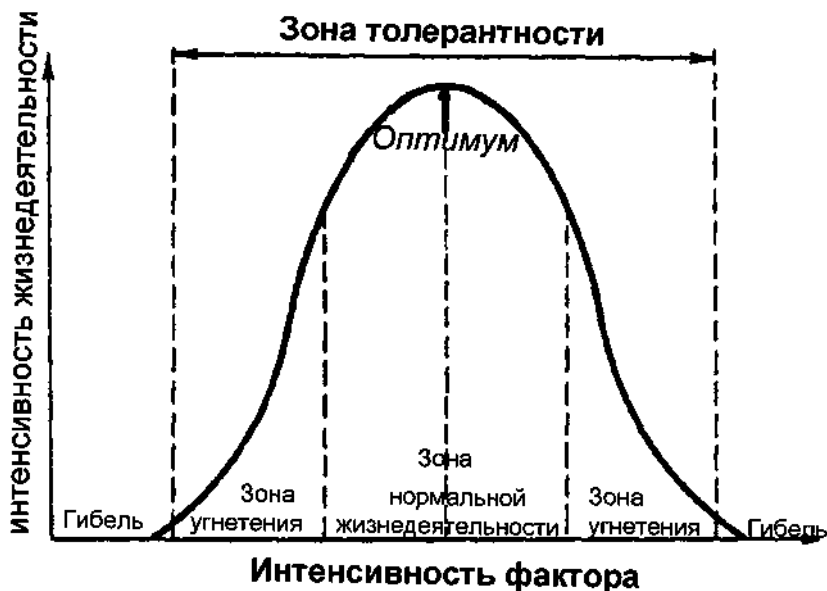


Рис. 1. Зона толерантности и положение оптимума

В экологии этот эффект известен как *закон Либиха*, или *закон лимитирующих факторов*: даже единственный фактор за пределами области своего оптимума приводит к снижению жизнеспособности особи и в конце концов — к ее гибели. Автор этого заключения — немецкий химик Юстус Либих — утверждал, что урожай зависит от того вещества, которого недостает.

Вы, конечно, понимаете, что действительные взаимоотношения организма и среды крайне сложны и определяются взаимодействием огромного количества факторов. Кроме того, их роль может меняться не только на протяжении онтогенеза, но даже и в течение суток. Однако можно выделить несколько ведущих факторов и исследовать их.

Солнечная радиация — это один из главнейших факторов. Он связан с общим количеством солнечной энергии, поступающей на какой-то участок поверхности Земли. Наиболее важно это для фотосинтезирующих растений. Кроме того, этот фактор значительно влияет на характер распределения некоторых других (температуры, осадков).

До живых существ доходит только часть солнечного излучения с длинами волн от 0,29 до 3 мкм. В поступающей энергии чуть меньше половины приходится на видимый свет (0,39 – 0,76 мкм). Фотосинтетическая система растений поглощает излучение преимущественно между 0,38 и 0,74 мкм. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны короче 0,29 мкм губительны для большинства живых организмов, но, к счастью, они поглощаются озоновым слоем стратосферы.

Как растения, так и животные по-разному относятся к свету. Некоторые из них предпочитают высокую освещенность (степные злаки, многие сорняки), а другие лучше развиваются в тени (сныть). Кроме того, многие различаются по своему отношению к ритмике освещенности. Одни любят короткий световой день (например, земляника, первоцветы, хризантемы), а другие — длинный (лен, белена, овес и др.). Есть и виды, нейтрально относящиеся к длине светового дня (гречиха, горох и др.).

Теплообеспеченность принадлежит к числу основных и наиболее известных (и понятных каждому) экологических факторов. Кто из нас, жителей России, не мерз зимой, не жаловался на жару в знойный летний день. Но люди могут одеться, затопить печку, спрятаться у себя дома. Для многих животных, а тем более растений и грибов, такие пути выживания не доступны. Не случайно общая плотность организмов гораздо выше в тропических широтах.

Для наземных животных и растений обычные пределы существования (в том числе в состоянии покоя) располагаются между -70 и $+55^{\circ}\text{C}$, для обитателей континентальных вод — от 0 до $+93^{\circ}\text{C}$, а для жителей морей и океанов — от $-3,3$ до $+36^{\circ}\text{C}$. Чаще всего тот или иной организм способен существовать в более узких границах. Вместе с тем некоторые прокариоты обитают в горячих источниках на дне океана, температура выбросов которых может превышать $+100^{\circ}\text{C}$.

Для большинства живых существ важна и общая продолжительность теплого периода, определяющая количество возможной накопленной энергии.

Количество осадков и влажность также существенны для всех живых существ, ведь каждый организм состоит в основном из воды. Поэтому наземные растения, грибы и животные часто предпочитают жить в местах, где выпадает достаточно много

осадков и велика влажность воздуха или почв. У них также появляются специальные приспособления к извлечению воды из воздуха, почв, других живых существ и к ее сбережению. Таковы очень длинные корни, плотные покровы и уменьшенные листья пустынных растений. Местные животные также экономят влагу и нередко используют так называемую метаболическую воду, полученную в результате окисления жиров.

Для многих деревьев необходимо не менее 750 мм осадков в год. Значительное количество влаги используется и культурными растениями: так, зерновые нуждаются в 365—760 мм осадков.

Существование многих водных животных и растений определяется **океаническими течениями**, их скоростью, направлением, сезонными изменениями. **Давление** воздуха и воды также принадлежит к числу ведущих экологических факторов. Однако их роль далеко не так очевидна, как значимость теплообеспеченности или влажности. Но в морях и океанах резкое увеличение давления воды с глубиной ограничивает возможность существования многих групп. Некоторые животные, способные обитать на больших глубинах, гибнут при извлечении на поверхность.

Состав почв и горных пород заметно влияет на различные растения и грибы, в меньшей степени это относится к животным. Этот экологический фактор является сложным. Его воздействие связано как с влагонасыщенностью, так и с химическим составом почв и горных пород. Распространение многих растений четко отражает распределение некоторых химических элементов или соединений. Особенно известна приуроченность к известнякам и к засоленным почвам. Сказывается и общее плодородие почв.

Чаще всего именно с почвами и подстилающими их горными породами (а также с почвенными и напочвенными водами!) связано накопление и перераспределение жизненно важных химических элементов и их соединений. Практически для всех растений крайне важны азот, фосфор, сера, калий, кальций и магний, а также железо, марганец, цинк, медь, молибден, бор и хлор, реже — натрий, кобальт, алюминий и кремний.

Химический состав почв определяет их кислотность (pH). Для многих растений описаны ее оптимальные пределы. Например, мать-и-мачеха тяготеет к нейтрально-щелочным почвам, а ель и осина — к слабокислым. Некоторые могут быть приспособлены

к очень специфическим условиям: например, растут на засоленных почвах и при этом накапливают соли.

Соленость воды определяет жизненные возможности многих обитателей водоемов. Часто прослеживается приспособление к узкому диапазону солености: например, солоноватым водам в устьях рек (таковы береговые крабы, некоторые двустворчатые моллюски) (рис. 2).

Для многих групп животных и растений важным экологическим фактором является **огонь**, в первую очередь пожары. Часто воздействие огня не губительно, а, наоборот, просто необходимо для дальнейшего развития животных и растений. Так, семена некоторых растений могут прорасти только после того, как побывают в пламени.

В последние годы прослежена экологическая роль естественного электромагнитного поля и ионизирующей радиации. Выявлено и воздействие этих факторов на состояние отдельных особей, в том числе человека.

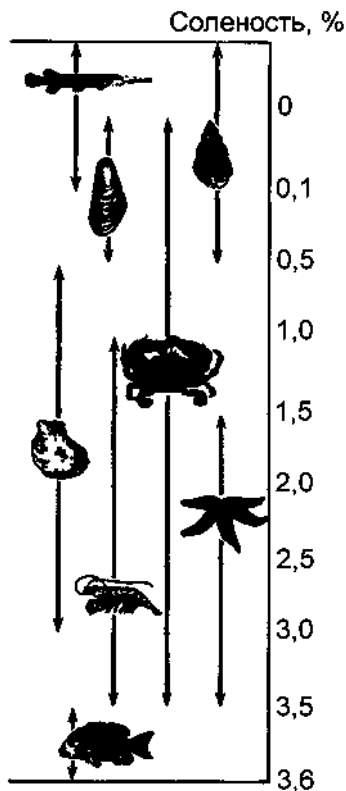


Рис. 2. Зоны толерантности обитателей солоноватых и соленых вод (по Фарбу из Сафьянова, 1987, с упрощением)

Биотические факторы часто являются господствующими, но и они весьма различны. Объединяет их воздействие одних живых организмов на другие. Обычно вспоминают *хищничество*, *паразитизм* и *растительоядность* (фитофагию), т. е. взаимоотношения, когда одна особь поедает другую (или ее

часть) и тем самым либо уничтожает ее, либо снижает жизнеспособность и возможность к самовоспроизведению.

Нечто иное представляет собой *конкуренция*, когда особи не могут поделить что-либо существенное для их жизни (гнездовой участок, пищу, самку и т. д.). Другие последствия связаны с *мутуализмом* — взаимовыгодным сожительством или взаимовыгодной связью разных особей. В этом случае одна особь фактически помогает другой выжить или расселиться.

Антропогенные факторы связаны с воздействием человека на другие живые организмы. Это влияние очень часто носит косвенный характер (например, выброс углекислого газа или соединений серы промышленными предприятиями). Фактически по своему характеру почти все типы воздействия человека можно уподобить естественным абиотическим и биотическим факторам. Но в отличие от природных факторов влияние человека может быть гораздо более быстрым и мощным, а кроме того, необычным для данного места.

К счастью, родственные особи не идентичны по отношению к экологическим факторам, как природным, так и антропогенным. Поэтому в большинстве случаев есть вероятность, что при наступлении неблагоприятной обстановки какая-то их группа выживет и даст потомство.

2.2. Приспособленность. Переживание неблагоприятных условий и размножение

Общая *приспособленность* особи или группы родственных организмов оценивается по числу потомков, которое сохранилось в следующем поколении, и в целом определяется совокупностью конкретных приспособлений (*адаптаций*) к выживанию в многообразных обстановках. Такие адаптации очень разнообразны.

Многие из приспособлений являются морфолого-анатомическими. Другие — это физиологические адаптации. Третьи носят поведенческий характер (например, ухаживание за потомством). Есть и специальные онтогенетические адаптации, такие как разделение индивидуального развития на несколько частей: на одной из них может происходить расселение, т. е. миграция, на другой —

размножение. Жизненные циклы многих организмов включают покоящиеся стадии.

Каждая особь должна не только выжить в изменяющемся (или неизменном) мире, но и оставить после себя потомство. Поэтому многие приспособления связаны с размножением.

Из школьных курсов ботаники, зоологии и физиологии вы должны помнить разнообразные примеры морфолого-анатомических и физиологических адаптаций. К числу первых, например, относятся длинные пищеварительные тракты растительноядных животных, маскирующие окраски и формы (рис. 3) и т. п. Не менее многообразны физиологические приспособления. В качестве примера можно привести способы



удержания влаги у пустынных растений и животных или терморегуляторные механизмы.

Рис. 3. Маскирующие форма и окраска тропического насекомого — палочника (ориг.)

Среди различных поведенческих адаптаций наиболее интересны приспособления к переживанию периодов, когда условия для организма явно неблагоприятны и даже могут привести к гибели. Один из наиболее простых способов избежать

ее — это *миграции*, т. е. перемещения особей и их групп в пространстве, свойственные многим животным и некоторым растениям. Такие перемещения могут быть как очень короткими, так и дальними (на тысячи и даже десятки тысяч километров) (рис. 4).



Рис. 4. Пути перелетов зуйка-галстучника из разных районов Европы (по Salomonsen из Яблокова, 1987, с упрощением)

Вы хорошо знаете примеры миграций перелетных птиц. Некоторые из них могут преодолевать очень большие расстояния — более 10 000 км. Во многих случаях необходимость перелетов

связана не с сезонными изменениями температуры (вспомним, что птицы способны регулировать свою температуру в значительных пределах), а с недостатком корма. Поэтому большие перелеты совершают в основном виды, питающиеся насекомыми и зелеными частями растений, а также водные или околотоводные.

Дальние миграции известны и для насекомых. Пример — регулярные перелеты бабочки-монарха из Центральной Америки в Северную и обратно. Иногда отдельные особи с попутными ветрами долетают до Европы. Перелеты насекомых обычно определяются наличием кормовых запасов.

У некоторых групп рыб наблюдаются миграции, связанные с размножением. Любопытно то, что при этом они часто резко меняют среду обитания. Многие лососи, например, живут и питаются в морях и океанах, а для размножения поднимаются в реки. Некоторые угри поступают наоборот.

Вместе с тем многие живые существа (даже хорошо летающие) не перемещаются на большие расстояния и вынуждены тем или иным способом приспосабливаться к реалиям окружающей их среды. Это в первую очередь относится к растениям, грибам и сидячим животным.

В природе к числу ведущих факторов, создающих неблагоприятные условия для существования, можно отнести два: это снижение температуры (особенно зимой) и засуху (преимущественно летом). Конечно, степень приспособленности многих животных к переживанию неблагоприятных температур связана с их способностью к физиологической терморегуляции.

Многие растения, а также некоторые животные, характеризуются тем, что в неблагоприятные периоды их жизнь как бы замедляется. Скорость всех процессов, протекающих в их организме, падает. Часто это находит отражение в существовании *периода покоя* (для некоторых животных — это *спячка*), во время которого затраты энергии сравнительно невелики. Однако необходимость ее поступления извне остается, либо тратятся энергетические запасы (например, жировые или углеводные) самого организма.

Многие живые существа имеют еще более эффективные способы переживания неблагоприятных условий, часто приходящиеся на определенные стадии развития. У большинства

одноклеточных прокариот и эукариот, а также водорослей, споровых растений и грибов — это споры. Устроены они по-разному, но имеют плотные и надежные оболочки, защищающие содержимое от перепадов температур, влажности, воздействия различных химических веществ (кислот, щелочей и т. п.). По устойчивости семена высших (т. е. семенных) растений во многом напоминают споры.

В жизненных циклах животных также нередко можно обнаружить покоящуюся стадию. Очень часто это яйцо (разные черви, членистоногие, моллюски, рептилии, птицы), снабженное прочными оболочками и богатое питательными веществами. Большая часть насекомых имеет дополнительную покоящуюся стадию — куколку, появление которой нередко приурочено к началу неблагоприятного периода.

Период покоя часто выражен в форме *диапаузы* — особого и нередко обязательного промежутка в развитии особи, во время которого все процессы внутри нее значительно замедляются, а многие — фактически останавливаются (питание, пищеварение, передача информации от органов чувств), другие изменяются (нервная и эндокринная системы). Начало и конец этого периода покоя не всегда прямо связаны с установлением или исчезновением благоприятных условий. Например, это может определяться изменением длины светового дня, а не просто похолоданием, потеплением или увеличением количества осадков. Такой механизм обеспечивает своеобразную защиту от случайных резких погодных изменений.

Для некоторых живых существ (например, очень мелких и своеобразных представителей типа членистоногих — тихоходок) выявлено наличие *анабиоза*, во время которого все процессы в живом организме фактически останавливаются. Подобные животные могут просто замерзать, температура их тела при этом равна температуре окружающего льда.

Размножение — половое и (или) бесполое — это необходимая составляющая жизненного цикла любого живого существа. У грибов, растений и животных, родственники которых в норме размножаются половым путем, в явно неблагоприятных условиях могут существовать видоизмененные формы получения потомства. Это особенно типично для паразитов либо обитателей экстремальных типов экосистем — временных водоемов,

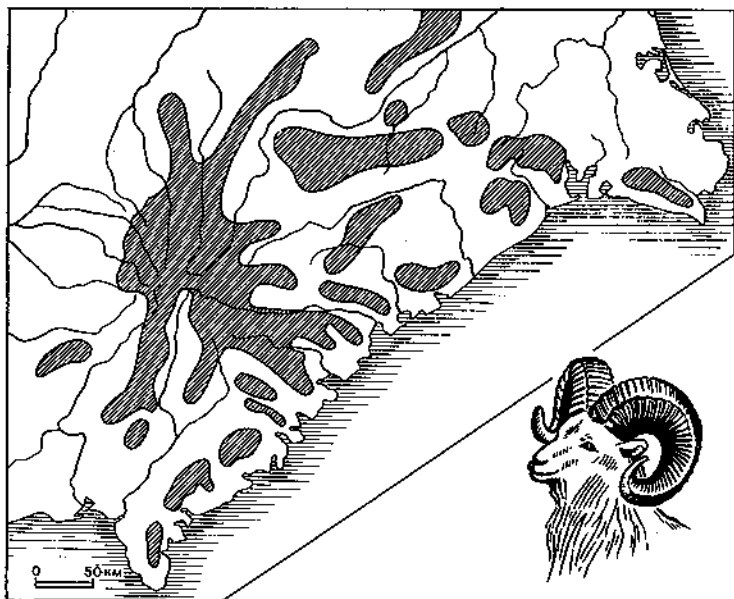
высокогорий и т. п. Многие из них являются *гермафродитами*, т. е. обоеполыми, и даже способны к самооплодотворению. Таковы различные паразитические черви. Другие могут размножаться *партеногенетическим* путем, фактически без участия самца. Это типично как для некоторых групп паразитов, так и для животных, заселяющих временные местообитания (например лужи). К числу последних принадлежат многие мелкие представители типа круглых червей — коловратки.

Часто партеногенез наблюдается у нескольких поколений, а затем он сменяется обычным половым размножением с участием самцов и самок. Подобная смена поколений на протяжении года обычна для тех же коловраток и тлей (небольшие насекомые). Совершенно замечательно появление у ряда групп размножения на ранних стадиях развития. Например, оплодотворенные яйца некоторых насекомых-наездников, паразитирующих в личинках других насекомых, могут давать жизнь не одной личинке, а нескольким. Иногда могут размножаться как личинки, так и взрослые особи. Пример таких смен в зависимости от изменения природных условий — центрально-американские земноводные амбистомы и их личинки — аксолотли.

2.3. Популяция как природная система

Особи одного вида расселены по поверхности Земли неравномерно. Это отражает как их различные экологические предпочтения, так и эволюцию, в том числе историю расселения. Можно найти какие-то более или менее плотные группы таких организмов (рис. 5), а в промежутках они либо встречаются редко, либо не попадают вообще. Вероятность контакта особей внутри подобной группы много выше, чем организмов из разных, пусть и соседних групп. Менее вероятен и обмен генетической информацией. Именно такие, более или менее изолированные группы особей одного вида и называют *популяциями*. Кроме того, популяция должна существовать на занимаемой ей территории достаточно долго. Для обозначения любой пространственной группировки особей одного вида можно использовать иной термин — *поселение*.

Вопросы, связанные с взаимоотношениями особей одного



вида, их пространственным и временн ым распределением относительно друг друга и по отношению к внешним условиям изучаются особым разделом биологии — популяционной биологией. Соответствующий раздел экологии — *популяционная экология*, или *демэкология*.

Рис. 5. Распределение поселений снежного барана в горах северо-востока Азии (по Чернявскому, из Яблокова, 1987)

Целостность каждой популяции в большинстве случаев невелика, тем не менее популяция как природная система обладает определенными свойствами. Это, во-первых, способность реагировать тем или иным образом на изменения окружающей среды, а во-вторых, возможность длительного возобновления за счет особей новых поколений.

Если вы представите себе встречающихся вокруг нас животных, растения и грибы, то без труда поймете, что в

большинстве случаев каждый организм способен существовать некоторое время сам по себе, без других особей, но не способен размножаться так, чтобы ряд потомков был длительным, в принципе — бесконечным.

Кроме того, даже при раздельнополом размножении, но с участием небольшого числа особей, проявляются неблагоприятные последствия — увеличивается смертность, начинают выщепляться летальные и сублетальные мутации. В результате не только отдельным особям, но и всему виду угрожает вымирание.

Если число особей ниже какого-либо определенного предела (разного для различных групп) либо численность относительно велика, но расселены они на обширной территории, то вероятность их встречи и последующего удачного размножения падает. Поэтому такого рода показатели широко используются в охране природы, в частности для того, чтобы определить необходимость включения вида в число охраняемых.

Некоторые грибы, растения и животные интересны тем, что популяции в строгом смысле этого термина выделить фактически невозможно. Таковы, например, живые существа, размножающиеся исключительно бесполым путем либо сохраняющие половое размножение только в партеногенетической форме.

Накопленные данные позволяют утверждать, что каждая популяция — это относительно устойчивая система, способная противостоять факторам внешней среды и контролировать эти факторы благодаря изменению своей плотности (так называемый *принцип Николсона*) и обладающая определенными свойствами:

- 1) целостностью;
- 2) относительной изолированностью, связанной в первую очередь с возможностью расселения особей (либо гамет!) и наличием препятствий;
- 3) довольно большим числом особей (обычно от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч);
- 4) структурированностью, т. е. наличием связанных друг с другом, но различающихся групп особей (самок, самцов, личинок и т. п.);
- 5) временной изменчивостью;
- 6) непрерывной передачей генетической информации в

длительном ряду поколений;

7) уникальностью.

Чаще всего говорят о *локальных* (местных) популяциях, или *демах*, т. е. более или менее плотных и относительно многочисленных (по числу особей) поселениях вида, приуроченных к какому-то конкретному, сравнительно небольшому местообитанию (понятно, что это во многом определяется размерами особей) и относительно изолированных от других аналогичных соседних поселений.

Каждому, кому хоть когда-нибудь доводилось наблюдать в природе за какими-либо растениями или животными, ясно, что такие локальные популяции распределены неравномерно, пятнисто. Общие закономерности этого распределения улавливаются без труда: каждая популяция четко тяготеет к вполне определенной экологической обстановке и всегда стремится жить и размножаться там, где сочетание условий особенно благоприятно.

Соседние популяции особей одного вида, связаны друг с другом (или имели такую связь в прошлом). Поэтому (и из-за сложности выделения абсолютно изолированных популяций) часто говорят о *популяционной системе вида*, имея в виду совокупность всех взаимодействующих и не взаимодействующих поселений разного ранга, находящихся внутри области его распространения.

Границы между соседними популяциями часто размыты, так как входящие в них особи могут расселяться. Именно поэтому нередко межпопуляционные границы сравнивают с полупроницаемыми мембранами. При долговременных наблюдениях нередко удается проследить либо сохранение расчлененности популяционной системы, либо разрушение и смещение межпопуляционных границ.

Естественно, есть популяции с хорошо очерченными границами. Для наземных животных и растений — это островные и высокогорные поселения. Для обитателей вод — популяции бессточных озер и глубоководных впадин. Четко очерченные границы популяций (в первую очередь, островного типа) соответствуют значительной степени изоляции. В результате из-за ограниченности переноса генетической информации может начаться обособление популяций или их

групп. В итоге может появиться новый подвид или даже самостоятельный вид.

Оценка границ, их проницаемости, характера расселения, или миграций, является принципиально важной. Только так мы можем определить степень изолированности (в первую очередь, генетической) отдельных поселений в популяционной системе вида.

Размытые границы отражают наличие большего или меньшего количества особей, перемещающихся из одной популяции в другую, чаще соседнюю. Следует помнить, что среди живых существ практически нет видов, которые не были бы способны к перемещениям, хотя бы на одной из стадий жизненного цикла.

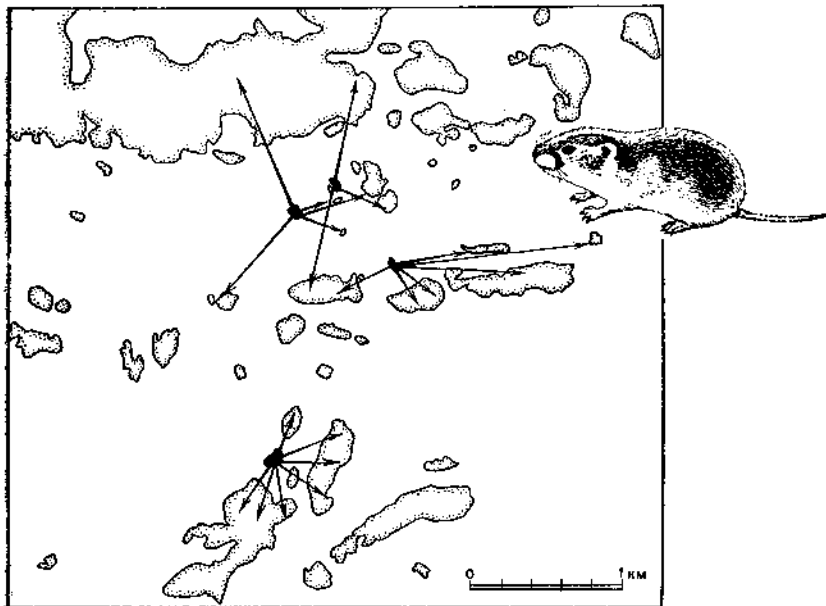
Многие, будучи неподвижными большую часть своей жизни (коралловые полипы, большинство растений и грибов), имеют какую-то стадию, на которой может происходить очень дальнейшее расселение. В общем все возможные перемещения особей за пределами более или менее постоянной области их поселений могут быть обозначены как миграции, или расселение.

Перемещения от одной соседней популяции к другой наиболее обычны, но подвижность многих видов преувеличена: нередко они действительно способны к дальним перемещениям, но предпочитают оставаться всю свою жизнь на каком-то ограниченном участке.

Поэтому важно учитывать *радиус репродуктивной активности* — расстояние между местом появления (рождения) и местом размножения 95 % особей данного поколения. Этот показатель различен у разных живых существ. У некоторых групп он измеряется в тысячах километров (птицы: лысуха — 1 670 км, рыжая цапля — 1 500 км), у других — на порядок меньше (хищные млекопитающие: песец — 850 км, соболь — 200 км). А многие виды имеют совсем небольшой радиус репродуктивной активности (пашенная полевка — около 500 м (рис. 6), живородящая ящерица — 140, муха-дрозофила — 144 м). У растений он может быть еще меньше (кукуруза — 5—20 м, редис — 14—73 м).

У многих животных, особенно обитающих в районах с резкими колебаниями условий, особенно сезонными, прослеживаются четкие миграции с одного участка на другой или из одного района в другой. Они могут быть связаны с

наличием пищи. Это особенно типично для самок, перемещающихся от участков с наличием богатых пищевых



ресурсов в места, благоприятные для откладки яиц. Популяции некоторых видов перемещаются еще чаще. Например, для обитателей водной толщи (водоросли, рачки) описаны суточные миграции, когда ночью они погружаются, а днем всплывают к поверхности воды.

Дальнее расселение других видов не носят столь обязательного и упорядоченного характера. Таковы перелеты многих насекомых. Иногда их дальние залеты могут быть просто случайными (например, появление время от времени бабочки-монарха и пустынной саранчи на Британских о-вах).

Рис. 6. Расселение пашенных полевков, помеченных на разных островах в Финском заливе (по Рокки из Яблокова, 1987, с упрощением)

В ряде случаев расселение приводит к появлению новых популяций, в том числе за пределами свойственной виду области распространения. Сейчас этот процесс часто связан с

деятельностью человека, который вольно или невольно способствует расселению многих растений и животных. Часть из них (особенно когда они оказываются в благоприятных условиях) формируют многочисленные поселения с высоким уровнем численности.

Многочисленны примеры переноса через Атлантический океан — из Евразии в Северную Америку и обратно. Из Северной Америки в Евразию были завезены и животные (ондатра, колорадский жук), и растения (синяк, люпин, американский клен). В противоположном направлении распространились продырявленный зверобой, бабочки — линейчатая толстоголовка и непарный шелкопряд и даже занесенный в международный «Красный список редких и исчезающих видов» кузнечик — степная дыбка.

В некоторых случаях расселительные возможности явно ограничиваются своеобразными местными условиями. Особенно это типично для океанических островов.

Среди насекомых и птиц здесь часто господствуют бескрылые или короткокрылые виды, не способные летать. Они имеют явное преимущество над хорошо летающими формами, так как им не угрожает опасность уноса сильным ветром.

2.4. Организация популяции

Каждая особь, входящая в состав локальной популяции, может свободно перемещаться (хотя бы на одной стадии жизненного цикла) внутри ее границ. Однако чаще всего конкретные организмы (и даже их потомки) в течение всей своей жизни не выходят за пределы какой-то части локальной популяции. Это означает, что на самом деле возможности контактов одной особи с другой (в том числе самцов и самок) всегда ограничены, даже в локальном поселении. Поэтому говорят, что каждая популяция имеет *пространственную структуру*, свойственную только ей.

С течением времени эта пространственная структура меняется. Например, в умеренных широтах наступление холодов у одних животных и растений приводит к гибели большей части особей, у других — к перемещению их в иные районы. Естественно, год от года меняется и численность и другие

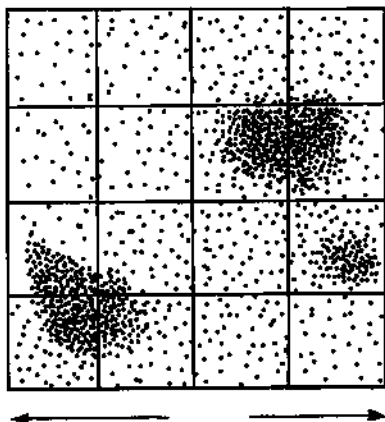


Рис. 7. Распределение особей мелких насекомых — ногохвосток на участке мохового болота (каждая особь обозначена точкой) (по Черновой, 1991)

параметры каждой популяции. Поэтому говорят и о временной структуре популяции.

Существование внутрипопуляционных пространственных структур определяется в первую очередь тем, что даже самый маленький участок поверхности Земли неоднороден.

Для мелких почвенных насекомых и клещей (меньше нескольких миллиметров в длину) различия в микрорельефе высотой и шириной в несколько сантиметров (рис. 7). Лось или слон на такие неровности не обратят внимания. За сутки один

лось перемещается на километры, а площадь, занимаемая популяцией лосей, оценивается в сотни и тысячи квадратных километров.

В принципе, возможно выделение трех основных типов пространственного размещения особей (рис. 8):

- а) *равномерного*, когда каждая особь удалена от соседней на одинаковое расстояние;
- б) *случайного*, когда распределение отдельных организмов определяется чисто статистически, без влияния каких-то факторов;
- в) *мозаичного*, когда особи скапливаются на определенных участках.

Однако это — в теории. В природе большинство живых существ распределено мозаично. Проявляться такое размещение может по-разному. Наиболее обычны такие варианты, как ленточное, островное, сетчатое и четковидное распределения.

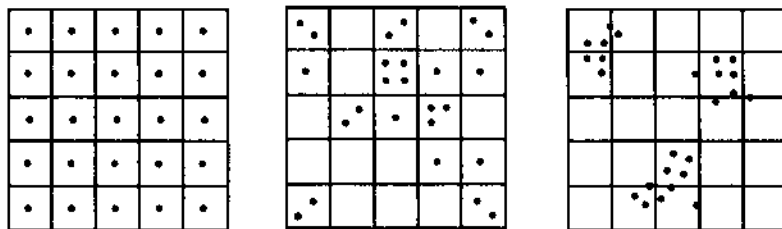
Наблюдается и временное (часто сезонное) расчленение популяции на отдельные части. Так, для многих грызунов (домовая мышь, полевки, сурки) описаны внутрипопуляционные группировки, насчитывающие до нескольких десятков особей.

Рис. 8. Основные типы пространственного размещения особей в популяции (по Шилову, 1997)

Существенно и то, что у многих животных выражена *территориальность*, связанная с защитой определенного участка от других особей того же вида. Особенно типично это для самцов самых разных групп животных, например, некоторых саранчовых, дневных бабочек, многих птиц и млекопитающих.

Например, занимая определенный участок, самцы бабочки огненного червонца защищают его от приближающихся самцов своего вида и стараются привлечь на него самок. Самцы млекопитающих (вспомните собак) часто метят своими выделениями границы контролируемой территории. Самцы многих птиц активно поют в сезон размножения. Цель этого пения, в частности, состоит в том, что по его слышимости определяется допустимая дальность для соседа. Таковы зяблики, пеночки-веснички и другие виды. Иногда территориальность характерна для целой семьи или стада.

В какой-то степени сходное явление — это регуляция размещения в пространстве растений одного и того же вида с помощью биологически активных веществ, которые многие (если не все) растения выделяют в окружающую среду. Например, шалфей так сильно воздействует на другие растения, что вокруг



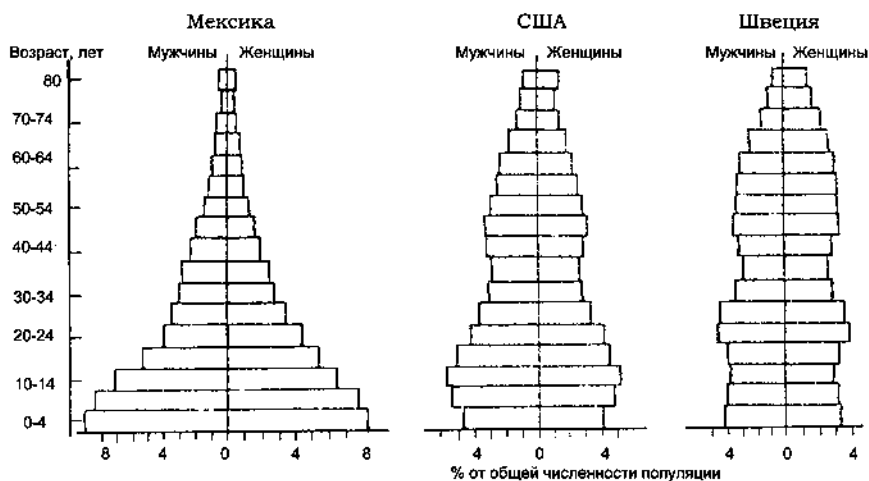
его куртин образуются голые участки. Часто подобная регуляция осуществляется более простым путем: многие растения не способны развиваться в тени своих более зрелых собратьев или родителей.

Для особей, жизнь которых недолга, может быть существенна и *временн я расчлененность* поселений. Хотя жизненные циклы таких видов синхронны и разные особи достигают одного и того же возраста примерно одновременно, тем не менее могут быть сбои. Например, потомки одного поколения некоторых видов дневных бабочек могут расходиться по разным поколениям (одно успевает дать потомство до зимы, а другое зимует).

Именно это является исходной причиной существования на одной территории фактически разных популяций одного и того же вида. Это характерно, например, для некоторых рыб с их популяциями разных лет или даже сезонов и для насекомых с длительными жизненными циклами, большая часть которых приходится на личиночную стадию. Так, развитие одного из тихоокеанских лососей — горбуши продолжается два года. В конце концов взрослые рыбы возвращаются в реки, где размножаются и гибнут. Поэтому горбуши, приплывающие в реки по четным и нечетным годам, не скрещиваются и формируют самостоятельные популяции, различающиеся по некоторым экологическим и генетическим признакам. Другой пример — семнадцатилетние цикады в Северной Америке, получившие соответствующие названия от количества лет, занимаемых личиночной стадией. В одном районе часто живут представители нескольких популяций, взрослые формы которых появляются в разные годы и, следовательно, не скрещиваются друг с другом. Тем не менее есть особи, вылупляющиеся не в свое время. Таким путем обеспечивается обмен генетической информацией между популяциями разных лет, хотя в ряде случаев отсутствие или недостаточность обмена генетической информацией может привести к формированию самостоятельных видов.

В состав любой популяции входят особи, принадлежащие к разным полам (у раздельнополых организмов) и находящиеся на разных стадиях жизненного цикла. Для успешного и длительного существования поселения их соотношение, т. е. *половозрастная структура*, должно быть оптимальным. Иногда даже говорят о правиле ее стабильности.

Половозрастная структура популяции в первую очередь характеризует такое важное ее свойство, как *самовоспроизведение*. Более простой структурой обладают популяции



организмов с единственным размножением в течение жизни и отсутствием перекрывания поколений (таковы многие беспозвоночные животные). Наиболее сложна половозрастная структура долго живущих и многократно размножающихся форм, таких как крупные млекопитающие и деревья.

Для большинства живых существ нормальной и не вызывающей беспокойства считается ситуация, когда молодых особей несколько больше чем старых (рис. 9). Очень низкая доля или полное отсутствие молодых особей должны вызвать большую тревогу, так как это означает, что естественное возобновление популяции приостановилось (см. рис. 9, *справа*). Это особенно типично для сильно нарушенных условий. Соотношение полов также является показателем нормального состояния популяции. Обычно количество самцов и самок примерно равно (см. рис. 9), при этом самцов может быть несколько больше (особенно среди более молодых особей).

Рис. 9. Половозрастная структура различных популяций человека (по Ревелль, Ревелль, 1994 с изм.)

В общем виде половая структура каждой популяции определяется совокупностью ряда факторов. Так, уже при возникновении зигот (первичное соотношение полов) из-за

существования различных сложных способов определения пола соотношение между самцами и самками может сильно отличаться от 1:1. Например, у небольшого грызуна — лесного лемминга доля самцов может составлять около 25 %. Еще большими могут быть колебания во вторичном (у вновь появившихся особей) и третичном (во время наступления половой зрелости) соотношениях полов. В это время часто существенны различные экологические факторы.

У многих живых существ поло-возрастная структура включает покоящиеся стадии. Фактически это резерв популяции, своего рода долговременные вложения. Так, в подмосковных лесах на 1 м² в почвах обнаружено до 750 жизнеспособных семян березы.

Функциональная структура часто тесно связана с половозрастной. В любой популяции (естественно, не находящейся в критическом состоянии) есть явное «разделение труда» между особями. В самом простом виде это определяется ее половозрастной структурой, так как молодые особи в основном накапливают энергию (за счет фотосинтеза или питания), а взрослые — ее расходуют, особенно при размножении. Это особенно типично для животных, а среди них — для форм с хорошо развитыми элементами общественного поведения. Таковы, например, насекомые с полным превращением (жуки, бабочки, мухи и др.), взрослые особи которых часто вообще не питаются.

Довольно обычно выполнение одной из стадий расселительных функций. У многих морских животных такой стадией является личинка, у других — специальное поколение (у ряда кишечнополостных — медузидная стадия), а у наземных форм (насекомые) расселительной может быть взрослая стадия. У наземных растений пространство часто осваивается с помощью семян, нередко снабженных разнообразными приспособлениями в виде крылаток, парашютиков, зацепок и т. п.

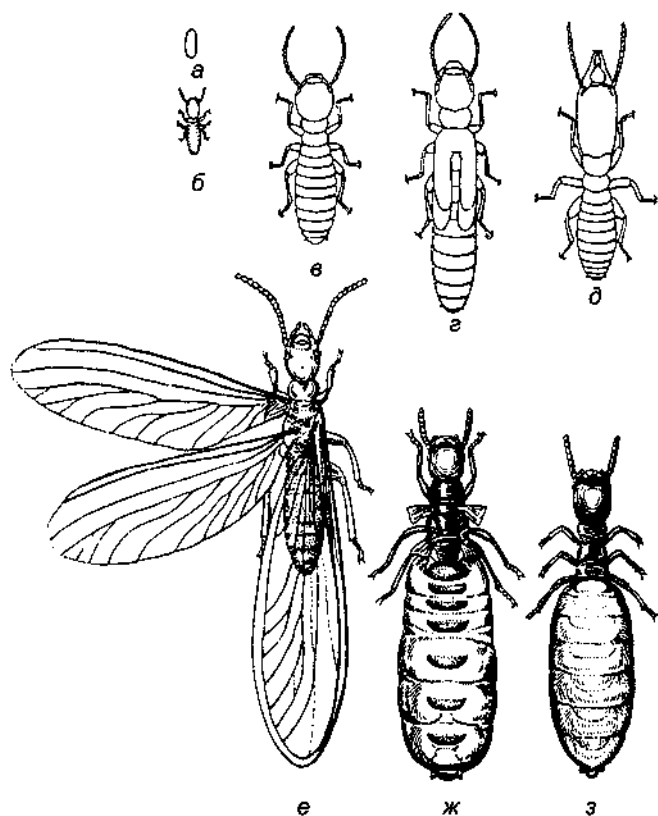
Более четкое функциональное разделение прослеживается у животных со сложным поведением и образующим какие-либо группировки (стаи, стада, семьи) внутри популяции. Но особенно ярко это прослеживается у колониальных форм.

В стаях и стадах четкого функционального деления особей нет. *Стая* — это временное объединение животных для достижения какой-либо цели. Группировки такого типа очень

характерны для рыб, птиц и некоторых насекомых. *Стадо* же объединяет особей на протяжении длительного промежутка времени или даже постоянно (дикие северные олени, павианы). Входящие в стадо животные выполняют все основные функции вида: питание, размножение, воспитание молодняка и т. п., но есть какая-то особь (или их группа), которая определяет общее поведение группы: направление и скорость его перемещения, выбор места для ночевки или пастбы и т. п. Чаще всего это наиболее опытная (либо самая сильная) особь. В семьях функциональное разделение более четкое. Так, семьи человекообразной обезьяны — белорукого гиббона — включают самца, самку и воспитываемых детенышей (вплоть до их полового созревания).

Еще более жесткое функциональное разделение характерно для семей общественных насекомых, напоминающих в этом отношении колониальных животных. Такие семьи включают самок, самцов и рабочих (в обычной ситуации не размножающихся) (рис. 10). У термитов рабочие — это личинки, а у перепончатокрылых (муравьи, некоторые пчелы, осы) — особая группа самок. Среди рабочих также могут быть представлены разные функциональные группы, во многих случаях различающиеся по строению. Например, солдаты или своеобразные муравьи-бочки, используемые остальными членами семьи для хранения сладких выделений. В колониях же кишечнораотовых функциональная специализация особей может быть настолько большой, что часто такие образования могут рассматриваться как единый суперорганизм).

Рис. 10. Функционально различные особи в семье термитов: а — яйцо; б — младшая личинка; в — ложный рабочий (старшая личинка); г — старшая личинка; д — солдат; е — крылатое взрослое насекомое; ж — царица; з — дополнительная самка



Каждая популяция изменяется во времени. Часто наблюдаются колебания общей численности, соотношения самцов и самок, личинок и взрослых, активных и покоящихся стадий. У многих видов эти колебания могут быть очень

большими. Всю совокупность таких изменений называют динамикой популяции.

На динамику любой популяции влияют многообразные факторы, в том числе и известные вам абиотические и биотические, включая внутривидовые. Можно выделить два противоположных ее типа: *стабильный* и *нестабильный*. В действительности между ними есть все возможные переходы. Стабильный тип характерен в первую очередь для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой средней плодовитостью и выживанием большей части потомков. Резких колебаний численности и других популяционных параметров не наблюдается. Нестабильные популяции характеризуются очень резкими перепадами в численности (в десятки и даже сотни, а иногда и тысячи раз). Нередко они сопровождаются существенными изменениями других параметров.

Этим двум типам популяционной динамики соответствуют две противоположные жизненные стратегии. Основы современных представлений о них были заложены американскими биологами Робертом Мак-Артуром и Эдвардом Уилсоном (Вильсоном). Стабильные популяции свойственны *K-стратегам*, а нестабильные — *r-стратегам*. Традиционно используемые для их обозначения буквенные символы по происхождению связаны с уравнением Ферхюльста (см. ниже).

K-стратегии характерны в основном для относительно неизменных или предсказуемых условий, а r-стратегии — для непредсказуемых и очень изменчивых (особенно эфемерных) местообитаний.

Символ K используется для обозначения так называемой *поддерживающей емкости среды* (или ее «кормовой продуктивности»). Фактически это максимальная численность популяции, которая может поддерживаться равновесно в данных условиях на протяжении ряда поколений. Символ r обозначает *врожденную скорость роста* популяции, т. е. приращение численности за единицу времени в пересчете на одну особь. Нередко r называют еще и истинной скоростью роста или же мальтузианским параметром (поскольку он входит так называемую модель Мальтуса — см. ниже). Мы еще неоднократно будем к ним возвращаться.

Основные различия между этими жизненными стратегиями

сводятся к следующему:

Признак	r-стратег	K-стратег
Численность популяции	Очень изменчива, может быть больше K	Близка к K
Оптимальный тип климата и местообитаний	Изменчивый и (или) непредсказуемый	Более или менее постоянный, предсказуемый
Смертность	Катастрофическая	Небольшая
Размер популяции	Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
Конкуренция	Часто слабая	Острая
Онтогенетические особенности	Быстрое развитие, раннее размножение, небольшие размеры, единственное размножение, много потомков, короткая жизнь (менее года)	Относительно медленное развитие, позднее размножение, крупные размеры, многократное размножение, мало потомков, долгая жизнь (более года)
Способность к расселению	Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

Примеры видов со стабильными поселениями — разнообразные древесные породы, крупные млекопитающие — слоны, тигры и др. Нестабильные популяции характерны для разнообразных насекомых и грызунов, а также многих

травянистых растений. Между этими двумя крайностями есть полная гамма переходов.

Общую оценку численность вида в каком-то определенном местообитании в некое время t можно получить, используя формулу

$$N_t = N_{t-1} + B - D + C - E,$$

где N_t — количество особей в момент t ; N_{t-1} — количество особей в предыдущий момент времени ($t-1$); B — число особей, родившихся в этот промежуток (*рождаемость*); D — число погибших за это же время (*смертность*); C — количество *иммигрантов* (особей, вселяющихся из других мест обитания) и E — количество *эмигрантов* (особей, покидающих популяцию) за этот же временной промежуток. Важнее всего установить значения рождаемости и смертности. Последнюю, однако, в природе оценить довольно сложно. В таких случаях используют приближенную величину — разницу между скоростью наблюдаемого изменения численности (R) и рождаемостью (B), т. е.

$$D = B - R.$$

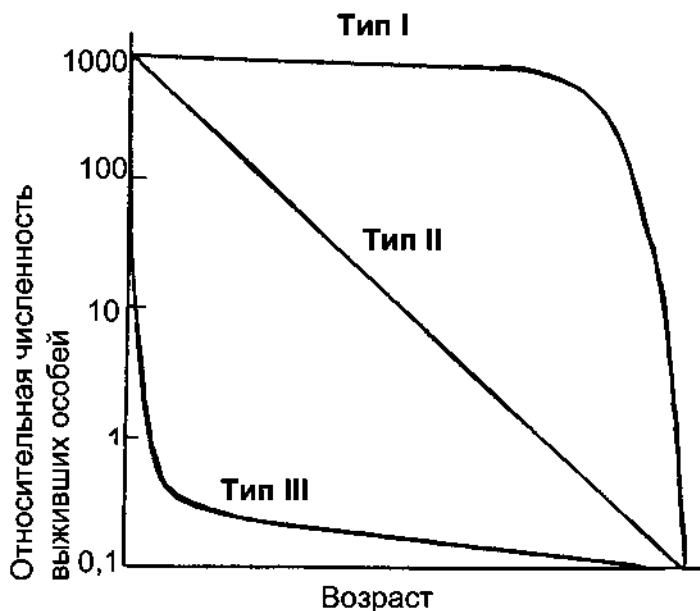
Очевидно, что полученные оценки будут примерными, в том числе потому что такой упрощенный метод расчета подразумевает тождественность особей.

Значительный отпечаток на динамику популяции накладывает средняя продолжительность жизни особей и характер их размножения, в том числе когда и сколько раз они способны размножиться. Последнее, в частности, определяет перекрываются ли разные поколения этого вида. Например, у большинства насекомых этого не наблюдается, а у большинства млекопитающих и деревьев перекрытие происходит всегда.

Общая картина динамики численности популяции того или иного вида могут быть представлена в виде *кривых выживания*. Существует три основных их типа (рис. 11). Кривая типа I (сильно выпуклая) характеризует популяцию, смертность особей в которой очень мала вплоть до достижения ими какого-то критического возраста. Такой тип распределения свойствен

многим насекомым, а также более или менее крупным млекопитающим, как правило, К-стратегам. Кривая типа II (диагональ) соответствует постоянной, независимой от возраста, смертности. Это типично для многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних трав. Динамика такого типа также обычна у К-стратегов. Кривая типа III (сильно вогнутая) отражает массовую гибель особей в начальный период их жизни и относительно низкую смертность зрелых особей. Такой тип распределения описан для двустворчатых моллюсков (и нередко поэтому называется «типом устрицы») и в целом характерен для морских организмов с очень мелкими личинками, а также для ряда насекомых. Это преимущественно r-стратегии. В природе мы сталкиваемся со сложными комбинациями всех этих кривых.

Рис. 11. Кривые выживания



Если мы используем очень простую модель (получившую название в честь английского экономиста Томаса Мальтуса)

роста численности популяции и примем, что через некоторые промежутки времени количество особей удваивается (например, обычное деление у простейших) и темпы размножения не меняются, то получим несколько шокирующий результат. Численность популяции будет возрастать резко, даже катастрофически. Это так называемый экспоненциальный рост (рис. 12, б — левая часть кривой):

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

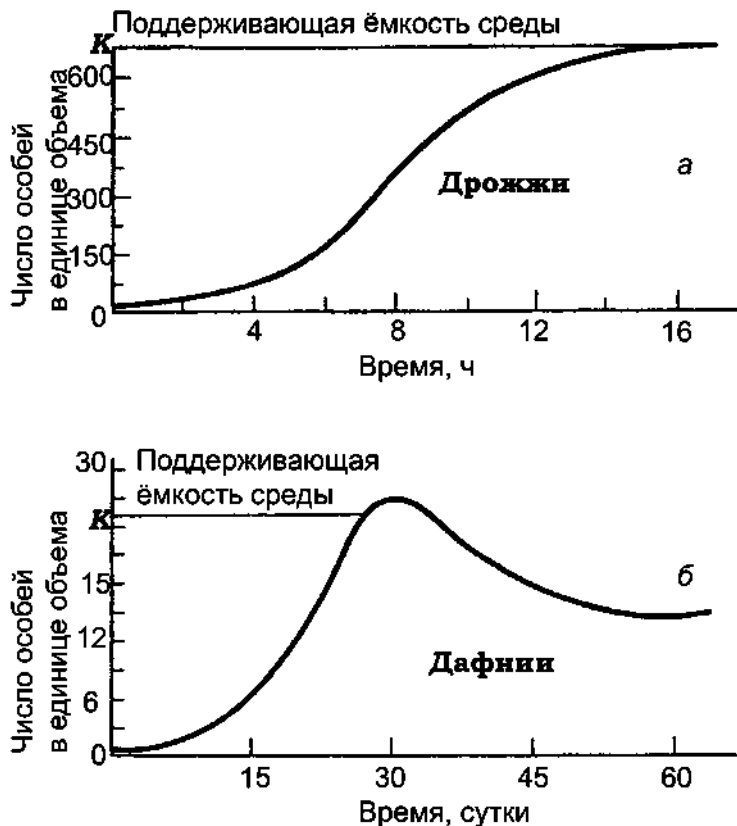
где N_0 — исходная численность; N_t — численность во время t ; e — основание натуральных логарифмов; r — врождённая скорость роста (мальтузианский параметр). Так, если бактерия будет делиться каждые 20 мин, то при сохранении этих темпов через 36 ч ее потомки покроют весь земной шар слоем толщиной 30 см, а еще через 2 ч — 2 м!

В принципе так может нарастать численность любой популяции. При отсутствии каких-либо ограничений на рост численности и неизменности r это изредка может наблюдаться и в природе. Однако, очевидно, что в подавляющем большинстве случаев динамические процессы регулируются тем или иным способом и периоды экспоненциального роста сменяются спадами численности.

В качестве одного из регуляторов динамики популяции может выступать внутривидовая (и внутривидовая) конкуренция. Ее значение резко возрастает, когда какой-либо ресурс (особенно пища) ограничен, а численность претендующих на него особей велика. В результате одна часть популяции выживает и дает потомство, а другая — гибнет. Наглядной моделью этих процессов являются уже обсуждавшиеся кривые выживания (см. рис. 11). При этом естественно меняется и генетическое разнообразие поселения.

В регуляции динамики участвуют и сложные физиолого-поведенческие механизмы. Например, в периоды наибольшей численности у полевок-экономок половозрелость может наступать на 9—11-й месяцы, а в период нарастания численности — уже на 20—25-й день! В ответ на изъятие части особей популяция может заметно увеличить скорость воспроизводства или количество потомков.

Рис. 12. Динамика роста популяции: а — логистическая; б — J-образная кривая (по Boudhey из Грина и др., 1990)



Динамика популяций каждого вида во многом определяется и случайными процессами, такими как непредсказуемые перемены погоды, других абиотических и биотических факторов и случайные ненаправленные изменения генетического состава популяций (дрейф генов и т. п.). С сокращением численности роль всех этих факторов возрастает.

В природе (и в экспериментах) динамика популяции часто хорошо соответствует так называемой логистической (сигмоид-

ной, S-образной) кривой (см. рис. 12, а), предложенной бельгийским математиком Пьером-Франсуа Ферхюльстом. В этом случае характер роста популяции зависит от ее численности. С увеличением последней скорость роста падает, а кривая приближается к K, т. е. к поддерживающей емкости среды, и выходит на плато. Подобный характер роста наиболее типичен для K-стратегов. Логистическая кривая описывается специальной моделью Ферхюльста:

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0)e^{-(rt)}}$$

где N_0 , N_t , r , t — те же параметры, что и в уравнении экспоненциального роста, а K — поддерживающая емкость среды.

Для r-стратегов используется экспоненциальная модель, в которой рост численности не зависит от плотности, но врожденная скорость роста может меняться (см. рис. 12, б). В этом случае кривая (часто ее называют J-образной) состоит как бы из двух экспоненциальных участков. Один из них отражает нарастание численности, врожденная скорость роста здесь больше нуля. Когда популяция в своем росте достигнет некоторой предельной величины (которая может быть больше K) значение r меняется на отрицательное и начинается резкое падение численности популяции. У таких видов периоды нарастания и падения численности чередуются. В результате можно наблюдать очень характерные циклические изменения численности популяции.

2.6. Вид как система популяций

Мы уже говорили о том, что родственные популяции, т. е. популяции одного вида связаны (или, по крайней мере, были связаны) процессом обмена генетической информации. Кроме того, каждая из таких популяций существует на одном и том же участке поверхности Земли на протяжении многих поколений, своеобразна и с генетической, и с эколого-географической точек зрения. Она занимает уникальное положение в пространстве. Все это позволяет говорить о *популяционной системе* вида.

По крайним внешним поселениям можно провести границы популяционной системы. Вне этих границ располагается *зона выселения*, куда особи вида способны периодически проникать, изредка там размножаться, но не закрепляются надолго. Область внутри этих границ, в пределах которой вид существует постоянно, называется *ареалом*.

Как вам уже известно, локальные популяции вида занимают не все пространство ареала. Более того, иногда поселения могут отсутствовать даже в местообитаниях, очень благоприятных для вида.

Там, где условия наиболее благоприятны, его популяции занимают все или почти все пригодные участки, а ближе к краям ареала популяции разрежены и часто отстоят друг от друга на большие расстояния. Именно здесь наблюдается исчезновение и появление новых популяций, что приводит и к смещениям границ ареала.

Экологические различия внутри популяционной системы каждого вида связаны в первую очередь с тем, что ареал занимает определенную площадь, часто большую — десятки и даже сотни тысяч квадратных километров. На этой территории (или акватории) вид существует при различных сочетаниях экологических факторов и заселяет разнообразные участки. Как говорят, вид заселяет разные местообитания. Чем больше ареал, тем больше это разнообразие.

В каждой части области распространения характер связей между локальными популяциями своеобразен: обмен генами где-то выражен лучше, а где-то хуже или вообще отсутствует. Часто это отражает историю появления таких поселений. Все это означает возможность объединения некоторых локальных популяций в группы и позволяет говорить об иерархическом строении популяционной системы. В общем виде наблюдаемую картину можно описать, по образному выражению А. Н. Промптова, как "кружево ареала".

Это означает, что, во-первых, условия в разных частях ареала благоприятствуют выживанию наиболее приспособленных к ним особей (и благоприятствуют или благоприятствовали первоначальному расселению сюда подобных форм), во-вторых, что приспособленность каждой популяции имеет свои особенности, а в-третьих, есть соответствующие различия

генофондов. Однако так как каждый вид обладает некоторыми общими свойствами, ограничивающими возможности его существования, это приводит к тому, что в разных частях ареала его популяции могут быть приурочены к внешне непохожим местообитаниям.

Для растений общая картина распределения поселений внутри ареала была впервые описана русским ботаником Василием Васильевичем Алехиным как *правило предварения*. Несколько позже другой наш соотечественник — энтомолог Григорий Яковлевич Бей-Биенко установил *правило зональной смены местообитаний* (рис. 13).

Так, если мы возьмем какой-то широко распространенный вид, например небольшое саранчовое — короткокрылого конька, и посмотрим, как его поселения распределены в разных частях ареала, то чаще всего можно наблюдать следующую картину (см. рис. 13):

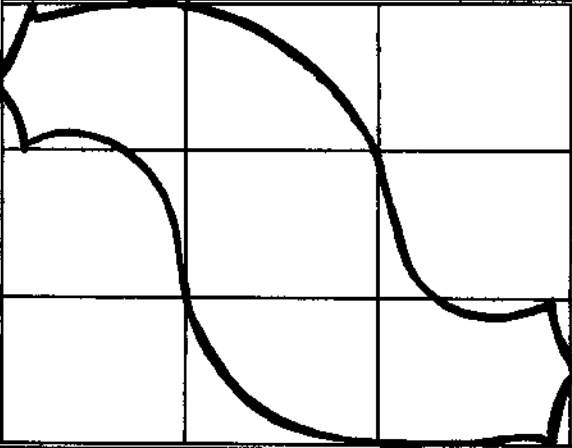
Часть ареала			Место обитания
Северная	Центральная	Южная	
			Сухие и прогреваемые
			Типичные для вида
			Влажные и прохладные

Рис. 13. Схема зональной смены местообитаний (ориг.)

В северной части ареала поселения приурочены к сухим и возвышенным, хорошо прогреваемым местообитаниям. Они

занимают небольшие участки и удалены друг от друга. В центре области распространения популяции встречаются во всех пригодных местах. Численность особей здесь наиболее велика, а соседние поселения часто смыкаются. На юге же поселения вида смещаются во влажные и относительно прохладные местообитания, например в речные долины, а у многих еще и в средне- и высокогорья.

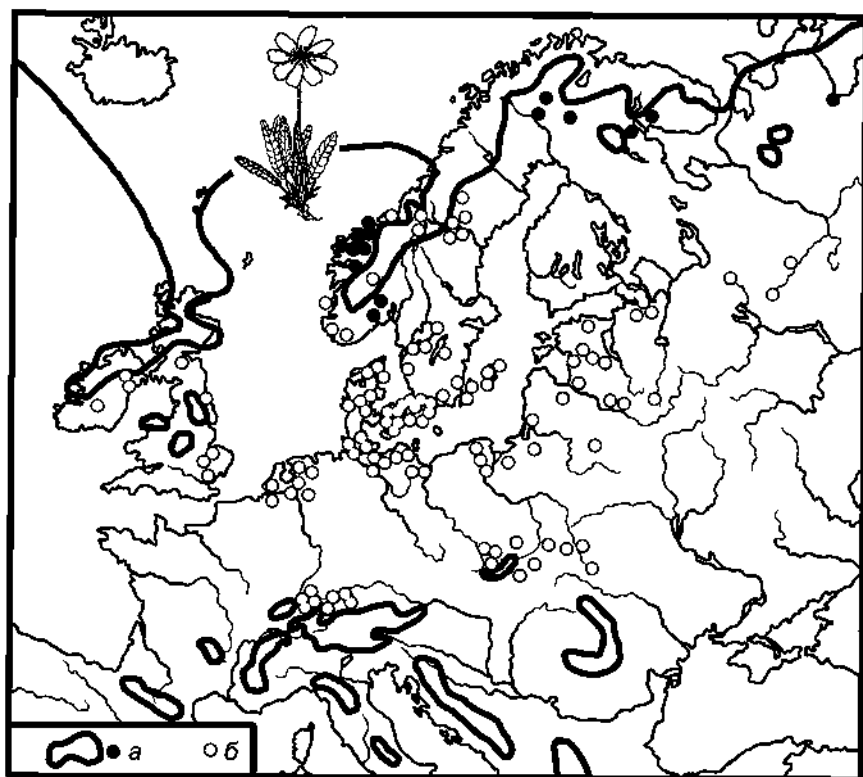
Распределение популяций вида внутри ареала позволяет выявить районы, наиболее благоприятные (оптимальные) для его существования. Оптимум соответствует, во-первых, области наиболее широкого расселения вида по местообитаниям, а во-вторых, наивысшему уровню его обилия.

Есть довольно большая группа широко расселенных видов, ареалы которых занимают сотни и даже миллионы тысяч квадратных километров. Но очевидно, что видов, расселенных по всей поверхности Земли нет, но есть формы, встречающиеся на всех континентах (кроме Антарктиды) либо во всех океанах. Именно их и называют *космополитами*. Таких видов немного. Среди сухопутных видов это, например, маршанция многообразная, папоротник-орляк, тростник, среди водных — финвал, кашалот, косатка и др. Большинство же форм ограничено в своем распространении каким-либо участком поверхности Земли — континентом или океаном, а чаще — каким-то меньшим районом. Есть, например, тундровые, степные и пустынные животные и растения. Если весь ареал вида располагается внутри какого-то сравнительно небольшого района, то такой вид называют *эндемичным*. Эндемиков особенно много в горах. Хорошо известны многочисленные эндемики оз. Байкал. Это в первую очередь разнообразные губки, плоские черви и рыбы.

Когда вид заселяет участки, удаленные друг от друга на такое большое расстояние, что связь между ними явно невозможна, говорят о разорванном ареале. Чаще всего это связано с историческим разрывом первоначально единого области распространения. Особенно интересны виды, части ареалов которых приурочена к лесным районам Европы, а другая — к Восточной Азии. Можно думать, что причины существования такого разрыва связаны с былыми наступлениями ледников и разрушением когда-то единой широколиственно-лесной зоны.

Другой пример — виды, расселенные в северной части континента (лесная зона) и в высокогорьях его юга. Вероятная причина разрывов такого типа — северо-южные смещения природных зон и их обитателей во время потеплений и похолоданий (рис. 14). Даже в последние 10 тыс. лет размах этих колебаний превышал 200 км.

Рис. 14. Распространение куропаточьей травы в Европе: а — современное,



б — в эпохи наступления ледников) (по Вальтеру, 1982, с изм.)

Это отражает изменения границ ареалов. У многих видов обычны расселяющиеся особи, которые могут встречаться далеко за пределами ареала. Они гибнут, не давая потомства, но иногда могут размножаться. Однако потомство таких особей обречено на гибель. Пример — разлет олеандрового бражника по Европе.

2.7. Вид и его экологическая ниша

Несмотря на сложность устройства популяционной системы и значительную изменчивость, любой вид (как и любая популяция) может быть охарактеризован с экологической точки зрения как некое целое.

Термин *экологическая ниша* был введен именно для описания вида как экологически целостной системы. Фактически экологическая ниша описывает положение (в том числе функциональное), которое тот или иной вид занимает по отношению к другим видам и абиотическим факторам.

Этот термин был предложен американским экологом Джозефом Гринеллом в 1917 г. для описания пространственного и поведенческого распределения особей разных видов по отношению друг к другу. Несколько позже другой его коллега Чарльз Элтон подчеркнул целесообразность использования термин «экологическая ниша» для характеристики положения вида в сообществе, особенно в трофических сетях. В этом случае, по образному выражению еще одного американского ученого Юджина Одума, экологическая ниша описывает «профессию» вида, а местообитание — его «адрес».

Конечно, попытки описания экологических особенностей видов предпринимались и до Гринелла. Так, уже давно хорошо известно, что одни виды способны существовать только в очень узких пределах условий, т. е. зона их толерантности узка. Это *стенобионты* (рис. 15). Другие, наоборот, заселяют крайне разнообразные местообитания. Последних часто называют *эврибионтами*, хотя понятно, что настоящих эврибионтов в природе фактически нет.

Реально можно говорить об экологической нише как общей сумме приспособлений вида, популяции или даже отдельной особи. Ниша — это характеристика возможностей организма при

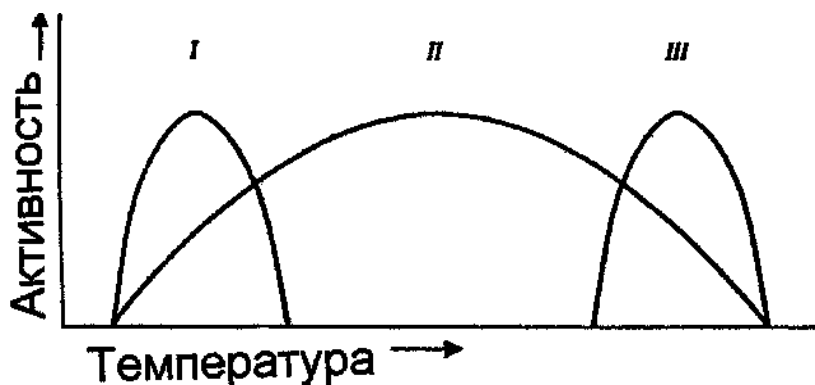


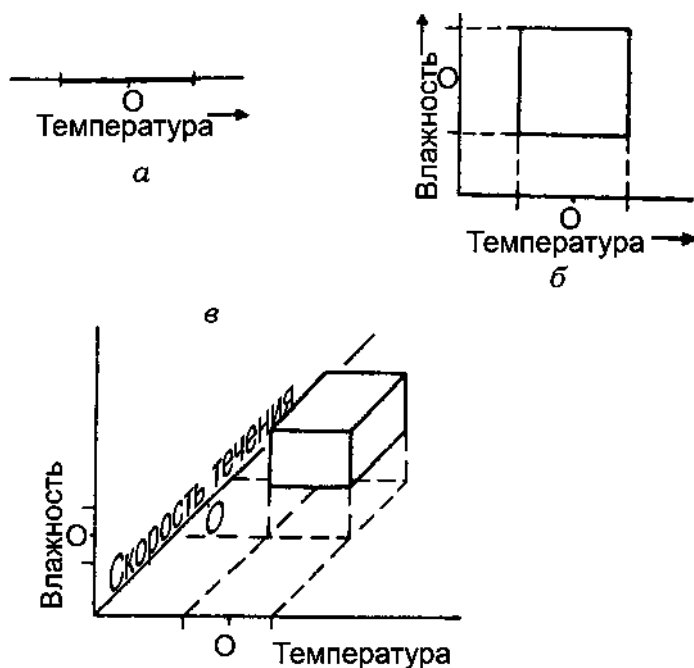
Рис. 15. Распределение стенобионтов (I, III) и эврибионта (II) по отношению к температуре (из Рутнер)



Рис. 16. Равнинный (слева) и горный (справа) экотипы одуванчика (по Вальтеру, с упрощением)

освоении окружающей среды. Нужно также отметить, что у многих видов на протяжении жизненного цикла фактически происходит смена экологических ниш, причем ниши личинки и взрослой особи могут различаться очень резко. Например, личинки стрекоз — типичные донные хищники водоемов, тогда как взрослые стрекозы, хотя и являются хищниками, но обитают в воздушном ярусе, изредка приземляясь на растения. У растений одной из распространенных форм разделения экологических ниш внутри одного вида является формирование так называемых *экотипов*, т. е. наследственно закрепленных рас, наблюдаемых в природе в своеобразных условиях (рис. 16).

Каждая такая ниша может быть охарактеризована по предельным значениям параметров, определяющих возможности существования вида (температуры, влажности, кислотности и т. п.). Если для ее описания использовать много (n) факторов, то можно представить себе нишу как некий n -мерный объем, где по каждой из n осей отложены параметры соответствующей зоны толерантности и оптимума (рис. 17). Это представление было развито англо-американским экологом Джорджем Эвелином Хатчинсоном, который считал, что нишу следует определять с учетом всего диапазона абиотических и биотических переменных среды, к которым вид должен быть приспособлен и под действием которых его популяции могут существовать бесконечно долгое время. Модель Хатчинсона идеализирует действительность, но именно она позволяет



продемонстрировать уникальность каждого вида (рис. 18).

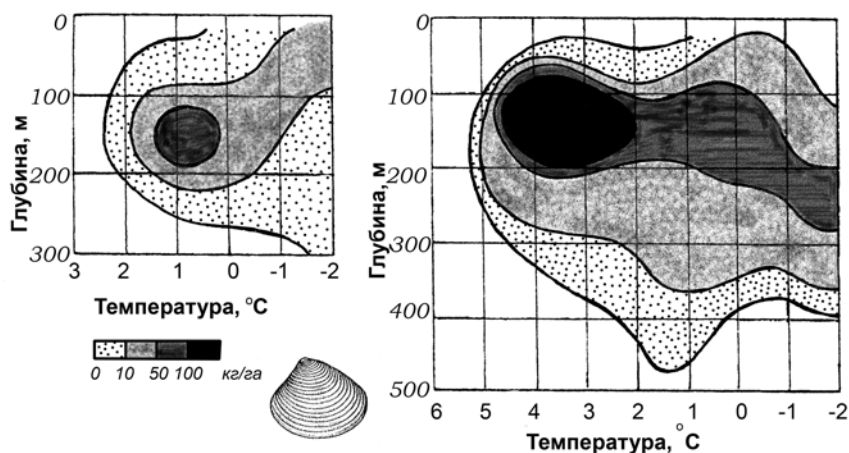


Рис. 17. Схематическое изображение экологической ниши (а — в одном, б — в двух, в — в трех измерениях; О — оптимум)

Рис. 18. Двумерное изображение экологических ниш двух близких видов двусторчатых моллюсков (показано распределение массы животных на единицу площади) (по Зенкевичу, с изм.)

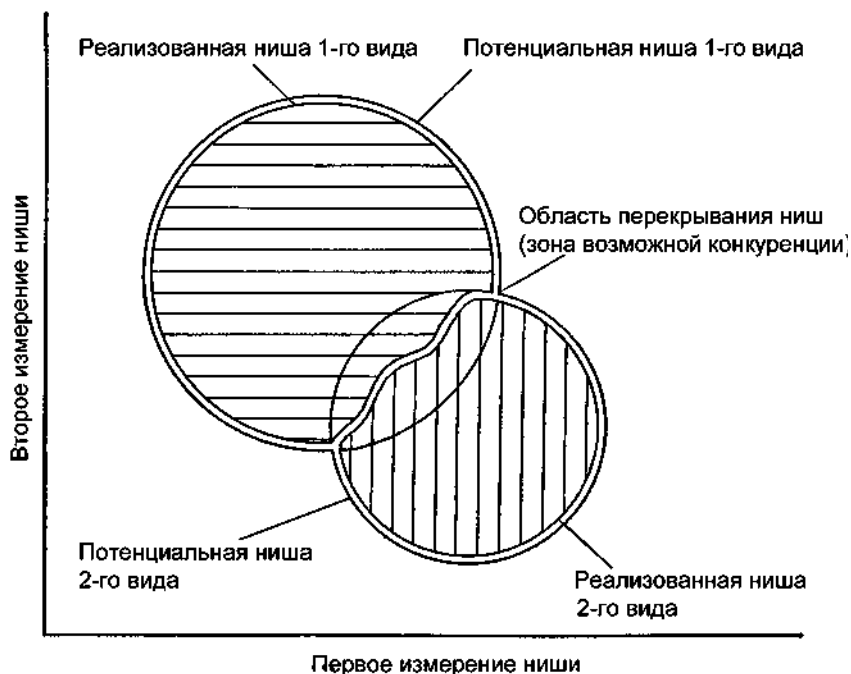
В этой модели ниша по каждой отдельной оси может быть охарактеризована двумя основными параметрами: положением центра ниши и ее шириной. Конечно, при обсуждении n -мерных объемов необходимо учитывать то, что многие экологические факторы взаимодействуют друг с другом и в итоге должны рассматриваться взаимосвязано. Кроме того, в пределах зоны толерантности есть участки, в разной степени благоприятные для вида. Вообще же, по крайней мере для животных, для описания экологической ниши достаточно трех оценок — место обитания, пища и время активности. Иногда просто говорят о пространственной и трофической нишах. Для растений и грибов более существенно отношение к абиотическим экологическим факторам, временной характер развития их популяций и прохождение жизненного цикла.

Естественно, что n -мерная фигура может быть отображена лишь в соответствующем n -мерном пространстве, по каждой оси

которого размещены значения одного из n факторов. Представления Хатчинсона о многомерной экологической нише позволяют описать экосистему как совокупность экологических ниш. Кроме того, открывается возможность сравнить экологические ниши разных (в том числе очень близких) видов и выделить для каждого из них *реализованную* и *потенциальную (фундаментальную)* экологические ниши (рис. 19). Первая характеризует экологическое n -мерное «пространство», в котором вид сейчас существует. В частности, его современный ареал соответствует реализованной нише в самом общем виде. Потенциальная ниша — это «пространство», в котором вид мог бы существовать, если бы на его пути не было бы каких-нибудь непреодолимых в данное время препятствий, важных врагов или мощных конкурентов. Это особенно существенно для прогноза возможного расселения того или иного вида.

Рис. 19. Соотношения потенциальных и реализованных ниш и область возможной конкуренции двух экологически близких видов (по Солбриг, Солбриг, 1982, с упрощением)

Даже внешне почти не различимые и совместно обитающие виды (в частности, виды-двойники) нередко хорошо различаются по своим экологическим особенностям. В первой половине XX в. считали, что в Европе распространен один вид малярийных комаров. Вместе с тем наблюдения показывали, что не все такие комары участвуют в переносе малярии. С



появлением новых методов (например цитогенетического анализа) и накоплением данных по экологии и особенностям развития стало ясно, что это не один вид, а комплекс из очень близких видов. Были найдены не только экологические, но и даже морфологические различия между ними.

Если мы сравним распространение близко родственных видов, то увидим, что часто их ареалы не перекрываются, но могут быть похожими, например, по отношению к природным зонам. Такие формы называют *викарирующими*. Типичный случай викарирования — распределение разных видов лиственниц в Северном полушарии — сибирской — в Западной Сибири, даурской — в Восточной Сибири и на северо-востоке Евразии, американской — в Северной Америке.

В тех же случаях, когда области распространения близких форм накладываются, чаще всего можно наблюдать значительное расхождение их экологических ниш, что нередко проявляется даже в сдвиге морфологической изменчивости. Такие различия носят исторический характер и, вероятно, в ряде случаев связаны с предшествующей изоляцией различных частей популяционной системы исходного вида.

При перекрывании экологических ниш друг с другом (особенно при использовании ограниченного ресурса — например пищи) может начаться конкуренция (см. рис. 19). Поэтому если два вида сосуществуют, то их экологические ниши конкуренции должны как-то различаться. Именно об этом говорит *закон конкурентного исключения*, основанный на работах русского эколога Георгия Францевича Гаузе: два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу. В результате экологические ниши видов, входящих в одно сообщества, пусть даже близкородственных, различаются. Поэтому такое исключение очень сложно проследить в природе, но можно воссоздать в лаборатории. Конкурентное исключение прослеживается и при расселении живых организмов с помощью человека. Например, появление на Гавайских о-вах ряда континентальных видов растений (страстоцветы) и птиц (домовой воробей, скворец) привело к исчезновению эндемичных форм.

Концепция экологической ниши позволяет выявить *экологические эквиваленты*, т. е. виды, занимающие очень похожие ниши, но в разных районах. Подобные формы часто не родственны друг другу. Так, нишу крупных травоядных в прериях Северной Америки занимают и занимали бизоны и вилороги, в степях Евразии — сайгаки и дикие лошади, а в саваннах Австралии — крупные кенгуру.

N-Мерное представление об экологической нише позволяет вскрыть сущность организации сообществ и биологического разнообразия. Для того чтобы оценить характер взаимоотношений экологических ниш разных видов в одном месте обитания используют расстояния между центрами ниш и их перекрывание по ширине. Конечно, сравнивают только несколько осей.

Ясно, что каждое сообщество включает виды как с совершенно различными, так и очень похожими экологическими нишами. Последние фактически очень близки по своему месту и роли в экосистеме. Совокупность таких видов в каком-либо сообществе называют *гильдией*. Живые существа, принадлежащие к одной гильдии, сильно взаимодействуют друг с другом и слабо — с остальными видами.

2.8. Виды и жизненные формы

По внешнему облику растения или животного очень часто можно определить характер его приспособления к окружающей среде. Так, насекомые, обитающие в кронах деревьев, обычно хорошо летают. Живущие на злаках организмы чаще всего узкие, вытянутые, нередко окрашены в соломенные или зеленоватые тона. Цветковые растения тундры приземисты, а их почки возобновления спрятаны в почву.

Совокупность приспособлений (в первую очередь, морфолого-анатомических и поведенческих) вида, позволяющих ему успешно существовать в тех или иных экологических обстановках, называется его *жизненной формой*. Этот термин был предложен датским ботаником Йоханнесом Эугениусом Вармингом в 1884 г., хотя сходные идеи обсуждались задолго до него. Обычно такая совокупность адаптаций отражена в общем облике (габитусе) живого существа, который сформировался в ходе предыдущей эволюции и реализуется в процессе индивидуального развития в определенных условиях обитания.

Часто разные виды (в том числе не родственные, но заселяющие сходные местообитания) очень близки по жизненной форме, можно сказать, что они принадлежат к одному типу жизненных форм. Многие такие типы имеют хорошо знакомые

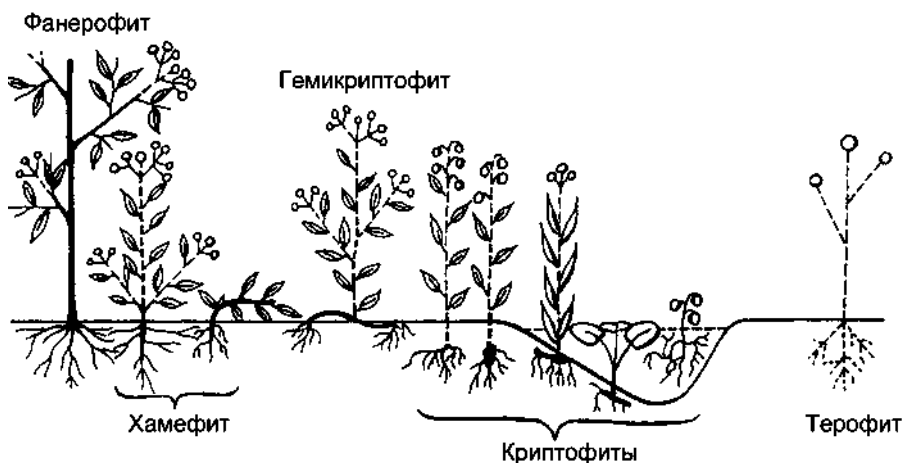
всем народные названия, например, деревья, кустарники, грызуны и т. д.

Но каждая крупная надвидовая таксономическая группа (особенно царства и типы) обладает определенными особенностями, сложившимися в ходе ее эволюции. Именно поэтому фактически невозможно выделить сходные типы жизненных форм для животных, грибов и растений.

Для **растений** (в первую очередь высших) известно несколько подходов к выделению жизненных форм. Наиболее часто используют классификацию, предложенную датским экологом Кристеном Раункиером и основанную преимущественно на положении органов возобновления (рис. 20):

Рис. 20. Жизненные формы высших растений (из Kijka по Воронову, 1987)

Фанерофиты — это в основном деревья и кустарники, почки возобновления которых расположены высоко над поверхностью почвы и защищены от неблагоприятных воздействий чешуйками и иными подобными образованиями. Сюда же относятся *деревянистые лианы* и *эпифиты* (растения, поселяющиеся на



надземных частях других растений).

Хамефиты — невысокие растения — кустарнички и полукустарнички, почки их возобновления размещаются близко к почве, зимой они покрываются снегом; примеры хамефитов —

брусника и черника.

Гемикриптофиты — это травянистые многолетники. Их надземные части отмирают, прикрывая почти возобновления, находящиеся на уровне почвы; таковы крапива двудомная и одуванчик лекарственный.

Криптофиты — растения с почками возобновления или верхушками видоизмененных побегов, скрытыми под землей или в другом субстрате; это различные луковичные, клубненосные и корневищные виды.

Терофиты — однолетние растения, переживающие неблагоприятные условия на стадии семян или спор.

Разнообразие жизненных форм **грибов** изучено хуже, но и среди них можно выделить определенные группы по приспособлению к разным условиям и к питанию разными субстратами.

Многочисленны *почвенно-подстилочные* грибы, значительная часть которых активно участвует в разложении органических веществ. Кроме того, в почве встречаются и грибы, живущие в зоне корневой системы растений. Интересно, что некоторые почвенные грибы способны ловить нематод и перерабатывать их. Несколько особняком среди почвенно-подстилочных грибов стоят формы, образующие крупные плодовые тела и существующие во взаимовыгодных отношениях с семенными растениями. При этом образуется *микориза*, связанная с формированием непосредственного контакта корней растений с грибами. Это так называемые микоризообразователи.

Другая широко распространенная симбиотическая форма существования грибов — это *лишайники* — стабильные объединения грибов с водорослями или цианобактериями.

Своеобразна группа *копрофилов* — грибов, обитающих на навозных кучах, в скоплениях экскрементов и на других подобных участках. Есть и *кератинофилы*, поселяющиеся на волосах, рогах и копытах животных. Весьма многочисленны *ксилофиты* — обитатели и разрушители как живой, так и мертвой древесины. Среди последних любопытны и важны домовые грибы, разрушающие деревянные части зданий.

Еще одна характерная группа грибов — это *плесени*, небольшие быстроразвивающиеся грибы с мелкими плодовыми телами, использующие для питания различные богатые

органикой субстраты. К ним близки другие водные и наземные грибы, перерабатывающие мертвые остатки других организмов. Очень велико значение паразитических грибов, поражающих как растения, так и животных, и даже другие грибы.

Многие типы жизненных форм **животных** очевидны, но общеупотребительных названий не имеют. Удобно отдельно рассмотреть обитателей суши и вод. Для первых к числу наиболее распространенных жизненных форм относятся:

Аэробиионты — активно летающие виды (многие птицы, летучие мыши, насекомые), обладающие приспособлением к полету.

Дендро- и тамнобионты — это обитатели деревьев и кустарников (многие млекопитающие, рептилии, насекомые, паукообразные). Чаще всего животные средних и мелких размеров, способные к лазанию по веткам и стволам.

Хортобионты — животные, живущие в толще травянистого покрова (многие насекомые, паукообразные, млекопитающие).

Герпетобионты — это обитатели подстилки и ее поверхности, в первую очередь насекомые, многоножки, клещи. Нередко они хорошо бегают, но не способны летать.

Педобионты — почвенные формы, в частности, некоторые насекомые, клещи, дождевые черви, млекопитающие, круглые черви. Такие виды либо обладают копательными приспособлениями, либо имеют тонкое и длинное тело и способны как бы пронизывать почву. Но некоторые настолько малы, что почвенные частицы не являются для них препятствием.

Животные и одноклеточные эукариоты, обитающие в воде, могут быть разделены на три основные группы жизненных форм:

1) *планктобионты*, или *планктеры*, — мелкие и пассивно плавающие животные и одноклеточные, чаще всего сосредоточивающиеся в верхних слоях воды (ракообразные, жгутиконосцы, инфузории, диатомеи, различные личинки). Они обладают приспособлениями для парения в толще воды;

2) *нектобионты* — активно плавающие обитатели толщи воды (рыбы, водные насекомые, головоногие, крупные ракообразные);

3) *бентобионты* — это формы, живущие на дне, даже нередко прикрепленные к нему либо закапывающиеся в грунт (многие

кишечнополостные, моллюски, черви, мшанки, иглокожие).

Естественно, можно выделить и другие группы, например обладающие приспособлениями к жизни в быстро текущих горных реках, обитателей коралловых рифов и т. п.

Глава 3. Сообщества и экосистемы

3.1. Сообщества и экосистемы

Любой природный, нарушенный или созданный человеком кусочек поверхности Земли заселен какой-то совокупностью разнообразных живых существ. Ее называют *сообществом*, подчеркивая то, что в нее входят представители разных видов, во-первых, нередко не похожих друг на друга ни морфологически, ни экологически, а во-вторых, связанных друг с другом определенным образом (местом и временем обитания, функционально и т. п.).

Вместе с тем каждое сообщество — это не столько совокупность видов, а сколько — многочисленных особей, к ним принадлежащих. А так как количество (или масса) особей одного вида может быть очень большим, а других — очень маленьким, то понятно, что их роли в сообществе будут неодинаковыми. Те группы, которые в сообществе преобладают, называют *доминирующими*, или *доминантами*. Нередко таковы наиболее заметные организмы (например, в лесу — деревья), но есть доминанты, которых рассмотреть невооруженным глазом сложно, таковы цианобактерии и очень мелкие круглые черви, обитающие в почве, — нематоды.

Считается, что доминанты наиболее важны и определяют характер функционирования сообществ. Среди них часто можно выделить *эдификаторы* — виды, создающие своей жизнедеятельностью среду, предопределяющую развитие других организмов.

В экологии понятие о сообществе используется очень широко. Его применяют и для совокупности особей, принадлежащих к какому-либо таксону (бабочкам, птицам, злакам и т. п.). В принципе такое сообщество может состоять и из одного вида. Но этот термин часто употребляют для обозначения всей совокупности живых существ, обитающих на каком-то небольшом участке. Тогда сообщество соответствует *биоценозу* (рис. 21), представление о котором было введено немецким биологом Карлом Мёбиусом в 1877 г. Исследователи экологии растений говорят о **растительности**, имея в виду совокупность растений

на том или ином участке, а в экологии животных используют аналогичный термин — *население* (животное население). В любом случае сообщество — это нечто большее, чем его отдельные части!

Естественно, ни одно сообщество не может длительно существовать без своеобразного сопровождения из неживых образований, таких как опад, почва, верхние слои горных пород, вода, воздух. Обратите внимание на то, что все они всегда в какой-то степени связаны с деятельностью живых организмов. Таковы, например, почвы. Подобные образования часто называют биокосными телами. Традиционно для обозначения совокупности неживых компонентов и биокосных тел используют термин *биотоп*.

Конечно, для каждого сообщества необходим приток энергии, а также веществ и информации. Наиболее обычный энергетический источник — это солнечное излучение. Именно для обозначения совокупности организмов и неживых компонентов, связанных потоками веществ и энергии, используют предложенный английским экологом Артуром Тенсли термин *экосистема* (рис. 22). Совокупность биоценоза и соответствующего ему биотопа русский эколог и ботаник Владимир Николаевич Сукачев

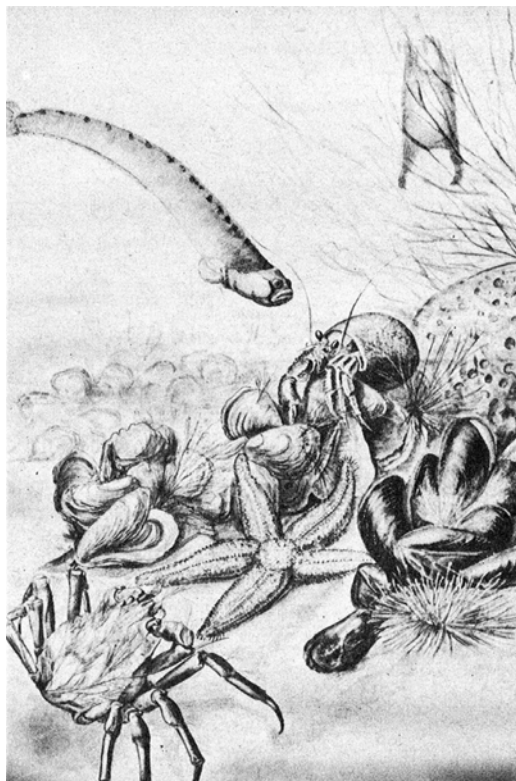
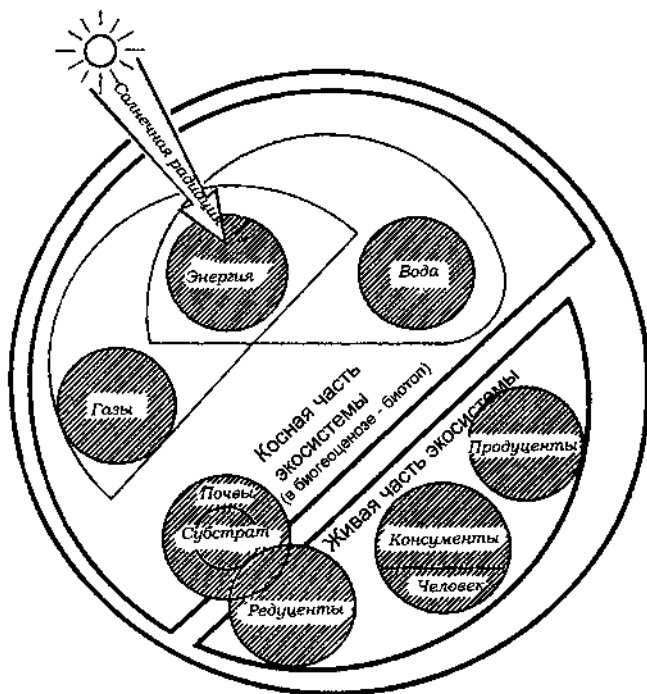


Рис. 21. Сообщество живых организмов устричной банки — прообраз понятия биоценоз (по Doflein из Новикова, 1980)

предложит называть *биогеоценозом*. Этот термин используется если речь идет о небольшом, относительно замкнутом в функциональном плане и однородном участке поверхности



Земли. Как вы понимаете, термин экосистема более широк. Соответственно биогеоценоз — экосистема очень низкого ранга.

Рис. 22. Основные блоки экосистемы (по Реймерсу, 1994, с упрощением)

Вы уже поняли, что любое сообщество живых существ в экосистеме включает представителей разных функциональных групп. Подобное разделение труда между разными видами обеспечивает возможность его существования на протяжении достаточно длительного времени, а также создает условия для

его самовозобновления и саморегуляции.

При характеристике сообщества используют такие показатели, как видовое богатство, численность, биомасса и продукция. *Видовое богатство* — это общее количество видов живых существ в сообществе. Этот показатель позволяет оценить сложность каждого сообщества. Часто высказывают предположение, что чем больше видов, тем устойчивее сообщество.

Продукция и биомасса, а в какой-то степени и численность, в общем демонстрируют «качество» функционирования каждого сообщества. Эти три параметра тесно связаны. *Численность* — это количество особей на единице площади, объема или учета (иногда во всем сообществе). Численность пытаются оценить почти всегда, но это довольно грубый показатель, так как особи разных видов могут резко различаться по линейным размерам. Понятно, что роль в сообществе одного слона и одной инфузории неодинакова. Поэтому численность чаще всего используют для расчета биомассы и продукции.

Биомасса — это вес живых существ (или соответствующий энергетический показатель) в какой-то момент времени на каком-то конкретном участке земной поверхности. Измеряется она обычно в единицах веса (тонны, килограммы и т. п.) на единице площади (гектар, км² и т. д.). *Продукция* — это количество биомассы (или соответствующей энергии), произведенной на какой-либо единице площади за определенный промежуток времени (например — т/га в год или кДж/га в год). Такая синтетическая оценка позволяет получить представление об общей продуктивности почти каждой экосистемы, так как большая ее часть (более 90 %) формируется за счет фотосинтезирующих организмов.

В наземных экосистемах большая часть биомассы приходится на высшие (сосудистые) растений. Соответственно они же производят основную часть продукции. В море же основная продукция — результат фотосинтетической активности одноклеточного планктона, в частности цианобактерий.

В некоторых экосистемах (особенно океанических) важную роль играют хемосинтезирующие формы. При этом используется энергия химических связей неорганических и простых

органических веществ. К числу современных хемосинтезирующих форм принадлежат некоторые прокариоты, например серо- и железобактерии. Первые окисляют сероводород до серной кислоты, а вторые закисное железо — в окисное. Жизнедеятельность хемосинтетиков характеризуется малым выходом энергии, поэтому они перерабатывают большое количество первичной «пищи». Например, железобактерии при образовании 1 г сырой биомассы окисляют 500 г сернокислого железа. Серобактерии (в том числе нитчатые) являются основными продуцентами в сероводородных источниках. В некоторых наземных экосистемах хемосинтезирующие бактерии могут играть важную роль. Так, нитрифицирующие бактерии переводят аммоний в легкоусваиваемые растениями нитраты.

Соотношение продукции и биомассы (П/Б) показывает скорость оборота биомассы, т. е. фактически интенсивность круговорота в экосистеме.

Часть первоначально зафиксированной энергии тратится на обеспечение жизненно важных процессов, таких как дыхание, выделение и т. д. Поэтому различают *валовую продукцию*, учитывающую всю произведенную энергию, и *чистую* — зафиксированную в биомассе. Кроме того, выделяют первичную продукцию, образуемую продуцентами, и вторичную, созданную при ее переработке. Чистая первичная продукция всей суши оценивается в 110—120 млрд т сухого вещества в год, морских экосистем — в 50—60 млрд т.

3.2. Функциональные блоки сообщества. Энергетические связи и трофические сети

Функционирование сообщества (или экосистемы) — это совокупность процессов, обеспечивающих его самовоспроизведение, самоорганизацию и саморегуляцию, включая перенос и преобразование вещества, энергии и информации. В основе этого процесса всегда лежит приток энергии извне. В подавляющем большинстве случаев это энергия солнечного излучения. Иногда сообщество использует энергию, поступающую из других экосистем либо энергию химических связей ранее накопленных неорганических веществ.

Всё это, так же как и значительное биохимическое сходство

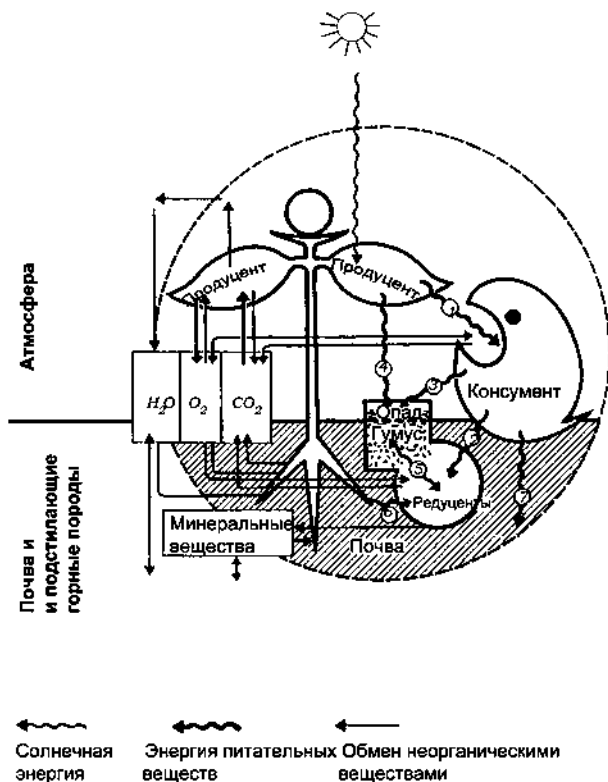
всех живых существ, выражено в общности функционального устройства сообществ и экосистем. Каждое из них включает постоянный набор определенных *функциональных блоков*. Без какого-либо блока (когда он уничтожен, например, разбушевавшейся стихией или человеком) функциональное единство экосистемы нарушится, и дальнейшее ее существование может оказаться под угрозой.

В основе каждого сообщества лежит блок *продуцентов* (рис. 23), включающий преобразователей солнечной энергии или энергии химических связей неорганических веществ в энергию органических связей. Естественно, его роль в экологических системах настоящего и прошлого крайне значима. Несомненно, что она будет очень большой и в будущем. Сейчас господствующей группой продуцентов в наземных и пресноводных экосистемах являются высшие (сосудистые) растения, в морских экосистемах — это настоящие водоросли (зеленые, красные и бурые), в некоторых биоценозах эту функцию выполняют прокариоты, в частности цианобактерии (синезеленые водоросли).

Основной путь фиксации солнечной энергии — это создание органической массы в результате фотосинтеза и последующих процессов. Роль продуцентов крайне велика и в процессе круговорота веществ. Кроме фиксации энергии при формировании биомассы происходит накопление органики, состоящей в первую очередь из углерода, водорода, кислорода и азота. Часть кислорода при наиболее широко распространенном типе фотосинтеза выделяется в атмосферу. Это означает, что почти весь кислород в современной атмосфере является биогенным, т. е. связанным по происхождению с живыми существами. Растения также накапливают и фиксируют в той или иной форме и другие химические элементы: почти во всех случаях — натрий, калий, кальций, магний, железо, медь, часто и в меньших количествах — стронций, литий, бор и другие элементы.

Еще один блок — это *консументы*. Экологическая роль консументов состоит в переработке биомассы, накопленной продуцентами, и создании новой, дополнительной биомассы. За счет продуцентов они увеличивают свою биомассу, тратя, естественно, часто энергии на обеспечение своей

жизнедеятельности, в частности выделяя ее в той или иной форме в окружающую среду. Фактически они перераспределяют

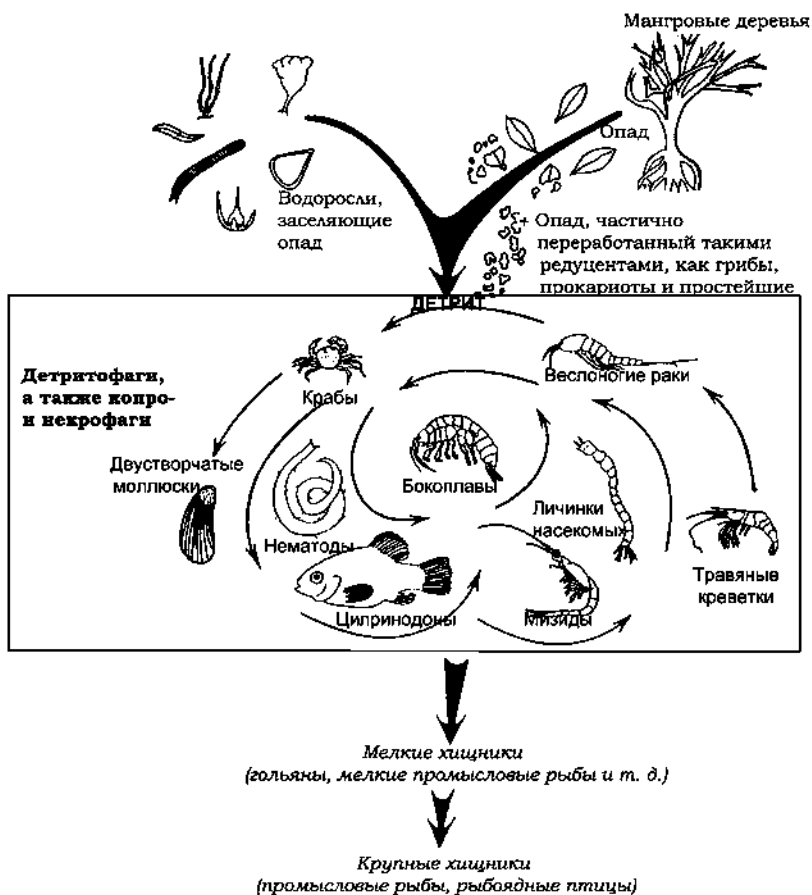


вещество и энергию во времени и пространстве. Консументы не только используют биомассу предшественников для увеличения своей, но нередко просто разрушают ее, облегчая жизнь редуцентам.

Рис. 23. Основные связи между функциональными блоками экосистемы (по Лархеру, 1978 с изм.): 1 — поедание животными и паразитизм; 2 — органические выделения животных и микроорганизмов; 3 — трупы животных и отмершие организмы; 4 — опад продуцентов; 5 — разложение органических веществ; 6 — органические выделения растений; 7 — потеря органического

вещества экосистемой

К консументам принадлежит большинство животных, а также некоторые грибы, растения и прокариоты. Среди них выделяют *консументов первого порядка*, использующих в пищу продуцентов, и *консументов второго порядка*, потребляющих первых. Консументов первого порядка чаще всего называют



фитофагами, т. е. поедающими растения, а *консументов второго порядка* — хищниками (если они полностью уничтожают

жертву) или паразитами (если они используют ее ресурсы постепенно, не доводя жертву сразу до гибели). Собственно хищники отличаются активным поведением и более или менее осмысленным освоением пространства, нацеленным на эффективное использование разреженной популяции жертвы. Ясно, что среди консументов второго порядка взаимоотношения могут быть очень сложными. Иногда также говорят и о консументах третьего и более высоких порядков.

Биомасса и продукция фитофагов в большинстве экосистем существенно меньше, чем у продуцентов. А численность и биомасса консументов второго порядка еще меньше (примерно на порядок), чем у фитофагов.

Фитофагов иногда можно уподобить хищникам (если они поедают растения целиком, например их семена и проростки), чаще же — при объедании их отдельных частей — это подобие паразитов. Во многих случаях консументы-фитофаги, объедая растения, увеличивают скорость их роста, в том числе за счет активизации фотосинтеза, либо из-за стимуляции покоящихся почек возобновления. Некоторые растения своеобразно защищаются от выедания копытными — нижняя часть их дернины попросту малосъедобна и малопитательна.

Растительоядные животные уничтожают до 2—10 % чистой продукции лесных экосистем. В травянистых экосистемах эта доля может быть значительно выше — до 30—60, иногда даже до 90 %. Иногда явно сказывается и косвенное воздействие фитофагов на блок продуцентов. Яркий пример такого влияния — вытаптывание травостоя при перевыпасе копытных.

Воздействие фитофагов очень часто избирательно. Некоторые из них питаются исключительно одним видом растений либо представителями одного семейства. Очень немногие фитофаги используют в пищу все доступные группы покрытосеменных. Часто это приводит к тому, что фитофаг значительно влияет на состояние популяции предпочитаемого растения. Известный пример — занесенный в Северную Америку зверобой продырявленный стал сорняком. Потребовался специальный завоз жука-листоеда, поедающего именно этот вид, для того, чтобы плотность его популяций стала низкой. Это позволило сохранить высокое видовое разнообразие местных растений.

Редуценты — это еще один важнейший функциональный блок биогеоценоза, включающий в свой состав живые организмы

(см. рис. 23). Роль этого блока состоит в переработке той массы мертвых тел всех погибших организмов, а также отходов их жизнедеятельности, которая постоянно накапливается в экосистеме. Деятельность редуцентов тесно связана с такими блоками экосистемы, как *опад* и *почвы*. Без него ни одно сообщество не могло бы функционировать. В разной обстановке он включает различные группы живых организмов, соотношения между которыми часто выявить сложно.

В наземных экосистемах редуценты в основном сосредоточены в постилке и в верхней толще почвы, т. е. там где накапливаются продукты жизнедеятельности продуцентов и консументов (*опад*). Особенно типичны редуценты среди прокариот, простейших, грибов (особенно пеницилловых и мукоровых), круглых и кольчатых червей, многоножек, клещей и насекомых.

Еще Ч. Дарвин в 1888 г. оценил роль дождевых червей в создании почвенного покрова на пастбище: по его данным, эти черви за 30 лет создали новый слой в 18 см толщиной. Каждый год дождевые черви оставляли на 1 га 50 т экскрементов.

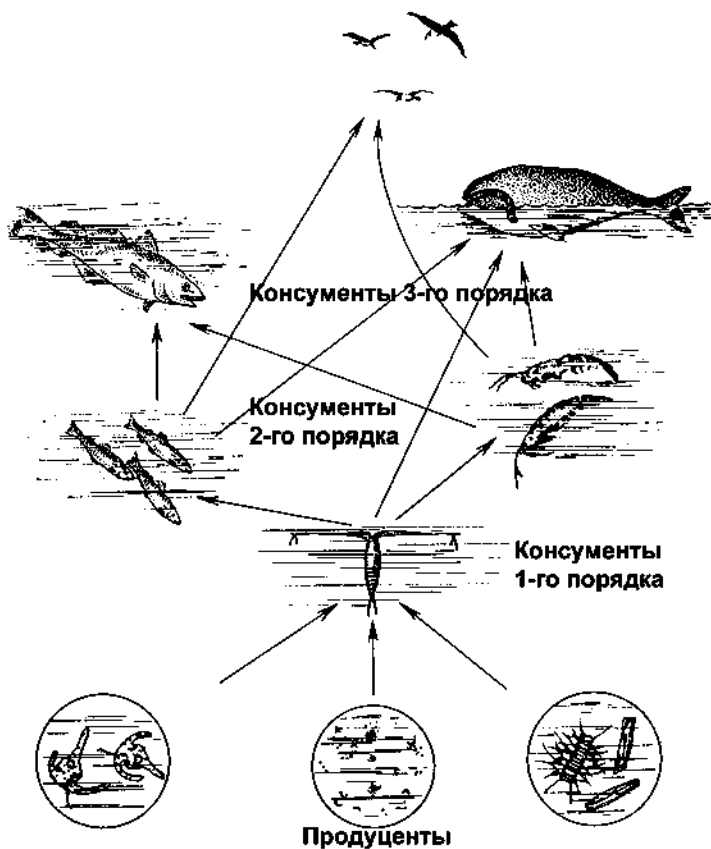
Во многих экосистемах велика роль *копрофагов* и *некрофагов*. Первые используют в пищу экскременты других животных, а вторые — их трупы. В Австралии после завоза из Европы рогатого скота на пастбищах начали образовываться целые залежи навоза, так как в местной фауне не было насекомых, которые были бы способны его перерабатывать. Пришлось проводить специальные исследования и завозить жуков-навозников из Африки. Интересно, что многие животные, не будучи копрофагами, часто поедают свои собственные экскременты. Показано, что в этом случае, например, многоножки заметно лучше растут.

В результате жизнедеятельности продуцентов, консументов и редуцентов формируется *опад*, который последние перерабатывают. *Опад* включает все накапливающееся и разрушающееся мертвое органическое вещество. Часто этот компонент экосистем принимает участие в обеспечении «памятных» функций, так как разложение опада может идти очень медленно. Реально это означает, что потоки энергии в сообществах разделены на пастбищную (рис. 24) и детритную части (рис. 25). В первом случае происходит прямое потребление

живых растений, во втором — цепь переработки начинается с накопленного мертвого вещества (опада).

Рис. 24. Пастбищная цепь в океанической экосистеме (по Зенкевичу, 1948 с упрощением)

Наличие четырех взаимосвязанных блоков: продуцент —

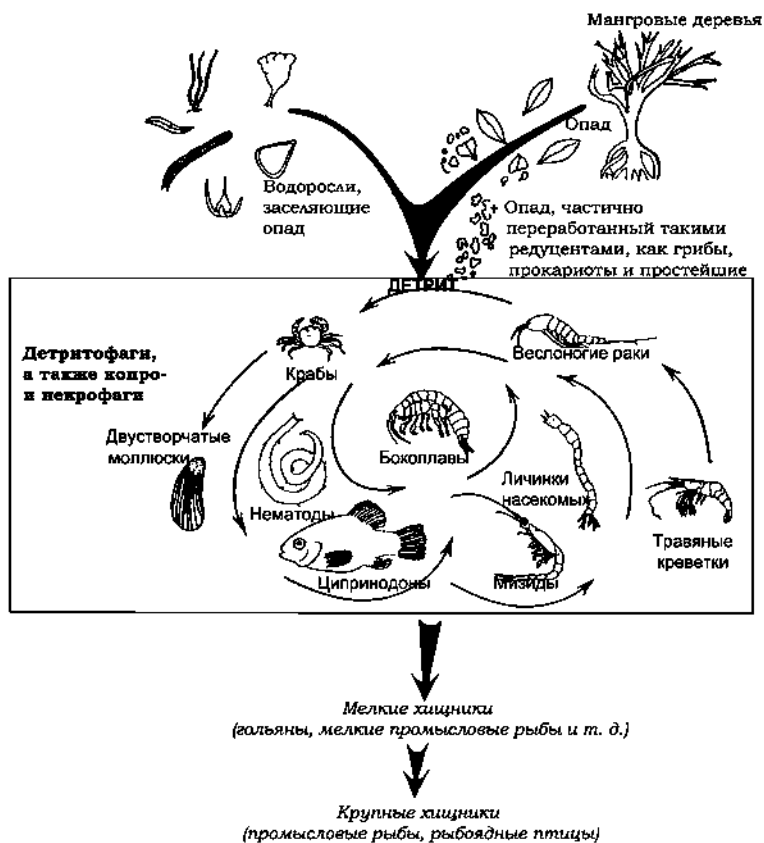


консумент первого порядка — консумент второго порядка — редуцент прослеживается всегда. Именно эту функциональную епочку имеют в виду, говоря о *пищевых (трофических) цепях* в экосистеме (см. рис. 23—25). Организмы, находящиеся на равном удалении от начала трофической цепи, относят к одному

трофическому уровню. Однако разные стадии развития и даже особи одного и того же вида могут принадлежать к различным трофическим уровням.

Рис. 25. Детритная цепь в мангровой экосистеме (по W. Odum из Ю. Одума, 1986 с изм.)

Взаимоотношения между разными блоками экосистемы в общем виде могут быть продемонстрированы в виде *экологических* (или *трофических*) *пирамид*. Выделяют три основных типа таких схем:



1) *пирамида численности*, отражающая соотношение количества особей в блоках этой цепи (рис. 26, верх);

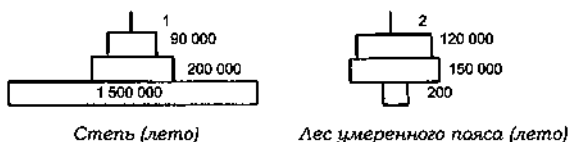
2) пирамида биомассы, также показывающая соответствующие отношения (рис. 26, *центр*);

3) пирамида продукции, или энергии, демонстрирующая величину потока энергии (рис. 26, *низ*). Так как при переходе от одного уровня к другому часть энергии теряется, переходя в тепло, энергетическая пирамида всегда сужена к верхним трофическим уровням. Остальные два типа пирамид могут быть расширены в любой части.

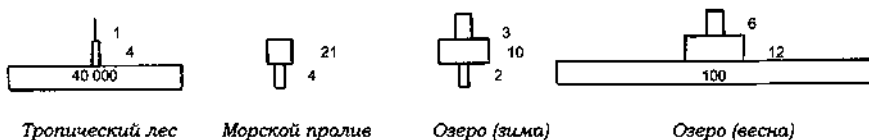
Рис. 26. Пирамиды численности, биомассы и продукции для различных экосистем (по Ю. Одуму и другим источникам)

Из-за присутствия редуцентов и рядов консументов трофические цепи включают более трех звеньев, обычно не менее пяти. Дополнительную сложность в их устройство вносит

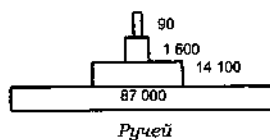
Пирамиды численности (кроме педобионтов), особей на 0,1 га



Пирамиды биомассы (сухой вес), г/кв. м



Пирамида продукции, кДж/кв. м x год



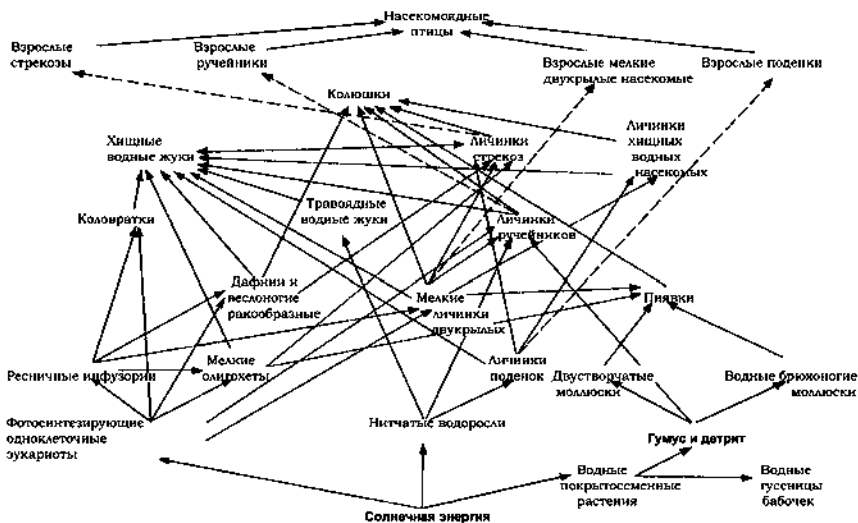
обязательное присутствие паразитов и сверхпаразитов (т. е. паразитов паразитов).

Реальные связи между отдельными видами очень сложны и

редко когда могут быть представлены в виде упорядоченных цепей без каких-либо разветвлений и пересечений. Поэтому лучше говорить о *трофических сетях* (рис. 27). На более высоких трофических уровнях разнообразие видов и их биомасса меньше. Именно поэтому изъятие из экосистемы их представителей (например, консументов второго или третьего порядков, в первую очередь хищников) может привести к существенным изменениям сообщества, в том числе к резким перестройкам в соотношении разных групп продуцентов и консументов первого порядка.

Рис. 27. Трофическая сеть в пресноводном водоеме (по Porham из Грина и др., 1990)

Каждая экосистема включает также другие блоки, в состав которых живые организмы не входят, но их влияние может быть



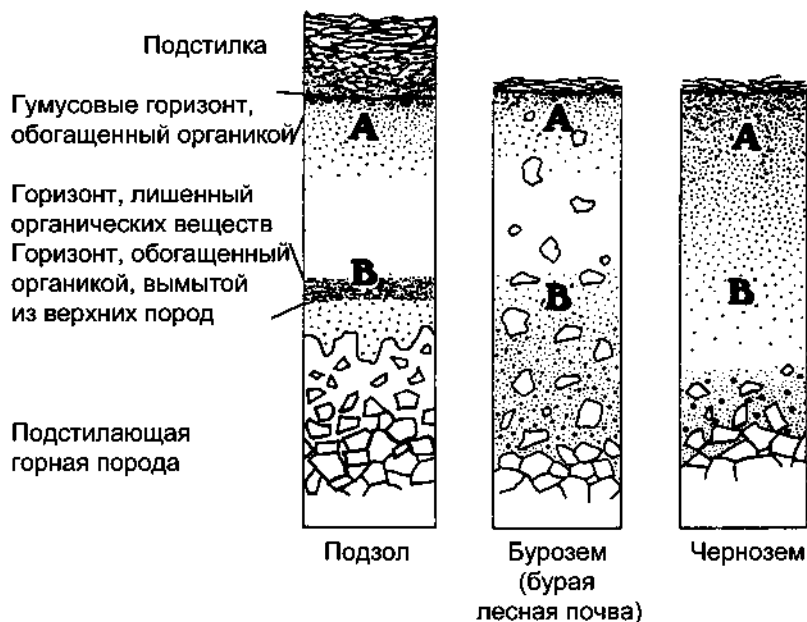
весьма существенным. К числу таковых относятся *биокосные тела*. Они образуются благодаря взаимодействию живого вещества и неорганических блоков. К числу типичных биокосных тел принадлежат *почвы* наземных экосистем и *илы*

водоемов. В почвах (в их верхних горизонтах — особенно в так называемом горизонте А) накапливаются органические вещества, ниже — продукты их дальнейшего разложения до неорганических составляющих (горизонт В) (рис. 28). Фактически, будучи тесно связанными по происхождению с биоценозом, почвы отражают историю смены экосистем на каждом конкретном участке. Их роль в функционировании экосистем также велика: во-первых, они являются средой обитания многообразных живых существ — от одноклеточных до довольно крупных многоклеточных (например, кротов), многие из которых принимают активное участие в разложении опада, во-вторых, в них сохраняются покоящиеся стадии разных групп живых существ (семена растений, яйца животных, споры простейших и т. д.), а в-третьих, через почвы идет поток необходимых для жизнедеятельности растений веществ. Это в значительной степени обуславливает то, что биокосные тела выполняют функции памяти экосистем.

Подстилающие горные породы — это та геологическая основа, тот фундамент, на котором «держится» экосистема. В состав экосистем включают только самый верхний (до нескольких метров) слой горных пород.

Вода является не менее важным компонентом каждой экосистемы. Для водоемов эта роль не требует пояснений. Но роль воды не менее существенна и на суше. Здесь вода (если даже не принимать во внимание то, что существование практически всех наземных видов без воды невозможно) также обеспечивает значительную часть переноса вещества и энергии. Перемещение воды вместе с растворенными в ней веществами во многом обеспечивает связь как между соседними, так и удаленными экосистемами. В приполярных, а также в некоторых горных районах, существенную роль в функционировании экосистем играет лед. Особенно важна так называемая многолетняя (вечная) мерзлота — ледяные прослойки в почве и подстилающих горных породах. Она ограничивает возможности развития экосистем и препятствует стоку жидкой воды, часто приводя к заболачиванию.

Рис. 28. Профили трех широко распространенных в России почв: А и В — основные горизонты



Еще один важнейший блок наземных экосистем — *воздух*, в том числе содержащийся в каких-либо внутренних полостях (например почвенных). Основная его функция — постоянный приток и обмен газов, с которыми связана жизнедеятельность живых существ (в первую очередь, кислорода). Кроме того, перемещение воздушных масс может вызвать, например, ветровую эрозию.

3.3. Межвидовые и межпопуляционные связи в сообществах

Суть каждого сообщества как системы заключается в наличии разнообразных связей между видами, а точнее — между представляющими их в экосистеме особями. Мы можем наблюдать все разнообразие подобных связей: от нестрогих до

очень строгих, жестких.

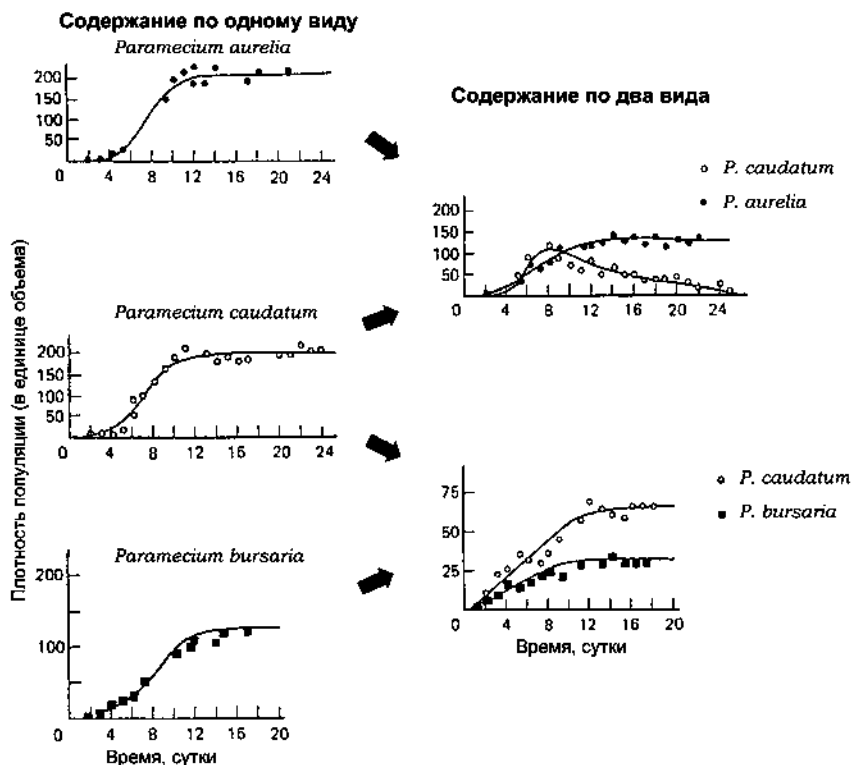
Часть связей несомненно носит функциональный характер, непосредственно отражает потоки вещества и энергии и во многом определяет принципиальные особенности устройства любой экосистемы. В первую очередь это отношения растения – фитофаг, жертва – хищник, жертва – паразит. Подобные связи — между разными функциональными блоками сообщества — охарактеризованы в предыдущем параграфе. Но разнообразие связей этим не исчерпывается. Весьма многообразны отношения между видами, относящимися к одному и тому же трофическому уровню. Есть и своеобразные связи между организмами различных трофических уровней, не имеющие прямого отношения к переносу вещества и энергии. Наличие этих связей влияет на жизнеспособность как отдельных особей, так и популяций.

Среди связей между видами одного трофического уровня наиболее обычна *конкуренция* — тип взаимоотношений, когда разные особи, популяции или виды используют один и тот же (обычно ограниченный) ресурс сходным образом.

В лабораторных исследованиях конкуренция воспроизводилась неоднократно. В классических экспериментах Г. Ф. Гаузе исследовал взаимодействие трех видов инфузорий — туфельек в разных попарных сочетаниях. Каждый из видов очень хорошо развивался в отсутствие других. Но когда в одной пробирке объединяли два вида (в двух вариантах), то оказывалось, что в первом случае всегда господствует один вид, а второй со временем полностью исчезает (рис. 29). Победа первого вида определялась гораздо более высокой скоростью роста его популяции. Во втором варианте, с другой парой видов, они сосуществовали, но на невысоком уровне численности. Оказалось, что первый вид держится в центральной части пробирки и поедает бактерии, а третий — предпочитает жить у дна и использует в питании дрожжи, т. е. их экологические ниши расходятся, по крайней мере, в одном измерении.

Для растений А. Тенсли показал, что два встречающихся в Великобритании вида подмаренников одинаково хорошо растут на почвах разной кислотности. Но в смешанных посадках на кислых почвах начинает господствовать один из них, а на щелочных — другой.

Рис. 29. Результаты экспериментов по конкурентным взаимоотношениям инфузорий-туфелек (по Gause, 1934)



Обычный результат таких экспериментов — вытеснение одного вида другим, более конкурентоспособным. Это позволило Г. Ф. Гаузе сформулировать уже известный вам закон конкурентного исключения (разд. 2.7). В природе явные последствия конкуренции редки, так как чаще всего прямые «столкновения» между видами избегаются за счет разделения экологических ниш, в первую очередь во времени и пространстве.

Конкурентные отношения могут проявляться разным образом, начиная от непосредственного выедания и кончая сложными

химическими воздействиями. К числу последних принадлежит *аллелопатия* — влияние одних растений на другие с помощью выделяемых ими химических соединений. Довольно обычна ситуация, когда эти вещества негативно влияют на другие виды. Так, содержащие фенольные соединения листья культивируемых человеком эвкалиптовых деревьев препятствуют в Калифорнии и в Средиземноморье разрастанию травянистых растений под их кронами. Сходное угнетающее воздействие описано и для шалфея белолистного. Как крайняя форма межвидовой конкуренции описан взаимный *антагонизм*. Так, эксперименты с двумя видами небольших жуков — мучных хрущаков — показали, что при совместном обитании они поедают друг друга, причем предпочитают представителей другого вида.

В отличие от конкуренции, *альтруизм* — это взаимодействие особей, которое приводит к увеличению приспособленности всей популяции или какого-то сообщества за счет снижения собственной жизнеспособности или даже гибели особи или их группы. Представления об альтруизме и взаимопомощи развивались нашими соотечественниками Карлом Федоровичем Кесслером и Петром Алексеевичем Кропоткиным, в какой-то степени противопоставлявших их естественному отбору. С экологической точки зрения альтруизм рассмотрел английский биолог Джон Холдейн. Эта форма отношений особенно характерна для групп близкородственных особей (семьи, в меньшей степени стада и стаи). Родительская забота — это одна из обычных форм альтруизма, так как родители снижают свою собственную приспособленность, затрачивая время и энергию на выращивание потомства. Это особенно характерно для К-стратегов. Пример альтруизма на межвидовом уровне: крики птиц, предупреждающие других животных о приближении хищника; при этом, естественно, кричащая особь подвергается опасности.

Довольно обычен в сообществах *симбиоз* — совместное обитание особей различных (симбиотических) видов. Подобные отношения могут формироваться и между формами, непосредственно связанными в трофической сети. Известны его разные формы. В первую очередь, это *мутуализм*, при котором сожители получают взаимную выгоду (например, многие деревья умеренного леса и микоризообразующие грибы).

Кроме того, часто встречается *комменсализм* — сожительство, выгодное только для одного сожителя и нейтральное для другого (первый часто использует второго как субстрат обитания). Фактически как одну из форм симбиоза можно рассматривать и хорошо известный вам паразитизм — случай, когда один из сожителей использует второго в качестве источника пищи, причиняя ему по меньшей мере неудобства (многочисленные паразитические черви).

Для мутуалистических отношений типично, что один из партнеров использует другого в качестве источника пищи, а другой за счет сожителя живет в более благоприятных (например, безопасных) условиях. Так, можно вспомнить коралловые полипы с их симбиотическими водорослями. Первые пользуются продуктами фотосинтеза, а вторые получают убежище. Еще более известна мутуалистическая природа лишайников.

Некоторые виды муравьев используют гусениц бабочек-голубянок, выделяющих сладкую жидкость. В отдельных случаях эти отношения очень сложны и своеобразны: муравьи разыскивают гусениц, уносят их на их кормовое растение, где продолжают ухаживать за ними, в частности защищая от врагов, даже на стадии куколки, т. е. до момента вылупления взрослой бабочки.

Достаточно разнообразны и примеры комменсализма. Многие растения имеют семена с различными зацепками и крючочками. Когда мимо плодоносящего растения пробегает какой-то зверь (например, овца), тогда эти семена остаются в его шерсти. Таким образом подобные виды расселяются. Очевидны выгоды этого приспособления для растений, животным же все равно.

Для паразитов характерны, во-первых, тесные связи с хозяевами, а во-вторых, использование хозяина как среды обитания. Паразиты (включая одноклеточных) широко расселены, и почти все многоклеточные организмы заселены большим числом разных их видов. Из одноклеточных паразитов очень типичен малярийный плазмодий со сложным жизненным циклом, включающем смену хозяев (малярийного комара и человека) и неоднократные бесполое размножения, в ходе которых численность особей паразита резко возрастает.

Сходным жизненным циклом обладают и некоторые

многоклеточные паразиты, например черви-сосальщики. Широко распространенная в Западной Сибири кошачья двуустка (описторх) значительную часть своей жизни проводит в водных экосистемах. Из ее яиц в воде выводятся личинки первого поколения. Это и следующее поколения развиваются в небольшом пресноводном моллюске — битинии. И первое и второе поколения размножаются партеногенетическим путем. Появляющиеся таким образом личинки третьего (последнего) поколения внедряются в мышечные ткани рыб. Для завершения жизненного цикла зараженную рыбу должен съесть хищник, в качестве которого может выступать и человек. Сложные жизненные циклы характерны и для многих других паразитов, например, грибов.

3.4. Пространственное устройство сообществ

Каждое сообщество пространственно неоднородно. На участке, занимаемом сообществом, неравномерно распределены и особи разных популяций и абиотические факторы. Более того, некоторые организмы (особенно крупные) могут существенно изменять окружающую их среду. Например, деревья и кустарники, а в меньшей степени травы, собирают влагу, которая стекает по их ветвям и стволам. Их кроны препятствуют проникновению прямого солнечного света. Поэтому под кронами заметно влажнее, да и суточные колебания температур здесь менее резкие, чем на соседних открытых участках.

Пространственная неоднородность любого сообщества в значительной степени обусловлена наличием разнообразных потоков переноса вещества и энергии, обеспечивающих связи как внутри него, так и с соседними экосистемами. Эти потоки могут быть *вертикальными* (например, опадение листвы деревьев), *горизонтальными* (движение воздуха) и *склоновыми* (обвалы, осыпи, водный сток и т. п.). Вертикальные и склоновые потоки в первую очередь определяются силой тяжести. Поэтому они направлены в основном сверху вниз. С перемещающимися животными и растениями связаны потоки и в противоположном направлении. Склоновые же перемещения могут четко проявляться даже при очень небольшом уклоне, особенно в тех случаях, когда выпадает довольно много осадков, а

почвенно-растительный покров нарушен. Так, в Восточной Африке с опытных участков в 50 м² на склоне в 3,5° снос был следующим:

	Почва, т/га	Вода, %
Мертвопокровный лес	0	0,4
Травянистая растительность	0	1,9
Поле однолетников	78	26,0
Пар	146	50,1

Каждое сообщество обладает более или менее ярко выраженной ярусной (вертикальной) структурой. В ней могут быть выделены *ярусы* — отдельные (иногда сравнительно хорошо обособленные) высотные слои, часто различающиеся функционально (рис. 30). В каждой наземной экосистеме можно выделить четыре главных яруса, в значительной степени соответствующих основным функциональным блокам: растительный покров, подстилку, почву и подстилающие горные породы. Каждый из них также может быть расчленен на отдельные высотные слои.



Рис. 30. Ярусы в смешанном лесу (по Крылову, 1984)

Особенно типично разделение на такие слои (обычно также называемые ярусами) растительного покрова лесных экосистем (рис. 30), хотя они могут быть прослежены и в степях и на лугах. В широколиственных лесах выделяют 5—6 ярусов:

- 1) деревья первой величины (дуб, липа, береза);
- 2) деревья второй величины (рябина, яблоня);
- 3) подлесок (шиповник, лещина);
- 4) высокие травы и кустарники (чистец лесной, багульник);
- 5) низкие травы (сныть) и приземные растения (мхи, копытень).

Многие *виды-эдификаторы* (особенно деревья) являются функциональными центрами, как бы объединяющими вокруг себя разные виды как по трофическим цепям, так и по месту обитания. Такие функционально-пространственные узлы в экосистеме называют *консорциями*. Подобные центры образуют своеобразный каркас сообщества. При изъятии центра консорции (например вырубке дерева) исчезают и многие связанные с ним виды.

Если посмотреть на сообщество сверху, то его можно представить себе как мозаику из отдельных консорций. Независимо от развития последних горизонтальная *мозаичность* сообщества прослеживается в большинстве случаев. Часто она поддерживается деятельностью животных. Например, роющие грызуны (такие как суслики, сурки, луговые собачки) при строительстве колониальных поселений и сооружении нор выбрасывают на поверхность огромное количество грунта, который зарастает в первую очередь бурьяном. Активность таких зверей может приводить и к выносу на поверхность солей.

Такая неоднородность и различие в экологических нишах отдельных видов должна была бы приводить к полному стиранию границ между соседними сообществами. Но часто провести их довольно просто. Она может идти по хорошо выраженным перепадам рельефа (например, по стыку горного склона и подгорной равнины) либо соответствовать резкой смене типа растительности (лесное и луговое сообщества). Четкие границы нередко связаны с пожарами либо иными серьезными физическими воздействиями (в том числе со стороны человека). Но любые границы между сообществами имеют какую-то ширину. Тогда они могут быть прослежены в виде своеобразных полос — *эктонов*, которые заселяются набором видов, часть которого связана с одним сообществом, часть — с другим (рис. 31). А кроме того, есть и организмы, свойственные только этой пограничной полосе. Пример — это заросли кустарников и

высокотравья на границе между лесными и лугово-степными сообществами лесостепной зоны.

Вместе с тем, как мы уже знаем, внутри сообщества всегда есть потоки вещества и энергии, обеспечивающие поддержание связей между различными его частями. Эти потоки выходят за пределы сообщества, пересекают его внешние границы. Это приводит к тому, что между соседними сообществами есть связи. Очень часто они осуществляются за счет стока воды и растворенных в ней веществ вдоль склона. Такой сток может быть как поверхностным, так и грунтовым.

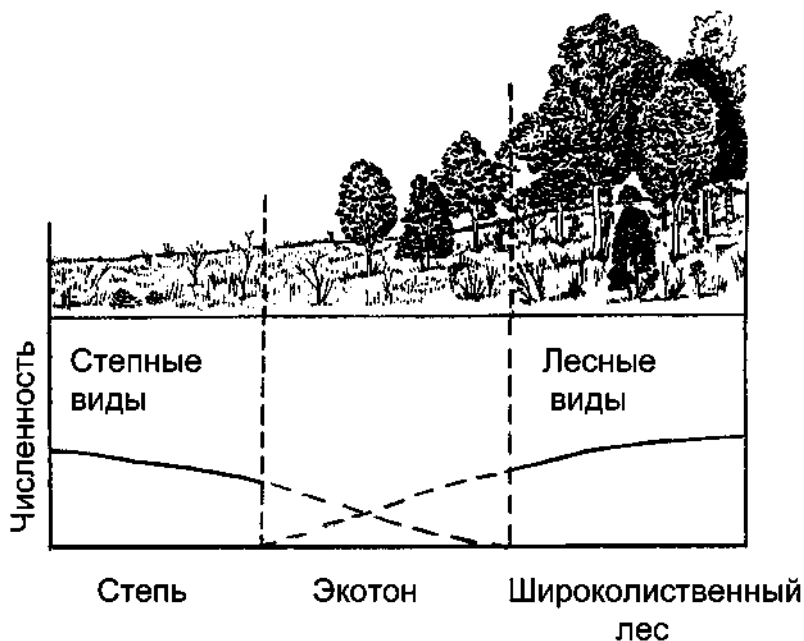
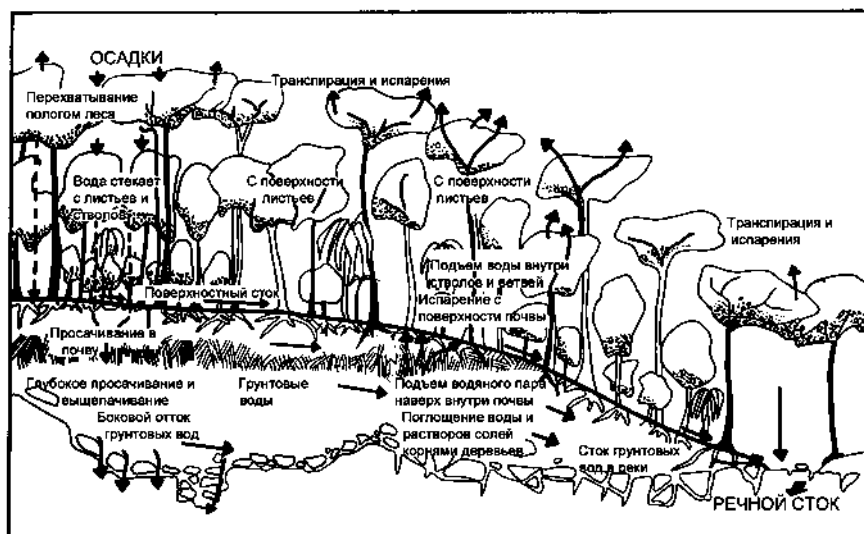


Рис. 31. Распределение степных и лесных видов в экотоне (по Небелу, 1993)

Подобные взаимодействия приводят к формированию *стоковых серий* (или *катен*), включающих ряды соседних экосистем (рис. 32) либо их частей. Те из них, которые лежат выше, получают воду только за счет атмосферных осадков. Но

поверхностный и грунтовый сток выносит часть химических веществ (в том числе и энергетически богатых) вниз. Поэтому лежащие ниже сообщества получают как бы дополнительную порцию вещества и энергии. Особенно характерно это для экосистем, лежащих в самой нижней части стоковой серии. Вместе с тем для них воздействие такого рода оказывается часто определяющим и приводящим к кризисам. Например, при внесении избыточного количества минеральных удобрений на поля, расположенные на равнине или верхних речных террасах, идет смыв их избытка. В результате в местном водоеме (озере или пруде) может оказаться большое количество удобрений, благоприятствующее «цветению» воды (в действительности, вспышке массового размножения цианобактерий и некоторых одноклеточных эвкариот). Поэтому необходим учет взаимодействия сообществ, по крайней мере, в пределах одного



водосборного бассейна.

Рис. 32. Стоковая серия экосистем в тропическом лесу (по Томасу, 1981 с изм.)

Взаимодействие соседних экосистем определяет

формирование природной системы более высокого уровня — *ландшафта*. С экологической точки зрения ландшафт — это система, объединяющая соседние экосистемы, закономерно повторяющиеся и связанные не только переносом вещества и энергии, но и динамическими особенностями. Именно ландшафт — это та система, это та организованная определенным образом часть пространства, где мы живем, творим и мыслим, это то, что мы изменяем, пытаемся приспособить к своим нуждам. Но очевидна и обратная связь — именно ландшафт накладывает отпечаток на жизнь людей и часто заставляет действовать их тем или иным образом.

3.5. Динамика сообществ

Каждое сообщество со временем изменяется. Говорят, что оно динамично. Устройство и внешний облик сообщества в какой-то момент времени называют его состоянием. Соответственно с течением времени одно состояние меняет другое.

Для почти всех сообществ типичны *флуктуации* — изменения, носящие колебательный характер, когда через какой-то промежуток времени сообщество возвращается к ранее пройденному состоянию. Флуктуации характерны для всех сообществ, особенно хорошо они выражены во внетропических широтах, в частности на всей территории России. Вы хорошо знаете разнообразные примеры суточных и сезонных смен. Часто такие смены называют *ритмами*. Последние связаны не только с характером вращения Земли вокруг своей оси и Солнца, но и с наличием у многих организмов так называемых *биологических часов* — своеобразного физиологического механизма измерения времени.

В сообществах суточные и сезонные флуктуации в первую очередь проявляются в сходной активности разных видов и функциональных групп. Например, появление опылителей связано с расцветанием соответствующих цветковых растений. Сезонные перелеты птиц совпадают с появлением доступной в большом количестве пищи. На рис. 33 вы можете видеть, как происходит сезонная смена соотношения продуцентов и консументов в планктонных сообществах полярных морей.

В морях и озерах ярко выражена и суточная периодичность. Планктонные животные ночью движутся вверх, к водной поверхности, а днем уходят вглубь.

Не так четко проявляются многолетние флуктуации. Однако во внетропических широтах, например в России, они выражены очень хорошо и вызваны климатическими изменениями. Например, в Барабинской лесостепи на юге Западной Сибири крайне засушливыми были 1841—1844, 1865—1867, 1900—1902 и 1950—1955 гг. Засухи оказывали значительное влияние на состояние местных сообществ — менялись доминанты в растительном покрове, неоднократно отмечались вспышки саранчовых, когда их численность достигала нескольких сотен особей на квадратный метр. В промежутках между этими засухами также чередовались влажные и сухие годы. Ритмика этого чередования частично соответствует известным 11-летним (реально — 9—14-летним) циклам солнечной активности.

Раз в несколько лет серьезные экологические изменения происходят в Тихом океане. Это явление называется Эль-Ниньо.

Нормальная циркуляция океанических течений, когда, в частности, у Тихоокеанского побережья Южной Америки происходит подъем холодных вод, изменяется. Поверхностные слои на востоке Тихого океана теплеют на несколько градусов, косяки рыбы уходят в другие районы, а на прилегающие части суши обрушиваются дожди. Западные берега Тихого океана и Южной Азии, наоборот, страдают от засух. Фактически приход Эль-Ниньо прослеживается в масштабе всей Земли.

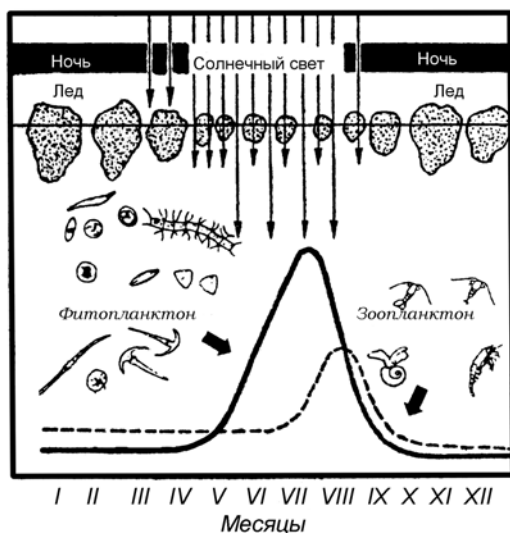


Рис. 33. Сезонные изменения в планктонном сообществе в полярных морях (по Богорову, 1969, с изм.)

Также широко распространены *сукцессии*. Они проявляются в закономерной и направленной (в отличие от флуктуаций) смене одного состояния сообщества другим. Сукцессия часто начинается после полного или частичного разрушения экосистемы, когда-то существовавшей на данном участке. Начальные и конечные состояния сообщества непохожи друг на друга. Нередко характеристики сообщества от начала сукцессии к ее концу меняются настолько сильно, что правильнее рассматривать соответствующие сообщества как самостоятельные. Фактически с сукцессиями связано формирование сообществ. Это обуславливают их высокую значимость для всех экосистем.

Первичные сукцессии начинаются, когда все компоненты существовавших ранее экосистем разрушены либо на этом участке земной поверхности экосистем вообще не было. Таковы, например, лавовые поля, появляющиеся после извержения вулканов. Первичная сукцессия включает длинный ряд состояний, начинающийся с самых ранних стадий, на которых происходит заселение голых участков горных пород живыми существами и формируются примитивные почвы. Затем появляются более крупные животные и растения, почвы постепенно развиваются. По представлениям американского эколога Фредерика Клементса, заканчивается первичная сукцессии состоянием *климакса*. Климакс соответствует типичной для данного района экосистеме (или экосистемам). Климаксные состояния могут поддерживаться наиболее долго. Длительность первичной сукцессии зависит от типа климаксного сообщества. Так, в степях — это около 70—100 лет, в лесах сукцессия может идти на протяжении 500—700 лет, а вот в тундрах — до нескольких тысяч лет.

Теоретически направленность первичных сукцессий к определенному климаксу должна была бы привести к полному господству климаксных сообществ на обширных территориях. Но в действительности каждый участок поверхности Земли площадью 0,5—1 км² и больше чаще всего включает экосистемы на разных стадиях развития. И это нормально. За счет такой мозаики поддерживается общая устойчивость не только каждого конкретного сообщества, но и всей их совокупности. Очевидно, что в современных условиях первичные сукцессии относительно

редки. Чаще приходится сталкиваться со *вторичными сукцессиями*, которые начинаются после изъятия из экосистемы какого-то блока либо его значительного нарушения. Большая часть других блоков сохраняется либо изменения в них не столь велики. Так, в лесах и в степях вторичные сукцессии очень часто начинаются после пожаров.

Сейчас особенно широко распространены различные типы антропогенных вторичных сукцессий, связанных с деятельностью человека. Многие из них являются *восстановительными*. Таковы, например, *залежные сукцессии*, начинающиеся после забрасывания какого-либо поля. При таком восстановлении, например, в лесной зоне, наблюдается очень характерная последовательность стадий: однолетние сорняки (бурьян) > многолетние травы > кустарники > быстрорастущие деревья > деревья, характерные для данной зоны. В результате восстановительная сукцессия через ряд последовательных стадий завершается климаксом (рис. 34). Нередко воздействия (особенно внешние, например перевыпас) могут возвращать сообщество на более раннюю сукцессионную стадию.

Естественно, в природе очень трудно вычленить «чистые» сукцессии и «чистые» флуктуации, так как в действительности они накладываются друг на друга. Именно поэтому динамика природного сообщества крайне сложна. Кроме того, широко распространены скачкообразные изменения экосистем, обычно связанные с внешними воздействиями, — *нарушения*, или *катастрофы*. Подобные события могут

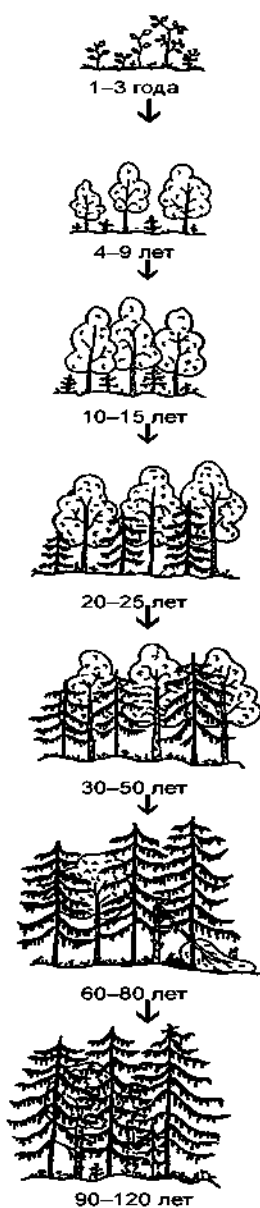


Рис. 34. Восстановление ельника после вырубki (по Новикову, 1979)

резко поменять ход сукцессии и вернуть экосистему в исходное состояние. В природе катастрофические изменения могут быть связаны с оползнями, лавинами, извержениями лавы, экстремально высокими паводками, пожарами и т. п. В последние века катастрофический характер часто носит деятельность человека.

Разнообразие сукцессий и флуктуаций во многом определяет то, что с динамической точки зрения природные экосистемы обладают той или иной степенью устойчивости. Под *устойчивостью* мы будем понимать способность системы противостоять внешним и внутренним возмущениям с сохранением равновесного состояния, характера функционирования и динамики в течение относительно продолжительного времени (порядка сотен, реже десятков лет). Для поддержания устойчивости расходуется ранее накопленная энергия.

В целом устойчивость каждой экосистемы обеспечивается в первую очередь рядом факторов:

1) общей совокупностью генофондов живых организмов. Именно генофонды определяют характер наследования признаков и именно от них во многом зависят будущие популяции, входящих в экосистему видов;

2) консервативными биокосными компонентами экосистемы — главным образом почвой, запасами органического вещества, связанными с деятельностью растений, особенностями микроклимата;

3) исходными особенностями среды — коренными горными породами, направленностью и характером стока и т. п.;

4) наличием каких-либо источников восстановления генофондов (как в пределах самой экосистемы, так и за ее пределами);

5) наличием источника энергии.

3.6. Как формируются сообщества?

Однозначный ответ на этот вопрос дать нельзя. Очевидна значительная роль организмов, живущих на соседних участках и способных расселяться. Если сохранилась почва, то сохраняются также семена, споры, куколки, яйца и другие

покоящиеся стадии. Но источники появления живых существ могут располагаться и далеко — в десятках, сотнях и даже тысячах километров.

Наблюдаемая в природе картина довольно проста: чем дальше источник, тем меньше видовое богатство сообщества и тем «страннее» сообщество. Последнее может быть выражено в отсутствии каких-то организмов, имеющих в нормальных условиях. Например, на океанических островах, никогда не имевших связи с континентами, отсутствуют наземные млекопитающие, земноводные, многие группы насекомых. Поэтому нет или почти нет привычных хищников, т. е. консументов второго и третьего порядков. Но в сообществе должны быть представлены все функциональные блоки. Поэтому развитие каждого сообщества направлено на их заполнение и максимальную упаковку экологических ниш. В результате, например, за время существования таких островов появились хищники в группах, в которых на континентах их нет. Таковы хищные гусеницы бабочек-пядениц на Гавайских о-вах.

В общем формирование любого сообщества определяется, во-первых, емкостью среды (фактически поступающей извне энергией), во-вторых, взаимоотношениями входящих в состав сообщества видов (конкуренцией, взаимной приспособленностью), а в-третьих, пространственно-временной неоднородностью. Конечно, этот процесс требует времени.

Формирование сообщества может идти двумя резко различными путями. Первый — это случайный подбор всех видов. Альтернативой является формирование из каких-то уже существующих «готовых» групп видов, взаимоприспособленных друг к другу. Очевидно, что случайность более характерна для ситуаций, когда сообщества появляются при отсутствии уже сложившихся экосистем по соседству (например, на островах). Появление же уже сложившихся групп видов типично на участках, окруженных развитыми сообществами. Ясно, что в чистом виде оба этих пути реализуются редко.

Океанические острова являются хорошей моделью для изучения формирования сообществ. Природный эксперимент на небольшом о-ве Кракатау, сообщества которого были полностью уничтожены при взрыве вулкана в 1883 г., показал, что заселение шло за счет видов, способных тем или иным способом

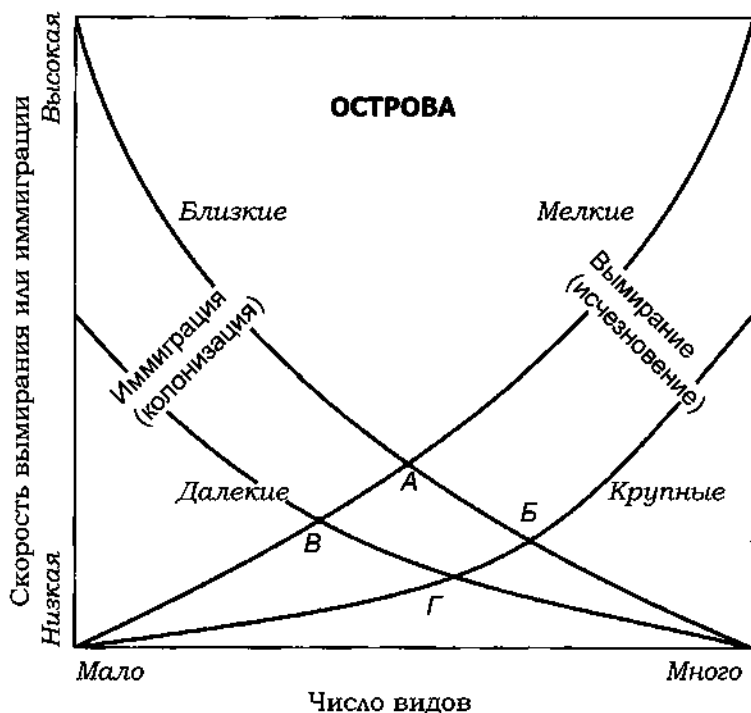
— по воде или воздуху — пересечь почти 40-километровую водную полосу между этим островком и соседними большими островами. Вероятно, вскоре после катастрофы на оголенных участках поселились цианобактерии. Через 9 мес появился первый паук, вскоре после этого — первые споровые и семенные растения, птицы и рептилии. Через 50 лет на острове рос молодой тропический лес, населенный более чем 1 200 видами животных.

В самом простом виде процесс формирования сообщества можно описать *моделью равновесия* Роберта Хелмера Мак-Артура и Эдварда Осборна Уилсона (Вильсона) (рис. 35). В соответствии с ней биота океанического острова находится в состоянии динамического равновесия между иммиграцией из районов, служащих источником заселения (например близлежащего континента), и вымиранием колонистов. На рис. 35 вы видите, что при увеличении числа видов на острове скорость успешного внедрения новых видов падает, а вероятность вымирания возрастает. Принципиально, что на пересечении кривых есть точка S, соответствующая равновесному числу видов. Естественно, виды могут обновляться.

На самом деле это лишь модель. Формирование сообществ на реальном острове определяется его размерами (это, в частности, отражено на рис. 35 разными кривыми), близостью источника заселения и неоднородностью среды. Однако модель Мак-Артура и Уилсона, несмотря на существенные ограничения, применима и к обширным и разнообразным континентальным и океаническим просторам, где как острова могут рассматриваться некоторые ландшафты — оазисы в пустыне, глубоководные впадины и даже отдельные крупные растения. Это позволяет предполагать, что можно говорить о каком-то равновесном уровне разнообразия для каждого участка поверхности Земли.

Видовое разнообразие сообщества в значительной степени определяется упаковкой реализованных экологических ниш. Об этом говорит *принцип плотной упаковки* Мак-Артура — виды, объединенные в сообщества, используют все возможности для существования, предоставленные средой, с минимальной конкуренцией между собой и максимальной биологической продуктивностью в условиях данного конкретного

местообитания. При этом «экологическое пространство» заполняется с наибольшей плотностью. Формирование



сообщества достигается за счет расхождения ниш по различным осям. Важно, что не способные передвигаться растения используют неоднородность местообитаний, а также расходятся по времени активности.

Рис. 35. Изменение скоростей иммиграции (заселения) и вымирания (исчезновения) на мелких и крупных островах согласно модели Мак-Артура и Уилсона (по «Conservation biology»): А—Г — точки равновесия (А — мелкие близко расположенные, Б — крупные близко расположенные, В — мелкие и удаленные друг от друга, Г — крупные и удаленные друг от друга)

Проникновение нового вида в сообщество приводит к выработке своей экологической ниши и сужению ниш других организмов. И наоборот, изъятие вида означает возможность расширения ниш оставшихся форм. Но особенно важно, что такое вторжение или изъятие часто влияет и на виды из других функциональных блоков.

Так, длительные наблюдения в целинных степях юга России показали, что отсутствие выпаса копытных приводит к утере степными сообществами многих характерных свойств, в частности, к исчезновению видов, принадлежащих к красиво цветущему разнотравью. Изменение в составе хищников, несмотря на их малочисленность в сообществе, может резко изменить его характер. Например, разведение в оз. Гатун (Панамский канал) хищной рыбы-цихлиды привело к резкой перестройке трофической сети, в том числе ее упрощению и исчезновению части видов.

В целом можно говорить о том, что более богаты видами сообщества:

- 1) находящиеся на более поздних стадиях сукцессии и относящиеся к давно сложившимся типам;
- 2) существующие в местообитаниях с хорошо выраженной пространственно-временной неоднородностью;
- 3) сформировавшиеся в условиях с большим притоком энергии;
- 4) существующие в более стабильных условиях.

Однако так как сукцессионное развитие сообщества идет в сторону увеличения энергетических затрат на поддержание устойчивости, разнообразие на климаксовой стадии может быть меньшим, чем на промежуточных этапах.

В состав сообщества нередко входят близко родственные или экологически похожие виды, но лишь в определенных сочетаниях, препятствующих проникновению пришельцев. Это важно и потому, что присутствие в сообществе в каждой функциональной группе не одного вида, а нескольких близких форм может значительно повышать его устойчивость. Такие результаты подкрепляют традиционную точку зрения, суть которой заключается в том, что чем выше видовое разнообразие сообщества, тем оно устойчивее. Но при этом следует иметь в виду, что устойчивость, конечно, связана также с жесткостью связей между элементами сообщества. В экваториальных лесах

при очень высоком разнообразии обилие таких связей (когда, например, какой-то вид насекомого питается исключительно на молодых листьях единственного вида деревьев) приводит к тому, что резкое воздействие приводит к катастрофическим результатам. Именно поэтому для поддержания устойчивости важна определенная гибкость связей.

Глава 4. Биосфера

4.1. Биосфера и биомы

Потоки переноса вещества и энергии (в том числе и с непосредственным участием живых организмов) могут связывать не только соседние биогеоценозы, но и охватывать всю поверхность Земли. Поэтому можно говорить о единой, сложной и взаимосвязанной экосистеме высшего ранга — *биосфере*.

Биосфера — это сложная, грандиозная эколого-географическая система, включающая в себя многочисленные системы низших рангов: биогеоценозы, популяции, организмы. Все они определенным образом взаимодействуют друг с другом и обеспечивают, с одной стороны, определенную устойчивость биосферы, а с другой — ее развитие, эволюцию. Во многом и то и другое определяется биологическим разнообразием, т. е. тем многообразием форм жизни и биологических систем, какое мы можем реально наблюдать ныне и реконструируем для прошлых эпох.

Современное представление о биосфере как уникальной саморегулируемой, самовоспроизводимой и самоорганизующейся системе восходит к работам французского философа и палеонтолога Пьера Тейяра де Шардена и русского ученого Владимира Ивановича Вернадского начала XX в. Английский исследователь Джеймс Лавлок, развивая их взгляды, образно описывает биосферу как своеобразный сверхорганизм — *Гею*.

Биосфера в современном ее понимании — это оболочка Земли, охваченная деятельностью живого, в том числе и те части планеты, которые непосредственно зависят или зависели от нее в прошлом.

Верхняя граница биосферы соответствует озоновому слою стратосферы, т. е. располагается на высоте около 22–25 км. Нижняя проходит в основном по нижним горизонтам отложений осадочных пород, т. е. на глубине 5–7 км (рис. 36).

Та часть биосферы, где сейчас живые существа встречаются постоянно называют *эубиосферой*. Ее мощность существенно меньше — 5–6 км над поверхностью Земли и менее километра под ее поверхностью (если не принимать во внимание данные последних десятилетий XX в. по глубинным сообществам прокариот).

Общая биомасса биосферы (в сухом виде) оценивается в $2,5 \times 10^{12}$ т. Большая ее часть приходится на сушу (в основном на наземную растительность), а в водных экосистемах биомасса составляет всего около $0,003 \times 10^{12}$ т. Средняя же биомасса на один квадратный метр несколько превышает килограмм.

Новейшие данные позволяют пересмотреть эти величины. В верхних слоях земной коры выявлены богатейшие сообщества анаэробных бактерий, заселяющих как осадочные, так и другие горные породы (например базальты), нарушенные трещинами с водой. Они обнаружены даже на больших глубинах — глубже 3 000 м. По самым скромным оценкам, возможная живая масса таких бактериальных сообществ достигает 2×10^{14} т.

Если попытаться оценить общую массу самой биосферы, т. е. сложить биомассу, все органическое вещество биогенного происхождения и присутствующие в биосфере косные вещества, то эта величина может быть оценена в $2,5\text{—}3 \times 10^{18}$ т. Это означает, что весовая доля живого вещества в биосфере относительно невелика. Однако не следует забывать, что значительная (если не большая) часть биосферы создавалась миллионы лет в ходе деятельности живых существ, да и современное функционирование биосферы во многом определяется их активностью.

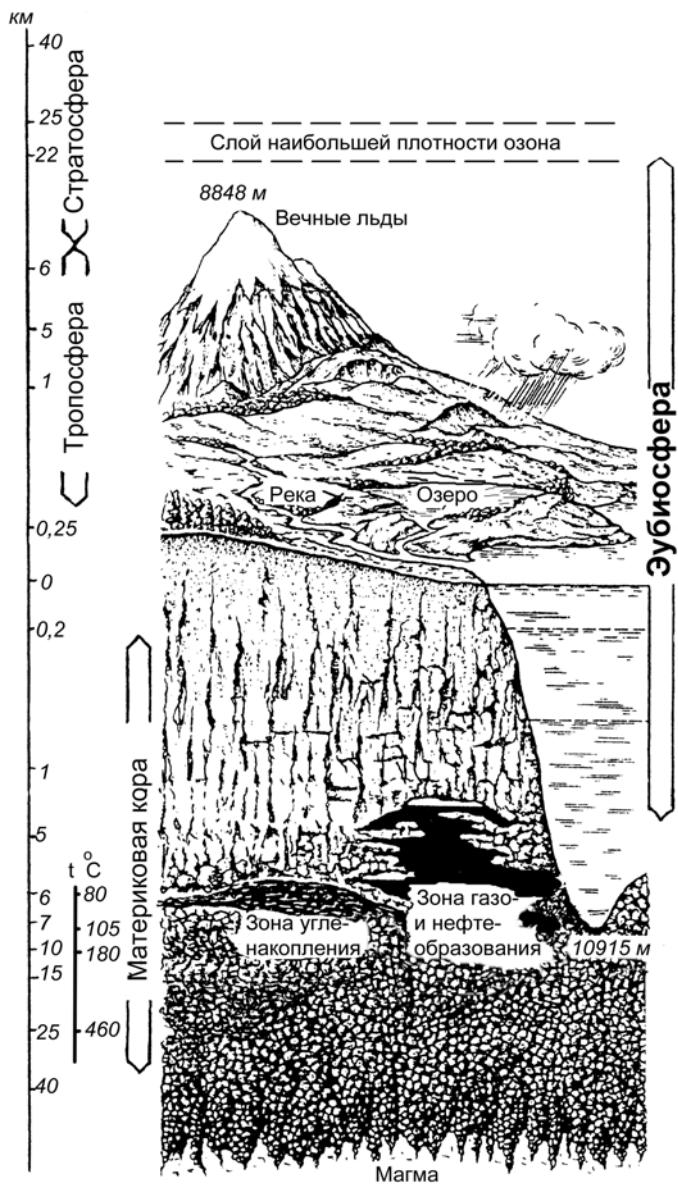
По некоторым оценкам, биомасса, произведенная за последний миллиард лет, может составлять около 2×10^{20} т (при неизменном среднем уровне суммарной годовой продукции — $2,3 \times 10^{11}$ т). Эта величина в 10 раз больше массы всей земной коры.

Биосфера неоднородна. Меняется ее мощность, насыщенность живыми организмами и косным веществом. Это определяется многими причинами. Самые главные из них хорошо знакомы

вам из физической географии. Это — основные географические факторы:

1) *зональность*, связанная с шарообразной формой планеты, ее вращением вокруг оси и соответствующей неравномерной теплообеспеченностью;

2) *секторность*, отражающая неравномерное распределение суши и моря и соответствующее неравномерное перемещение по континентам влажных воздушных масс;



3) *тектоническая дифференциация*, связанная с развитием рельефа и создающая на поверхности Земли сложную мозаику экосистем, располагающихся на разных высотах, различных склонах и в неодинаковом положении по отношению к водному стоку. Именно это во многом определяет наблюдаемое многообразие природных и нарушенных экосистем.

На суше проявляется влияние всех этих факторов. Первый из них обуславливает существование на всех континентах более или менее правильно протягивающихся природных зон.

По их расположению Северное и Южное полушарие зеркально симметричны. Вместе с тем на всех континентах эта картина нарушена в результате развития секторности и тектонической дифференциации. Поэтому нередко природные зоны вытянуты не с запада на восток, а с северо-запада на юго-восток (как в Северной Америке). Во многом это определяет как общий характер распределения продукции и биомассы (рис. 37), так и особенности и разнообразие сообществ.

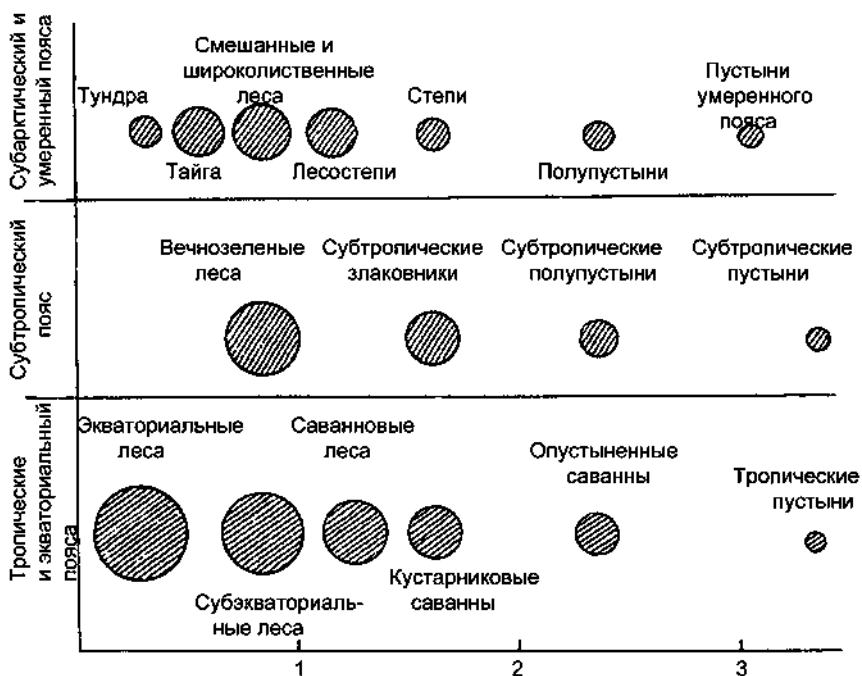
В каждой точке земной поверхности складываются уникальные условия, нигде больше точно не повторяющиеся. Именно поэтому разнообразие сообществ почти неисчерпаемо. Однако в биосфере можно выделить основные их типы — *биомы*, существование которых во многом определяется общими физико-географическими условиями. Большинство биомов имеют свои народные названия — тайга, степь, пустыня и т. д.

Биомы различаются не только по видовому составу организмов, но и по биомассе, продукции, по скорости сукцессионных процессов (см. таблицу).

Можно выделить несколько основных групп биомов.

Лесные биомы существуют в условиях хорошего увлажнения и достаточной теплообеспеченности. Для них характерно господство деревьев и связанных с ними животных. Их биомасса много больше годовой продукции. Темпы сукцессий можно оценить как средние.

При недостаточном увлажнении, но сравнительно хорошей обеспеченности теплом формируются **травянистые биомы** — степи, прерии, саванны и т. п. Здесь господствуют травы, а деревья и кустарники относительно редки или отсутствуют вовсе. Обильны травоядные животные — копытные, грызуны,



саранчовые. Отношение биомасса/продукция близко к единице. Скорость сукцессионных смен высокая.

Рис. 37. Распределение биологической продукции в зависимости от обеспеченности теплом и влагой (диаметр кружков пропорционален биологической продукции; по горизонтали отложена величина отношения радиационного баланса к количеству тепла, необходимому для испарения годовой суммы осадков) (по Реймерсу, 1990, с изм.)

Аридные биомы — пустыни и полупустыни — типичны для районов с острым дефицитом влаги. Местные растения разрежены, а основная часть фитомассы находится под землей. Однако нередко хорошо представлены как различные фитофаги (в том числе и крупные копытные), так и редуценты. Отношение биомасса/продукция отчетливо зависит от особенностей конкретного типа пустынь, а вот сукцессионные процессы очень

замедлены.

В условиях недостатка тепла и постоянной подземной мерзлоты развиваются **биомы приполярных районов**. Обычны мхи и лишайники, а также низкие кустарники и кустарнички. В Северном полушарии к числу типичных фитофагов относятся северные олени, лемминги, гуси. Запас биомассы превышает годовую продукцию, но скорость сукцессионных смен крайне мала.

Своеобразны **горные биомы**. На низких высотах обычны экосистемы, близкие к местным равнинным. Выше же чаще всего появляются экосистемы, напоминающие биомы, характерные для более высоких широт. В высоких горных системах ряд завершается аналогами равнинных тундр и полярных пустынь.

В таблице представлены биомасса, продукция и продолжительность сукцессионных процессов в различных биомах

Биом		Био-масса, т/га	Зоо-масса, кг/га	Продукция, т/га в год	Продолжительность сукцессии, годы
1		2	3	4	5
Лесные	Экваториальные и тропические леса	350 – 650	100 – 150	15 – 30	50 – 200
	Леса средиземно-морского типа	150 – 400	40 – 60	10 – 16	200 – 500
	Леса умеренного типа	200 – 400	20 – 130	8 – 12	200 – 400

Травянистые	Саванны	20 – 40	15 – 50	7 – 15	100 – 200
	Степи, лесостепи, прерии	15 – 25	5 – 30	10 – 15	100

1		2	3	4	5
Аридные (пустыни и полупустыни)		1 – 5	1 – 3	0,5 – 3	1000
Тундры и лесотундры		1 – 6	5 – 20	1 – 6	1000 – 3000
Океанические и морские	Открытый океан	0,01 – 0,05	90	1 – 2	Нет данных
	Мелководья	0 – 15	700	3 – 10	Нет данных
	Коралловые рифы	20	1500	25	7 – 10

Наземные биомы отличаются большим разнообразием по сравнению с водными, где влияние основных географических факторов сглажено благодаря выравнивающим свойствам водной среды. Поэтому **водные биомы** не похожи на наземные. Им свойственна гораздо большая однородность.

В водоемах часто хорошо проявляются не только и не столько зональные особенности, а сколько расчленение по глубине, связанное как с разделением слоев воды, так и с ограниченным проникновением света. Именно поэтому основная продукция здесь производится в верхних, хорошо освещаемых слоях. Для водных биомов типичны замедленные изменения во времени.

Водные экосистемы находятся в самом нижнем положении на

стоковой серии. Следовательно, они могут меняться из-за нарушения или изменения стока. Вообще говоря, значительная часть зафиксированной энергии поступает в водные экосистемы с суши. Продуктивность таких экосистем может быть очень большой, особенно на хорошо прогреваемых и освещаемых мелководьях. В отличие от суши основная продукция создается фотосинтезирующими одноклеточными (цианобактерии, диатомеи, кокколитофорида и др.). На больших глубинах, куда не проникает солнечный свет, экосистемы зависят от притока вещества сверху, но могут существовать и за счет веществ и энергии, поступающих из горячих источников.

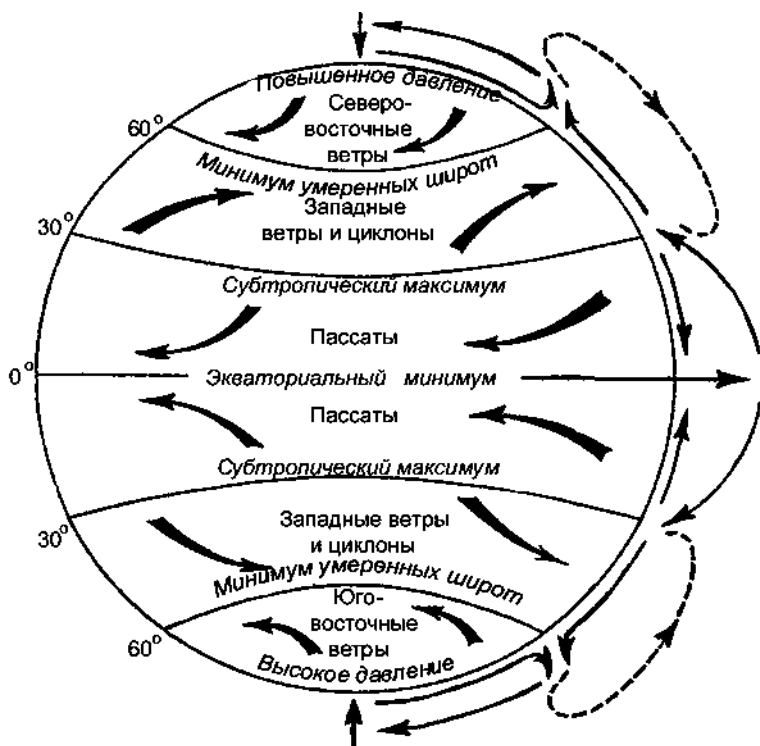
Все биомы неразрывно связаны друг с другом. Наиболее важные связи обеспечиваются перемещениями воздушных и водных масс.

Общий характер их движения (рис. 38) определяется, во-первых, тепловыми различиями экваториальных и приполярных широт, во-вторых, вращением Земли, а во-третьих, разнообразными препятствиями (континентами — для океанических течений, горными хребтами — для воздушных потоков).

Рис. 38. Основные направления перемещения воздушных масс (по Шубаеву, 1977)

У экватора дуют северо-восточные (в Северном полушарии) ветры (пассаты) и господствуют восточные течения. В умеренных широтах преобладает перенос с запада на восток, а в приполярных областях — снова восточные. На циркуляцию воздушных масс влияет и сезонное изменение теплового режима на различных участках земной поверхности.

Циркуляция воды в океанах во многом напоминает общую



циркуляцию воздушных масс: восточно-западный перенос в экваториальных широтах и западно-восточный — в умеренных. Часто хорошо прослеживается подъем холодных вод с глубин.

Нередко обмены веществом и энергией между отдельными экосистемами обеспечиваются миграциями животных. При массовых миграциях количество перемещаемой биомассы может превышать миллионы тонн.

Миграционные потоки характерны также для экосистем, расположенных вдоль берегов морей и океанов. Здесь многие животные находят пропитание в океане, а большую часть жизни проводят на суше.

4.2. Живое вещество и биогенные круговороты в биосфере

Живое вещество, т. е. вся совокупность живых организмов, в биосфере выполняет важнейшие функции:

- *энергетическую* — именно живые организмы обеспечивают фиксацию энергии солнечного излучения и энергии химических связей;

- *концентрационную* — живые существа избирательно накапливают в своих организмах различные химические элементы и соединения;

- *деструктивную* — специализированные группы организмов осуществляют минерализацию органики и даже разрушение некоторых неорганических соединений;

- *средообразующую* — живые существа изменяют физико-химические свойства окружающей среды;

- *транспортную* — во время миграций живые организмы перемещают в пространстве значительные количества вещества и энергии.

Создание органического вещества и его распад обеспечивают постоянный и частично замкнутый обмен веществ и энергии между живыми организмами и средой их обитания. Эти перемещения названы *биологическим (биотическим) круговоротом*, или *биогеохимическими циклами* (рис. 39). Они хорошо выражены в масштабе всей биосферы, но прослеживаются даже и в биогеоценозах. В ходе этих циклов атомы многих элементов рано или поздно проходят через живые организмы. Так, посчитано, что для кислорода этот цикл

составляет около 2 000 лет.

Биологический круговорот определяет судьбу многих жизненно важных химических элементов. Это в первую очередь относится к кислороду, углероду и азоту, а также к таким элементам, как водород (особенно в составе воды), фосфор, натрий, калий и кальций и др. Благодаря фотосинтезирующим организмам в атмосфере появился свободный кислород. В круговороте часто хорошо проявляется *биогенная аккумуляция*, т. е. накопление каким-либо организмом того или иного химического элемента или его соединения. Это может приводит к их избирательному накоплению в определенных местах. Без живых организмов невозможно было бы образование почв и запасов органоминерального топлива. По выражению выдающегося русского естествоиспытателя В. И. Вернадского, живое вещество биосферы является огромной геологической силой.

К числу ведущих биотических круговоротов в биосфере принадлежат круговороты основных для живых существ химических элементов.

Круговорот кислорода. Так, основной источник газообразного кислорода в атмосфере — это деятельность фотосинтезирующих организмов. Свободный кислород используется большинством живых существ при дыхании, а в неживом мире — в процессах окисления. Он включается в состав как органических, так и неорганических соединений, в том числе воды. Часть кислорода накапливается при захоронении карбонатов, в том числе биогенных.

Круговорот углерода. Разнообразны пути движения углерода в биосфере. В различных соединениях накоплено огромное количество этого элемента. Но для живых организмов главный его источник — углекислый газ атмосферы (всего 0,032 % по объему) и его раствор в воде (рис. 39).

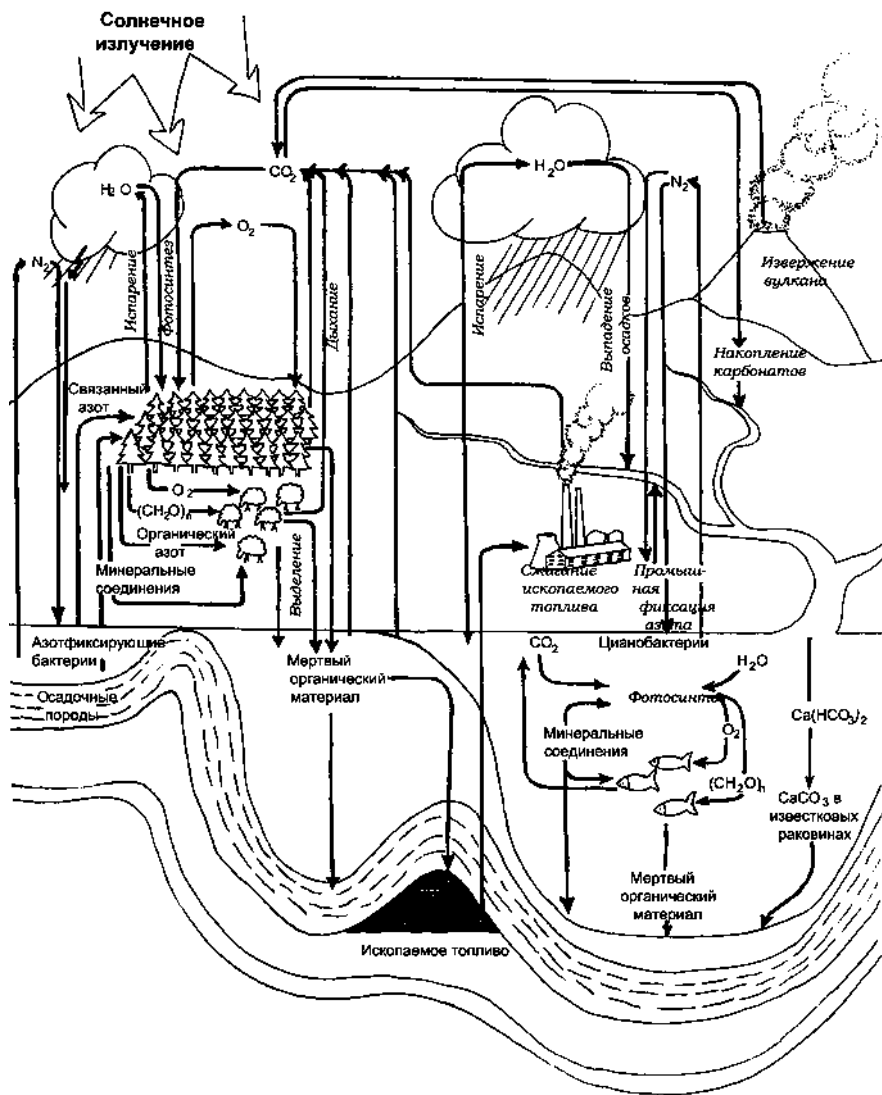


Рис. 39. Круговороты основных химических элементов и воды в биосфере (по Hutchinson из Грина и др., 1990 с изм.)

Углекислый газ включается живыми существами в разнообразные органические соединения. Растения захватывают его при фотосинтезе. У большинства живых организмов он выделяется при дыхании. Многочисленные редуценты перерабатывают (минерализуют) органические вещества до неорганических, в том числе до углекислого газа.

Часть накопленного углерода может сохраняться на протяжении длительного времени. Так, в древесине связанный углерод (всего до 500×10^6 т) может сохраняться десятки, а иногда и сотни лет, а в биогенных известняках, каменных и бурых углях — десятки и сотни миллионов лет. То же можно сказать и о залежах нефти и газа. Большое количество углерода в составе карбонатов растворено в морях и океанах, зафиксировано в донных отложениях и скелетных образованиях.

Для современного круговорота углерода крайне важна деятельность человека. При переработке многих природных ресурсов образуется поступающий в атмосферу углекислый газ. Считается, что увеличение содержания этого газа приводит к так называемому парниковому эффекту, выраженному в первую очередь в увеличении среднегодовых температур.

Круговорот азота. Основным источником азота — это атмосферный воздух, состоящий из него почти на 80 % (по объему). Однако большинству эукариот в таком виде этот элемент не доступен. Необходимые для обеспечения жизнедеятельности его связанные формы поступают из нескольких источников (см. рис. 39): 1) образование окислов азота во время грозových разрядов; 2) фотохимическая фиксация азота; 3) биогенная фиксация азота (около 25 кг/га в год). Последний путь наиболее важен. В основном он связан с деятельностью различных прокариот, фиксирующих азот.

Круговорот воды. Следует сказать и о круговороте такого важнейшего для существования жизни на Земле химического соединения, как вода (см. рис. 39). Пары воды в большом количестве содержатся в атмосфере. Часть осадков (иногда до четверти) перехватывается растениями и либо поглощается, либо перераспределяется в виде капель. Почвы в той или иной степени накапливают влагу. Многие растения используют эту влагу для обеспечения своей жизнедеятельности. Значительная ее часть в итоге испаряется.

Так, в лесных биомах с одного гектара в день испаряется до 50 000 л. Создание орошаемых полей приводит к резкому изменению режима испарения в засушливых районах. При этом требуется все больше и больше воды для полива и в результате испарения происходит подъем засоленных грунтовых вод. Вода растворяет разнообразные химические соединения. Часто это приводит не только к появлению нарушений (например, размывов), но и обеднению одних экосистем и обогащению других. В большинстве случаев сток оказывается в водоемах, сначала главным образом в ручьях и реках, а затем — в морях и океанах, а также в бессточных озерах. Все водоемы выступают как своеобразные аккумуляторы как воды, так и растворенных в ней химических соединений. Однако часть воды испаряется с поверхности водоемов, а вот другие соединения накапливаются в них.

4.3. Биосфера и человек

Биосфера, как и любая экосистема, находится в постоянном развитии. Считается, что несколько миллиардов лет тому назад живое вещество биосферы было сконцентрировано преимущественно в водной среде, только позднее была освоена суша, но, вероятно, общий уровень продукции и тогда был близок к современному. Неизменным оставался и набор основных функциональных блоков.

Палеонтологические находки свидетельствуют, что в ходе развития жизни на Земле одни группы организмов заменялись на другие, но при этом всегда существовали формы, выполняющие различные геохимические функции. Таким образом, постоянно поддерживались условия, необходимые для существования жизни. Количество живого вещества также было более или менее постоянно на протяжении каждого геологического периода. В этом заключается *закон константности живого вещества*, фактически обоснованный В. И. Вернадским.

Развитие человеческой цивилизации привело к существенной перестройке биосферы. Развитие науки и техники и стремление удовлетворить все потребности постоянно увеличивающейся популяции людей привели не только к существенному изменению

и даже исчезновению местных экосистем, но и сказались на функционировании и устойчивости всей биосферы. Часто подобное воздействие имело и имеет характер *экологической катастрофы*. Таковую — перестроенную человеком — биосферу часто называют *техносферой*.

Со становлением цивилизаций роль человека в биосфере существенно изменилась. Так, ежегодные энергетические потребности каждого первобытного человека оцениваются примерно в 2×10^4 кДж. С освоением огня, появлением земледелия и животноводства человек стал использовать около 5×10^4 кДж. Сейчас каждый житель планеты Земля потребляет не менее 30×10^4 кДж энергии в сутки! Естественно, удовлетворение этих потребностей требует значительных ресурсов. В основном это либо продукция современных живых организмов (в том числе специально культивируемых), либо та же продукция, но произведенная в предыдущие эпохи и зафиксированная в виде биогенных накоплений — угля, нефти, газа.

Если учитывать общую ограниченность ресурсов, очевидно, что существуют некоторые пределы роста и существования цивилизации. Земля не способна прокормить и поддерживать слишком большое население. По разным расчетам, на нашей планете с учетом современных научно-технологических разработок может жить от 10 до 17 млрд людей. Однако эта оценка весьма приближительна.

История человечества — это и история становления и распространения разных измененных и нарушенных экосистем. Ясно, что характер освоения природы во многом зависел и зависит, во-первых, от плотности населения, а во-вторых, от научно-технического прогресса. Можно говорить о том, что чем изощреннее становились достижения науки и техники, тем сильнее видоизменялись экосистемы, освоенные человеком.

Незначительное воздействие человека на блоки продуцентов и консументов типично для **собирательских экосистем**, когда местные жители собирают разные съедобные растения, охотятся и ловят рыбу. Этот тип экосистем начал распространяться вместе со становлением человечества. В начале роль человека в них сравнимой с другими консументами. Но постепенно, с совершенствованием орудий охоты и рыболовства, у человека

появилась возможность влиять на численность многих животных и растений. Возможно, именно интенсивная охота древнего человека привела если не к полному вымиранию, то, по крайней мере, к значительному сокращению численности многих крупных млекопитающих, например, мамонтов в Евразии, крупных видов лемуру на Мадагаскаре, больших сумчатых в Австралии.

Более мощное воздействие человека проявляется в **лесопользовательских экосистемах**. Обычно это изъятие деревьев. Но при вырубке страдают и верхние слои почвы, подстилка, травянистый покров и животное население. Лесопользовательские экосистемы начали формироваться одновременно с полевыми и пастбищными. Но со временем, особенно в XIX—XX вв., рубки стали массовыми и начали охватывать большие площади. В результате во многих районах естественные лесные экосистемы не сохранились.

Пирогенные экосистемы формируются после пожаров. Часто они связаны с естественными причинами, особенно грозами. Однако сейчас пожары — обычный результат небрежности (или недомыслия) человека. Палы приводят к нарушению растительного покрова и подстилки, а также верхних слоев почвы.

Очень значительно воздействие человека в **земледельческих экосистемах**. В первую очередь оно проявляется в резком изменении блока продуцентов, безвозвратном изъятии части биомассы и нарушении почвенного слоя. Не сохраняются многие функциональные связи. Резко обедняется и меняется животное население. Экосистемы такого типа начали формироваться вместе с окультуриванием растений и появлением инструментов для обработки почвы.

Пастбищные экосистемы связаны с изменением состава видов, входящих в блок первичных консументов. Фактически одомашненные животные заменяют крупных диких копытных, однако при этом изымается часть созданной ими продукции. В результате интенсивного выпаса может нарушаться растительный и почвенный покров.

Наиболее резкие изменения характерны для **техногенных экосистем**. Их появление связано с развитием промышленности. В этом случае происходят серьезные нарушения всех основных блоков.

Рекреационные экосистемы типичны в основном для густонаселенных районов и связаны с отдыхом людей. Нередко человек создает очень своеобразные по внешнему облику экосистемы, такие как парки и сады. Продукции изымается немного, но почвенно-растительный покров страдает от вытаптывания. Появляются различные специально или случайно завезенные виды животных и растений.

Для **урбанизированных экосистем** (т. е. экосистемы городов и иных поселений) типично сочетание участков не только техногенных, но и пастбищных, земледельческих, рекреационных, лесопользовательских и даже собирательских экосистем. Урбанизация связана со значительным преобразованием местных естественных экосистем, причем важно, что при этом нарушается характер как горных пород, так и водного стока. Здесь сочетаются как местные виды, так и многочисленные привнесенные формы. В больших городах теплее, чем в пригородах, и нередко есть разнообразные источники пищи. Это позволяет существовать различным более или менее теплолюбивым видам.

Степень изменения экосистемы зависит не только от характера, но и от продолжительности воздействия. Последнее может быть сильным, но кратковременным. Когда такое воздействие прекращается, начинается восстановительная сукцессия. В итоге формируется экосистема, очень близкая к исходной либо даже ее точный аналог. Таковы, например, вырубки.

При длительном непрерывном воздействии, особенно достаточно интенсивном, может идти *деградация* экосистемы. В ее ходе структура экосистемы упрощается, а продуктивность падает. Это прослеживается при интенсивном выпасе на протяжении многих лет.

В случае, когда воздействие регулярно, но не столь интенсивно, экосистема может сохранять свои важнейшие свойства (саморегуляция, самоорганизация, самовоспроизведение). Фактически человек здесь становится одним из ключевых элементов. Устойчивые экосистемы подобного рода можно отнести к *антропогенному субклимаксу*. Это своеобразный аналог климакса, существование и устройство которого определяется как естественными свойствами, так и

регулярным воздействием человека. Таковы, например, современные леса Европы, а также суходольные луга, лесопарковые леса и т. п.

Деятельность человека не всегда приводит к снижению продукции экосистемы. Иногда она значительно возрастает. Нередко такое наблюдается после осушения заболоченных участков, при *эвтрофикации* (т. е. в результате внесения большого количества легкоусваиваемых веществ) водоемов. Чаще всего подобное повышение продукции связано с отрицательными последствиями, например, снижением видового разнообразия. Поэтому к оценке результатов воздействия человека на экосистемы нужно подходить крайне осторожно.

В целом воздействие человека на биосферу и местные экосистемы вышло за рамки его биологических возможностей. Сейчас это влияние охватывает практически всю биосферу. Человек существенно изменяет строение многих экосистем, изымает или привносит разнообразные компоненты и элементы, воздействует на характер связей между различными биологическими системами, все активнее вмешивается в наследуемую изменчивость. Один из важнейших результатов деятельности человека — утрата биологического разнообразия. Это существенно не только для поддержания устойчивости как отдельных экосистем, так и биосферы в целом, но и для сохранения эволюционного потенциала.

Очень лаконично все проблемы, связанные с деятельностью человека в природе, охарактеризованы в так называемых *законах Коммонера*, в афористической форме сформулированных американским биологом и общественным деятелем Барри Коммонером:

- 1) все связано со всем;
- 2) все должно куда-то деваться;
- 3) природа «знает» лучше;
- 4) ничто не дается даром.

Фактически в небольшом пояснении нуждается лишь последний закон. Его суть состоит в том, что любое вмешательство человека в природу, даже с лучшими намерениями, в конце концов приводит к каким-то негативным последствиям.

Очевидные нарушения биосферы и утрата ей (так же, как и местными экосистемами) способности к самовоспроизводству,

саморегуляции и самоорганизации подтолкнули человечество к обсуждению и разработке различных путей сохранения природы — в первую очередь, экосистем и биологического разнообразия — и к выработке подходов, обеспечивающих *устойчивое развитие*, т. е. развитие, направленное на долговременное и взаимовыгодное сосуществование биосферы и человека в ней. Устойчивое развитие (более точный перевод с английского — *самоподдерживающееся развитие*) — это улучшение качества жизни людей при их существовании в устойчиво развивающихся экосистемах — от местных до биосферы.

Концепция устойчивого развития призвана переориентировать человека на бережное отношение к природе, ее разумное использование, совершенствование технологий и выработку более затратных, но безотходных способов производства, на поддержание устойчивости экосистем и сохранение биологического разнообразия. Это концепция во многом соответствует теоретическим представлениям В. И. Вернадского и П. Тейяра де Шардена о перерастании биосферы в *ноосферу* — сферу разума.

Устойчивое развитие должно быть основано на следующих принципах, часть из которых непосредственно связана с биологией и экологией:

1. Уважение и забота о всех живых существах Земли.
2. Сохранение жизнеспособности биосферы и ее разнообразия. Этот принцип связан с поддержанием нормального функционирования экосистем, сохранением биологического разнообразия. Кроме того, необходимо и воспроизведение возобновимых ресурсов (почв, эксплуатируемых животных и растений и т. п.).
3. Замедление процесса истощения невозобновимых ресурсов.
4. Существование в пределах реальных возможностей биосферы и местных экосистем.

Остальные принципы связаны с необходимостью политических и экономических изменений:

5. Улучшение качества жизни людей.
6. Изменение этических норм и поведения людей.
7. Использование возможностей местного населения по поддержанию окружающей их природной среды.
8. Создание национальных программ для интеграции

развития и охраны природы.

9. Объединение усилий на мировом уровне.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Агесс П. Ключи к экологии. Л.: Гидрометеиздат, 1982. 97 с.
Дрё Ф. Экология. М.: Атомиздат, 1976. 164 с.
Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
Монин А. С. Популярная история Земли. М.: Наука, 1980. 225 с.
Небел Б. Наука об окружающей среде: В 2 т. М.: Мир, 1993. 749 с.
Одум Ю. Экология: В 2 т. М.: Мир, 1986. 704 с.
Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
Реймерс Н. Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 639 с.
Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
Розанов С. И. Общая экология. СПб.: Лань, 2001. 288 с.
Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
Христофорова Н. К. Основы экологии. Владивосток: Дальнаука, 1999. 515 с.
Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
Шилов И. А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с. (также более поздние издания)

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Экологическая геохимия. М.: Логос, 2000. 626 с.
Бигон М. и др. Экология: особи, популяции и сообщества: В 2 т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. М.: Мир, 1989. 1114 с.
Биогеосистемы лесов и вод России / И. В. Стебаев, Ж. Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1993. 347 с.
Брайен М. В. Общественные насекомые. Экология и поведение. М.: Мир, 1986. 398 с.
Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука, 1988. 245 с.
Вронский В. А. Экология: Словарь-справочник. Ростов-н/Д: Феникс; М.: Зевс, 1997. 571 с.

Гальперин М. В. Экологические основы природопользования. М.: Форум—Инфра—М, 2002. 255 с.

Геренчук К. И. и др. Общее землеведение / К. И. Геренчук, В. А. Боков, И. Г. Черванев. М.: Высш. шк., 1984. 255 с.

Голубев В. С., Шаповалова Н. С. Человек в биосфере. М.: Варяг, 1995. 128 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Добровольский В. В. Основы биогеохимии. М.: Высш. шк., 1998. 413 с.

Земля — планета людей. Взгляд из космоса. М.: Варяг, 1995. 120 с.

Круть И. В., Забелин И. М. Очерки истории представлений о взаимоотношении природы и общества. М.: Наука, 1988. 415 с.

Максаковский В. П. Географическая картина мира. М.: Дрофа, 2003. Кн. 1. 496 с.

Максаковский В. П. Географическая картина мира. М.: Дрофа, 2004. Кн. 2. 480 с.

Мир географии: География и географы. Природная среда. М.: Мысль, 1984. 367 с.

Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.

Общая биogeосистемная экология / И. В. Стебаев, Ж. Ф. Пивоварова, Б. С. Смоляков, С. В. Неделькина. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1993. 288 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Природные ресурсы антропосферы: Воспроизводство, стоимость, рента / К. К. Вальтух, А. П. Кривенко, Ю. М. Пузанков и др. М.: Янус—К, 2002. 396 с.

Ревелль П., Ревелль Ч. Среда нашего обитания. М.: Мир, 1994—1995. Кн. 1—4. 1118 с.

Реймерс Н. Ф. Экология: Теории, законы, правила, принципы и гипотезы. М.: Журн. «Россия Молодая», 1994. 367 с.

Родионова И. А. Глобальные проблемы человечества. М.: Аспект-Пресс, 1994. 143 с.

Сергеев М. Г. Экология антропогенных ландшафтов. Новосибирск: Изд-во Новосиб. ун-та, 1997. 150 с.

Сытник К. М. и др. Биосфера, экология, охрана природы: Справ. пособие / К. М. Сытник, А. В. Брайон, А. В. Гордецкий. Киев: Наук. думка, 1987. 523 с.

О г л а в л е н и е

Предисловие	3
Глава 1. Экология: прошлое и настоящее	5
1.1. Экология: реальность и мифы	5
1.2. Как рождалась экология	6
1.3. Место современной экологии среди других наук	9
Глава 2. Организмы и окружающая среда. Одновидовые системы	11
2.1. Взаимоотношения организма и среды	11
2.2. Приспособленность. Переживание неблагоприятных условий и размножение	16
2.3. Популяция как природная система	21
2.4. Организация популяции	27
2.5. Динамика популяции. Ее типы и регуляция	34
2.6. Вид как система популяций	40
2.7. Вид и его экологическая ниша	45
2.8. Виды и жизненные формы	51
Глава 3. Сообщества и экосистемы	56
3.1. Сообщества и экосистемы	56
3.2. Функциональные блоки сообщества. Энергетические связи и трофические сети	60
3.3. Межвидовые и межпопуляционные связи в сообщества	70
3.4. Пространственное устройство сообществ	75
3.5. Динамика сообществ	80
3.6. Как формируются сообщества?	84
Глава 4. Биосфера	89
4.1. Биосфера и биомы	89
4.2. Живое вещество и биогенные круговороты в биосфере	97
4.3. Биосфера и человек	101
Библиографический список основной литературы	107
Библиографический список дополнительной литературы ...	107