

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И КАДРОВ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

А. Н. Иванистов, Т. В. Никонович

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ

Курс лекций

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
по экологическому образованию в качестве пособия
для студентов учреждений высшего образования,
обучающихся по специальности
1-33 01 06 Экология сельского хозяйства*

Горки
БГСХА
2018

УДК 574 (075.8)

ББК 20.1я73

И19

*Рекомендовано методической комиссией
агроэкологического факультета 23.02.2017 (протокол № 6)
и Научно-методическим советом БГСХА 28.02.2017 (протокол № 6)*

Авторы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *А. Н. Иванистов*;
кандидат биологических наук, доцент *Т. В. Никонович*

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор *С. Б. Мельнов*;
кандидат биологических наук, доцент *Е. Ю. Жук*

Иванистов, А. Н.

И19 Общая экология. Курс лекций : пособие / А. Н. Иванистов,
Т. В. Никонович. – Горки : БГСХА, 2018. – 84 с.
ISBN 978-985-467-791-0.

Рассмотрен теоретический материал по основным разделам экологии, приведено описание наземных, пресноводных и морских биомов планеты.

Для студентов учреждений высшего образования, обучающихся по специальности 1-33 01 06 Экология сельского хозяйства.

УДК 574 (075.8)

ББК 20.1я73

ISBN 978-985-467-791-0

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2018

ВВЕДЕНИЕ

Одним из условий успешного существования современного общества является повышение экологической культуры населения, широкое вовлечение общественности в процесс принятия решений по природоохранным вопросам. Решению этой проблемы способствует изучение экологических дисциплин.

Экологическое образование не только дает научные знания из области экологии, но и является важным звеном экологического воспитания будущих специалистов и предполагает привитие им высокой экологической культуры, бережного отношения к природным богатствам и др.

Знания по экологии необходимы каждому человеку для того, чтобы сбылась мечта многих поколений мыслителей о создании достойной человека среды, развитии совершенных производительных сил, которые смогут обеспечить гармонию человека и природы.

1. ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ, ЕЕ СОДЕРЖАНИЕ И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

1.1. История развития экологии

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

1. Первый этап является самым длительным в истории экологии, поэтому его подразделяют на три периода:

Период древнегреческих философов. Накопленные в этом периоде экологические сведения нашли свое отражение в трудах древнегреческих философов. Аристотель описал поведение свыше 500 видов животных и классифицировал их по образу жизни и характеру потребностей. В его трудах имеются сведения о перелетах птиц, миграции и спячке рыб, строительной деятельности животных. Известный древне-

греческий врач Гиппократ в своих трудах описывал влияние факторов среды на здоровье человека.

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

Период эпохи Возрождения. В эпоху Возрождения великие географические открытия послужили толчком дальнейшему развитию естественных наук и экологии в том числе. Благодаря накопленному научному материалу о растительном и животном мире различных материков земного шара стала формироваться наука «биогеография», появление которой считается началом второго этапа истории экологии.

2. На втором этапе быстрыми темпами развивалась наука «биогеография», которая состояла из двух разделов: ботаническая география и зоологическая география, в рамках которых экологические сведения анализировались и на основании этого формировались экологические направления. Ж. Б. Ламарк считал, что влияние внешних условий – одна из главных причин эволюции растений и животных («Философия зоологии», 1809 г.).

3. Третий этап начинается с момента выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» в 1859 году. Эволюционное учение Ч. Дарвина явилось мощным толчком для развития экологии на качественно новой основе. Э. Геккель впервые употребил термин «экология» в своем труде «Всеобщая морфология организмов», который вышел в 1866 г. Появились новые научные труды Ч. Адамса, В. Шелфорда, С. А. Зернова и др. В начале XX в. были созданы научные экологические общества, основаны экологические журналы, экологию начали преподавать в университетах.

4. Четвертый этап знаменателен тем, что темпы развития экологии существенно ускорились и она сформировалась как общебиологическая наука. Этому способствовало появление и развитие новых научных направлений. В 1923–1927 гг. В. И. Вернадский создал учение о биосфере как глобальной биологической системе планеты Земля. В 30–40-е гг. как самостоятельное направление обособилась экология популяций – *демэкология*.

5. Начиная с 60-х гг. экология начала развиваться такими мощными темпами, что стала проникать во все сферы человеческого знания, и на границе экологии и других наук начали возникать пограничные науки,

такие, как экологическая биохимия, экологическая физиология, математическая экология и др. Кроме того, экология стала проникать и во все сферы человеческой деятельности. Так появились промышленная экология, сельскохозяйственная экология, медицинская экология, инженерная экология, экономическая экология, социальная экология, правовая экология и др.

1.2. Предмет и задачи экологии.

Взаимосвязь экологии с другими биологическими науками

Термин «экология», впервые предложенный немецким ученым Эрнстом Геккелем, произошел от двух латинских слов: *oikos* – дом, местообитание, жилище и *logos* – наука. Э. Геккель рассматривал экологию как науку, изучающую взаимодействие организмов со средой их обитания. Предметом экологии являются биологические системы от организма до биосферы. Исходя из этого можно дать современное определение экологии как науки.

Экология – наука, изучающая отношения организмов между собой и с окружающей средой, а также организацию и функционирование надорганизменных систем различного уровня: популяций, сообществ и экосистем, природных комплексов и биосферы.

Экология как наука должна решать следующие задачи:

1) изучение законов и закономерностей взаимодействия организмов со средой их обитания;

2) изучение формирования, структуры и функционирования надорганизменных биологических систем (популяция, биоценоз (сообщество), биогеоценоз (экосистема), биом, биосфера).

3) изучение законов и закономерностей взаимодействия надорганизменных биологических систем (популяция, биоценоз (сообщество), биогеоценоз (экосистема), биом, биосфера) с окружающей средой.

В основании экологии находятся классические естественные дисциплины – ботаника и зоология, почвоведение и физическая география, геология, климатология, микробиология и др. Экология неразрывно связана с географическими науками: разные участки земной поверхности и глубин нашей планеты различным образом заселены и освоены жизнью. Экология связана также с медициной, поскольку ухудшение качества окружающей среды в результате тех или иных природных процессов или из-за антропогенных преобразований при-

роды в общем случае означает отклонение конкретных условий от физиологических требований организма.

1.3. Основные разделы экологии

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

Аутэкология – раздел экологии, в задачу которого входит установление пределов существования особи (организма) и тех пределов физико-химических факторов, в диапазоне которых она может существовать. Следовательно, аутэкология изучает взаимоотношения организма с внешней средой, в основе которых лежат его морфофизиологические реакции на воздействие среды.

Демэкология изучает естественные группировки особей одного вида, т. е. популяции. Важнейшая задача демэкологии – выяснение условий формирования популяций, а также внутривидовых группировок и их взаимоотношений, структуры, динамики, численности.

Синэкология, или экология сообществ (*биоценология*), изучает ассоциации популяции различных видов растений, животных и микроорганизмов, образующих биоценозы, их формирование и развитие, структуру, динамику, взаимодействие с физико-химическими факторами среды, энергетику, продуктивность, а также другие особенности.

Учение о биосфере (глобальная экология) изучает роль живых организмов и продуктов их жизнедеятельности в создании земной оболочки (атмосферы, гидросферы, литосферы) и ее функционировании.

1.4. Методы экологических исследований

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

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

2. *Лабораторные методы* – это методы, позволяющие изучить влияние комплекса факторов моделированной в лабораторных

условиях среды на естественные или моделированные биологические системы. Эти методы дают возможность получить приблизительные результаты, которые требуют дальнейшего подтверждения в полевых условиях.

3. *Экспериментальные методы* – это методы, позволяющие изучить влияние отдельных факторов естественной или моделированной среды на естественные или моделированные биологические системы. Они применяются в сочетании как с полевыми, так и с лабораторными методами.

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

Вследствие того что экология охватывает очень широкий спектр вопросов, она неразрывно связана с другими областями знания. В экологии очень широко применяются математические методы и методы статистики, особенно при изучении динамики численности популяций и материальных потоков в биоценозе.

При изучении влияния экологических факторов на живые организмы и вопросов загрязнения окружающей среды применяются химические и физические методы исследований.

1.5. Экология как элемент мировоззрения. Экология и политика

Экологический кризис, в состоянии которого находится сейчас наша планета, является следствием не только роста населения, но и кризиса сознания. Так, если в XVIII–XIX вв. и ранее в сознании человечества преобладало понятие долга – нравственного, семейного, государственного, религиозного, то в XIX–XX вв. большое распространение получили идеалы потребления, комфортабельной, приятной жизни. Человечество на этом пути не достигло счастья, однако потеряло возможность жить в ладу с природой и с самим собой.

В результате к концу XX в. термин «экология» перешагнул границы университетских аудиторий и превратился в политический лозунг и обозначение определенного типа мировоззрения.

Если большая часть XX в. прошла под флагом эйфории от технологических успехов, то теперь человек понял, что он дитя природы, а не ее хозяин и властелин; сама возможность жизни человека на планете обеспечивается сложившейся в биосфере за тысячелетия скоординированной жизнедеятельностью всех биологических видов.

Экологическая политика – заявление организации о своих намерениях и принципах, связанных с ее общей экологической эффективностью. Эта политика должна непременно отражать обязательство высшего руководства организации соблюдать требования природоохранного законодательства, принятых регламентов и иных действующих нормативно-технических документов, с которыми организация согласилась, а также постоянно улучшать систему управления охраной окружающей среды.

Внутренняя экологическая политика заключается в принятии законов, направленных на сохранение и реабилитацию (восстановление) природных ресурсов, которые истощаются в результате человеческой деятельности; создании государственных программ в природоохранной и смежных областях; выделении средств на поддержание окружающей среды различным институтам общества, и т. д. На международном уровне эта деятельность необходима потому, что природа не знает искусственных, в частности, политических, государственных границ – она едина для всех людей Земли. Ее интернациональный характер требует согласованных действий от субъектов этого вида деятельности. В современном мире экологические проблемы можно превратить в содержательную основу для интернационализации, глобализации политики в целом, поскольку они превратились в актуальные глобальные проблемы. К ним относят, например, сохранность газовой оболочки Земли, включая озоновый слой; сохранение и восстановление растительного и животного мира; рационализацию использования ресурсов, применяемых в хозяйственных и иных целях; предотвращение загрязнения и вредного воздействия последствий военной, космической и иных форм деятельности.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте исторические этапы развития экологии.
2. Дайте определение экологии.
3. Раскройте задачи экологии.
4. Назовите разделы экологии.
5. Какие методы исследований используются в экологии?
6. Почему экологические проблемы носят глобальный характер?

2. ОСНОВЫ АУТЭКОЛОГИИ

2.1. Среда и условия существования особей

Термин *«среда»* в экологии применяется в широком и узком смысле слова. В широком смысле слова среда – это окружающая среда. *Окружающая среда* – это совокупность всех условий жизни, которые существуют на планете Земля. Среда в узком смысле слова – это среда обитания. *Среда обитания* – это та часть природы, которая окружает организм и с которой он непосредственно взаимодействует. Среда обитания каждого организма многообразна и изменчива. Она складывается из множества элементов живой и неживой природы и элементов, приносимых человеком в результате его хозяйственной деятельности.

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

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

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

Условия – это такие факторы, к которым организмы вынуждены приспосабливаться, но повлиять на них обычно не могут. Один и тот же фактор среды может быть ресурсом для одних и условием для других видов. Например, свет – жизненно необходимый энергетический ресурс для растений, а для обладающих зрением животных – условие зрительной ориентации. Вода для многих организмов может быть и условием жизни, и ресурсом.

2.2. Классификация экологических факторов

Экологические факторы – это те элементы среды, которые способны прямо или косвенно оказывать влияние на организм хотя бы на

протяжении одной из фаз его индивидуального развития и вызывать у него специфическую приспособительную реакцию.

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

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

а) климатические факторы – это все факторы, которые формируют климат и способны влиять на жизнь организмов (свет, температура, влажность, атмосферное давление, скорость ветра и т. д.);

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

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

г) гидрофизические факторы – это влияние воды во всех состояниях (жидкое, твердое, газообразное);

д) физических факторов среды (шум, вибрация, гравитация, магнитное, электромагнитное и ионизирующее излучения).

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

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

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

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

а) фитогенные факторы – это влияние растений на организм;

- б) зоогенные факторы – это влияние животных на организм;
- в) микробогенные факторы – это влияние микроорганизмов (вирусы, бактерии, простейшие, риккетсии) на организм;
- г) микогенные факторы – это влияние грибов на организм.

3. *Антропогенные факторы* – это совокупность воздействий человека на жизнь организмов. В зависимости от характера воздействий они делятся на две группы:

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

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

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

2.3. Экологическая пластичность организмов. Закон толерантности Шелфорда

Зоны действия экологического фактора и теоретическая зависимость жизнедеятельности организма популяции или сообщества от количественного значения фактора в общем виде показаны на рис. 1.

Количественный диапазон фактора, наиболее благоприятный для жизнедеятельности, называется *экологическим оптимумом*. Значения фактора, лежащие в зоне угнетения, называются *экологическим пессимумом*. Минимальное и максимальное значения фактора, при которых наступает гибель, называются соответственно *экологическим минимумом* и *экологическим максимумом*. Кривая, изображенная на рис. 1, как правило, не является симметричной.

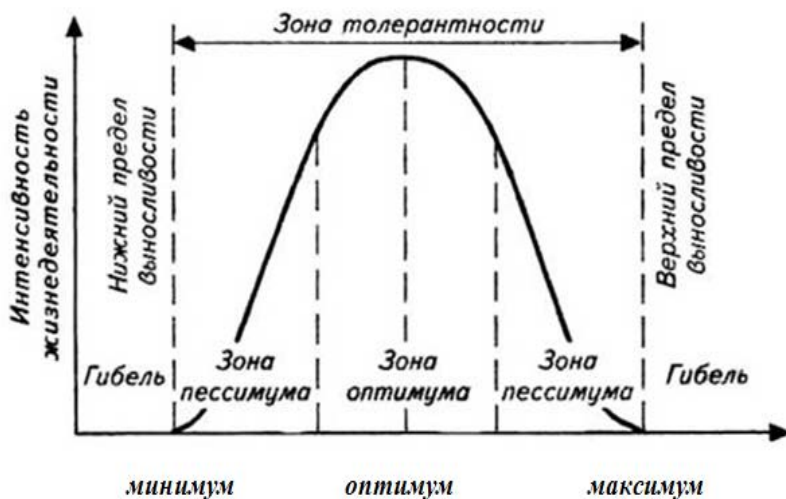


Рис. 1. Зависимость жизнедеятельности от интенсивности экологического фактора

Закон толерантности был установлен американским ученым Виктором Эрнстом Шелфордом в 1913 г. *Диапазон толерантности по каждому фактору ограничен его минимальным и максимальным значениями, в пределах которых только и может существовать организм.*

Свойство организмов адаптироваться к существованию в том или ином диапазоне экологического фактора называется **экологической пластичностью**.

Экологически непластичные, т. е. маловыносливые, виды называются стенобионтными (*stenos* – узкий), более выносливые – эврибионтными (*eurys* – широкий) (рис. 2).

Стенобионтность и эврибионтность характеризуют различные типы приспособления организмов к выживанию. Виды, длительное время развивавшиеся в относительно стабильных условиях, утрачивают экологическую пластичность и вырабатывают черты стенобионтности, в то время как виды, существовавшие при значительных колебаниях факторов среды, приобретают повышенную экологическую пластичность и становятся эврибионтными, т. е. видами с широким диапазоном толерантности.

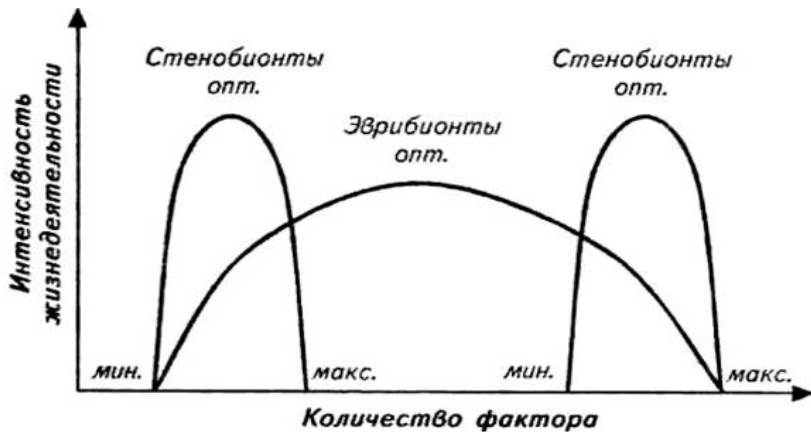


Рис. 2. Экологическая пластичность видов (по Ю. Одуму, 1975)

Отношение организмов к колебаниям того или иного фактора выражается прибавлением приставки эври- или стено- к названию фактора. Так, по отношению к температуре различают организмы эври- и стенотермные, к свету – эври- и стенофотные и т. д.

2.4. Общие закономерности воздействия факторов среды на организм. Лимитирующие факторы. Закон минимума Либиха

Оптимальная зона и пределы выносливости организмов по отношению к какому-либо фактору среды могут смещаться в зависимости от того, с какой силой и в каком сочетании действуют одновременно другие факторы. Эта закономерность получила название **взаимодействия факторов**. Исследованием лимитирующих факторов занимался немецкий химик Юстус Либих. Он изучал влияние разнообразных факторов на рост растений и установил, что урожай культур лимитируется не теми элементами питания, которые требуются в больших количествах и которых в почве достаточно, а теми, которые требуются в малых количествах и которых в почве недостаточно. На основании этих наблюдений он в 1840 г. сформулировал следующий закон: *«Рост растения зависит от того элемента питания, который присутствует в минимальном количестве»*. Этот закон получил название «закон минимума».

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

Выявление лимитирующих факторов очень важно в практике сельского хозяйства, так как, направив основные усилия на их устранение, можно быстро и эффективно повысить урожайность растений или производительность животных.

2.5. Законы Коммонера

Американский эколог Барри Коммонер в своей книге «Замыкающийся круг» сформулировал четыре «экологических закона».

Законы Б. Коммонера приводятся во всех без исключения современных школьных учебниках для старшего звена (а порой и для среднего). По сути, данные законы законами экологии не являются, а лишь выступают примером свободной литературной афористичной обработки более общих законов развития природы. Их применение оправдано лишь как методический прием (своеобразная иллюстративная формула, реконструкция).

1. «**Все связано со всем**». Воспроизводство жизни – это комплексный процесс, в котором любое действие имеет бесконечный ряд причин и последствий. Этот закон обращает внимание на всеобщую связь явлений и процессов в природе.

2. «**Все должно куда-то деваться**». Закон указывает на причины прогрессирующего загрязнения среды, заставляет искать пути перехода ко все более малоотходным производствам, вырабатывать новые принципы экологического дизайна, т. е. оформления своего жилища – микроэкосистемы, не забывая о своих потребностях, но сообразуясь при этом с возможностями природы.

3. «**Природа знает лучше**». Природа отобрала из огромного количества вариантов жизни наиболее оптимальные. Задача людей – понять природу, точно воспринять передаваемую ею информацию, сделать принцип природосообразности важнейшим критерием всех своих действий. Закон отражает положение, сложившееся в настоящее время во взаимоотношениях человека и природы. У человека пока нет все-

объемлющей и достоверной информации о механизмах и функциях природы.

4. *«Ничто не дается даром»*. Человек должен руководствоваться принципом равного обмена: взял у природы – верни ей. Нельзя вечно ходить в должниках, долг имеет тенденцию к росту и может стать неоплатным. Воспроизводство жизни организуется как обменный процесс, в котором диспропорция между производством и потреблением может носить временный, но никак не постоянный характер.

Современные экологи вывели еще один закон экологии – *«на всех не хватает»* (закон ограниченности ресурсов). Очевидно, что масса питательных веществ для всех форм жизни на Земле конечна и ограничена. Ее не хватает на всех появляющихся в биосфере представителей органического мира, поэтому значительное увеличение численности и массы каких-либо организмов в глобальном масштабе может происходить только за счет уменьшения численности и массы других.

Контрольные вопросы

1. Что понимают под окружающей природной средой и средой обитания?
2. Что относят к экологическим факторам среды?
3. Приведите примеры основных абиотических факторов, дайте их характеристику.
4. Назовите основные биотические факторы среды.
5. Как формулируется закон минимума?
6. Сформулируйте закон толерантности. Кто установил эту закономерность?
7. Что называется экологическим оптимумом, экологическим песимумом, экологическим минимумом и максимумом?
8. Поясните законы Коммонера.

3. СРЕДА И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

3.1. Свет как экологический фактор

Свет является неисчерпаемым ресурсом, который постоянно поступает на Землю в результате солнечной радиации. Это основной источник энергии для наземных и водных экосистем. При этом из всех щедрот солнечной энергии, поступающей на Землю, на фотосинтез

расходуется сравнительно небольшая часть света. В наземных экосистемах усвоение солнечной энергии для фотосинтеза не превышает 1–3 % (тропические леса) и составляет в лесах умеренных широт 0,6–1,2 %, а в посевах сельскохозяйственных культур даже с наиболее плотным пологом растений он не выше 0,6 %.

Для фотосинтеза используется лишь часть световых волн – в диапазоне 400–700 нм. Эта часть солнечной энергии составляет около 40 % поступающего на Землю света и называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР).

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

Световой режим любого местообитания определяется интенсивностью прямого и рассеянного света, количеством света (годовой суммарной радиацией), его спектральным составом, а также альбедо – отражательной способностью поверхности, на которую падает свет.

Перечисленные элементы светового режима очень переменчивы и зависят от географического положения, высоты над уровнем моря, рельефа, состояния атмосферы, характера земной поверхности, растительности, времени суток, сезона года, солнечной активности и глобальных изменений в атмосфере.

У растений возникают различные морфологические и физиологические адаптации к световому режиму местообитаний. По требованию к условиям освещения растения принято делить на следующие экологические группы:

1) светолюбивые (световые), или гелиофиты, – растения открытых, постоянно хорошо освещаемых местообитаний;

2) тенелюбивые (теньевые), или сциофиты, – растения нижних ярусов тенистых лесов, пещер и глубоководные растения; они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами;

3) теньвыносливые, или факультативные гелиофиты, – могут переносить большее или меньшее затенение, но хорошо растут и на свету; они легче других растений перестраиваются под влиянием изменяющихся условий освещения.

Свет для *животных* является необходимым условием видения, зрительной ориентации в пространстве. Рассеянные, отраженные от окружающих предметов лучи воспринимаемые органами зрения животных, дают им значительную часть информации о внешнем мире. Развитие зрения у животных шло параллельно с развитием нервной системы. Солнечный свет не является для животных таким необходимым фактором, как для зеленых растений, поскольку все гетеротрофы в конечном счете существуют за счет энергии, накопленной растениями. Тем не менее и в жизни животных световая часть спектра солнечного излучения играет важную роль. Разные виды животных нуждаются в свете определенного спектрального состава, интенсивности и длительности освещения. Отклонения от нормы подавляют их жизнедеятельность и приводят к гибели. Различают виды светолюбивые (фотофилы) и тенелюбивые (фотофобы); эврифотные, выносящие широкий диапазон освещенности, и стенофотные, переносящие узкоограниченные условия освещенности.

3.2. Фотопериодизм

Реакция организмов на сезонные изменения длины дня получила название *фотопериодизма*. Его проявление зависит не от интенсивности освещения, а только от ритма чередования темного и светлого периодов суток.

Фотопериодическая реакция живых организмов имеет большое приспособительное значение, так как для подготовки к переживанию неблагоприятных условий или, наоборот, к наиболее интенсивной жизнедеятельности требуется довольно значительное время. Способность реагировать на изменение длины дня обеспечивает заблаговременные физиологические перестройки к сезонным сменам условий. Ритм дня и ночи выступает как сигнал предстоящих изменений климатических факторов, обладающих сильным непосредственным воздействием на живой организм (температуры, влажности и др.).

Хотя фотопериодизм встречается во всех крупных систематических группах, он свойствен далеко не всем видам. Существует много видов с нейтральной фотопериодической реакцией, у которых физиологические перестройки в цикле развития не зависят от длины дня. Например, там, где нет резко выраженных сезонных изменений, большинство видов не обладает фотопериодизмом.

Различают два типа фотопериодической реакции: короткодневный и длиннодневный. Известно, что длина светового дня, кроме времени года, зависит от географического положения местности. Короткодневные виды живут и произрастают в основном в низких широтах, а длиннодневные – в умеренных и высоких. У видов с обширными ареалами северные особи могут отличаться по типу фотопериодизма от южных. Таким образом, тип фотопериодизма – это экологическая, а не систематическая особенность вида.

У длиннодневных растений и животных увеличивающиеся весенний и раннелетний дни стимулируют ростовые процессы и подготовку к размножению. Укорачивающиеся дни второй половины лета и осени вызывают торможение роста. Так, морозостойкость клевера и люцерны гораздо выше при выращивании растений на коротком дне, чем на длинном. У деревьев, растущих в городах близ уличных фонарей, осенний день оказывается удлинённым, в результате у них задерживается листопад и они чаще подвергаются обморожению.

Как показали исследования, короткодневные растения особенно чувствительны к фотопериоду, так как длина дня на их родине меняется в течение года мало, а сезонные климатические изменения могут быть очень значительными. Тропические виды фотопериодическая реакция подготавливает к сухому и дождливому сезонам. Некоторые сорта риса в Шри-Ланке, где общее годовое изменение длины дня составляет не более часа, улавливают даже ничтожную разницу в световом ритме, что определяет время их цветения.

3.3. Температура как экологический фактор

Температура отражает среднюю кинетическую скорость атомов и молекул в какой-либо системе. От температуры зависит и скорость в организме биохимических реакций, составляющих обмен веществ. Повышение температуры увеличивает количество молекул, обладающих энергией активации. Изменения температуры приводят также к изменениям стереохимической специфичности макромолекул: третичной и четвертичной структуры белков, строения нуклеиновых кислот, организации мембран и других структур клетки. Сильное понижение температуры вызывает опасность такого замедления обмена веществ, при котором окажется невозможным осуществление основных жизненных функций организма. Критическим моментом является замерзание воды в клетках, так как появление кристалликов льда несовме-

стимо с сохранением целостности внутриклеточных структур. Повышение температуры ведет к денатурации белков, в среднем в области около 60 °С, но рассогласование биохимических и физиологических процессов начинается раньше, уже при некотором превышении 42–43 °С. Излишнее усиление метаболизма при высоких температурах тела также может вывести организм из строя еще задолго до теплового разрушения ферментов, так как резко возрастают потребности в питательных веществах и кислороде, которые далеко не всегда могут быть удовлетворены. Таким образом, жизнь организмов в среде с низкими, высокими и колеблющимися температурами представляет сложную задачу адаптации, решаемую в ходе эволюции и индивидуального развития.

В среднем активная жизнедеятельность организмов требует довольно узкого диапазона температур, ограниченного критическими порогами замерзания воды и тепловой денатурации белков, примерно в пределах от 0 до 50 °С. Границы оптимальных температур соответственно должны быть еще более узкими. Однако реально эти границы преодолеваются в природе у многих видов за счет специфических адаптаций. Существуют экологические группы организмов, оптимум которых сдвинут в сторону низких или высоких температур.

Криофилы – виды, предпочитающие холод и специализированные к жизни в этих условиях. Свыше 80 % земной биосферы относится к постоянно холодным областям с температурой ниже +5 °С – это глубины Мирового океана, арктические и антарктические пустыни, тундры, высокогорья. Обитающие здесь виды обладают повышенной холодостойкостью. Основные механизмы этих адаптаций биохимические. Ферменты холодолюбивых организмов обладают такими особенностями строения, которые позволяют им эффективно понижать энергию активации молекул и поддерживать клеточный метаболизм при температурах, близких к 0 °С. Большую роль играют также механизмы, предотвращающие образование льда внутри клеток.

Термофилы – это экологическая группа видов, оптимум жизнедеятельности которых приурочен к области высоких температур. Термофилией отличаются многие представители микроорганизмов, растений и животных, встречающихся в горячих источниках, на поверхности прогреваемых почв, в разлагающихся органических остатках при их саморазогревании и т. д. Верхние температурные пределы активной жизни отличаются у разных групп организмов. Наиболее устойчивыми являются бактерии. У одного из видов архебактерий, распространен-

ных на глубинах вокруг термальных источников («курильщиков»), экспериментально обнаружена способность к росту и делению клеток при температурах, превышающих 110 °С. Некоторые бактерии, окисляющие серу, как, например, *Sulfolobus acidocaldarius*, размножаются при 85–90 °С. Обнаружена даже способность ряда видов расти в практически кипящей воде. Естественно, не все бактерии активны при столь высоких температурах, но разнообразие таких видов достаточно велико.

Среди эукариотных организмов – грибов, простейших, растений и животных – также существуют термофилы, но уровень их толерантности к высокой температуре ниже, чем у бактерий. Пределы роста грибного мицелия составляют 60–62 °С. Известны десятки видов, способных быть активными при температуре 50 °С и выше в таких местообитаниях, как компосты, стога сена, хранящееся зерно, прогреваемая почва, свалки и т. п. Простейшие – амёбы и инфузории, одноклеточные водоросли – могут размножаться до температуры 54–56 °С. Высшие растения могут переносить краткосрочные нагревания до 50–60 °С, но активный фотосинтез даже у пустынных видов тормозится температурами, превышающими 40 °С. Таким образом, с усложнением организации живых существ способность их быть активными при высоких температурах понижается.

Жизнедеятельность и активность большинства видов на Земле зависят, прежде всего, от тепла, поступающего извне, а температура тела – от хода внешних температур. Такие организмы называют пойкилотермными. Этот термин обозначает изменчивость теплового режима организмов. Пойкилотермность свойственна всем микроорганизмам, грибам, растениям, беспозвоночным животным и значительной части хордовых. Две группы высших животных – птиц и млекопитающих – относят к гомойотермным. Они способны поддерживать постоянную оптимальную температуру тела независимо от температуры среды.

3.4. Правило Бергмана. Правило Аллена

Связь размеров и пропорций тела животных с климатическими условиями их обитания была подмечена еще в XIX в. Согласно правилу Карла Бергмана (1848), если два близких вида теплокровных животных отличаются размерами, то более крупный обитает в более холодном, а более мелкий – в теплом климате. Бергман подчеркивал, что эта закономерность проявляется лишь в том случае, если виды не от-

личаются другими приспособлениями к терморегуляции. Из проанализированных им 75 групп птиц в фауне Германии около трети удовлетворяло данному правилу.

Д. Аллен в 1877 г. заметил, что у многих млекопитающих и птиц северного полушария относительные размеры конечностей и различных выступающих частей тела (хвостов, ушей, клювов) увеличиваются к югу (правило Аллена). Терморегуляционное значение отдельных участков тела далеко не равноценно. Выступающие части имеют большую относительную поверхность, которая выгодна в условиях жаркого климата. У ряда млекопитающих, например, особое значение для поддержания теплового баланса имеют уши, снабженные, как правило, большим количеством кровеносных сосудов. Огромные уши у африканского слона и американского зайца превратились в специализированные органы терморегуляции. При адаптации к холоду проявляется закон экономии поверхности, так как компактная форма тела с минимальным отношением площади к объему наиболее выгодна для сохранения тепла.

3.5. Влажность как экологический фактор

В жизни организмов вода выступает как чрезвычайно важный экологический фактор. Известно, что без воды нет жизни. Живых организмов, не содержащих воду, на нашей планете не найдено. Все процессы питания, дыхания, выделения, т. е. весь обмен веществ, протекают только с участием воды. Необходимое ее количество, требуемое организмами, часто является ограничивающим фактором в жизнедеятельности вида, обуславливающим его расселение и численность.

По отношению к фактору влажности среди сухопутных организмов различают три разные экологические группы: гигрофилы (влаголюбивые), мезофилы (предпочитающие умеренную влажность) и ксерофилы (сухолобивые). Водный обмен у них различен. Обычно он протекает интенсивнее у гигрофилов и слабее у ксерофилов. Примером гигрофилов могут служить мокрицы, ногохвостки, комары, стрекозы, ужи, жужелицы, хамелеоны.

Настоящими *ксерофилами* являются термиты, жуки-чернотелки, вараны, верблюды.

В зависимости от приуроченности *растений* к местообитаниям различают четыре экологические группы: гидрофиты (живущие в воде), гигрофиты (живущие около воды), мезофиты (живущие в условиях

достаточного увлажнения почвы) и ксерофиты (живущие в засушливых условиях).

Гигрофиты (греч. *hygros* – влажный и *phyton* – растение) – растения, обитающие в местах с высокой влажностью почвы и воздуха. К данной группе относятся растения, устьица которых нередко располагаются с обеих сторон листа. Корни обычно толстые, слабо разветвленные, корневые волоски представлены слабо либо вовсе отсутствуют, так как поглощение воды идет всей поверхностью корня. Все органы тела растения покрыты однослойным эпидермисом, кутикулы почти нет.

У всех гигрофитов слабо развита регуляция смыкания устьиц. Практически всегда устьица находятся в открытом состоянии, поэтому интенсивность транспирации фактически равна физическому испарению. Много влаги испаряется и через наружные покровы. Этим можно объяснить тот факт, что сорванные побеги и листья гигрофитов быстро вянут. Широко представлено вегетативное размножение.

Мезофиты – это растения умеренно увлажненных местообитаний. К ним относятся многие луговые травы (клевер луговой, тимофеевка, ежа сборная), большинство лесных трав (ландыш, седмичник, зеленчук, папоротники), почти все лиственные деревья (осина, береза, клен, липа), многие полевые культуры и сорняки (рожь, картофель, капуста, пастушья сумка, рыжик), а также яблоня, смородина, вишня, малина, виноград и др.

Все представители данной экологической группы имеют хорошо развитую корневую систему, на корнях всегда имеются многочисленные корневые волоски. Листья разные по размерам, но чаще большие, плоские, мягкие, нетолстые, с умеренно развитыми тканями: покровной, проводящей, механической, столбчатой и губчатой. Устьица всегда располагаются на нижней стороне листовых пластинок. Хорошо выражена регуляция устьичной транспирации.

Ксерофиты – это экологическая группа растений, приспособившихся к жизни в местообитаниях с засушливым климатом. Данная экологическая группа представлена разнообразными растениями. Среди них есть такие, которые обладают способностью накапливать в своих тканях большое количество воды (кактусы, алоэ, молочай, седумы и др.). Такие растения называют суккулентами (лат. *succulentos* – сочный, жирный). Водозапасающие ткани у них могут быть развиты в стеблях или листьях. В соответствии с этим различаются: стеблевые

суккуленты (кактусы, молочаи, стапелии) и листовые суккуленты (алоэ, агавы, гастерия, молодило, очитки).

Тело суккулентов всегда покрыто толстым кутинизированным эпидермисом и восковым налетом. Устьиц на поверхности тела почти нет. Если они есть, то они мелкие, располагаются в ямках и большую часть времени закрыты, открываются лишь на ночь. Все это предельно сокращает транспирацию. Характерной особенностью суккулентов является высокая поглощающая способность растения. В период дождей отдельные виды вбирают в себя огромное количество воды. Накопленную влагу эти растения расходуют очень медленно. Обычно суккуленты произрастают в районах с жарким сухим климатом, но там, где изредка проходят дожди, хотя бы очень кратковременные, но обильные (ливневые).

Среди ксерофитов различают другую группу растений – склерофиты (от греч. *skleros* – твердый, *phyton* – растение). К ним относятся саксаул, верблюжья колючка, полыни, астрагалы, ковыли, типчаки, шалфей и др. В отличие от суккулентов они не накапливают в себе влагу, а испаряют ее в большом количестве, постоянно доставая из глубоких слоев почвы. Тело этих растений жестковатое, сухое, иногда одревесневшее, с большим количеством механической ткани. Обычно склерофиты низкорослы, но с большой подземной частью. Листья многих растений данной экологической группы мелкие, сухие, иногда в виде игл, колючек, чешуи. Крупные листовые пластинки сильно рассечены или способны скручиваться в трубку. Растения часто покрыты жесткими волосками, восковым налетом или кристалликами соли. Легко переносят обезвоживание тканей. Сорванные облиственные побеги долго не вянут.

На листьях склерофитов всегда много устьиц. Обычно они очень мелкие, при недостатке воды легко смыкаются. При продолжительном прекращении подачи воды некоторые растения сбрасывают листья или части побегов, сокращая тем самым испарение. Многие переносят засушливое время в состоянии вынужденного покоя.

Влажность воздуха и почвы, выпадающие осадки влияют на организмы по-разному в зависимости от сопутствующего действия других факторов, особенно температуры.

3.6. Эдафический фактор

Эдафические факторы, т. е. почвенные, – это совокупность химических, физических и механических свойств почв и горных пород, оказывающих воздействие как на организмы, живущие в них, т. е. для которых они являются средой обитания, так и на корневую систему растений.

Свойства грунта и рельеф местности также влияют на условия жизни наземных организмов, в первую очередь растений. Свойства земной поверхности, оказывающие экологическое воздействие на ее обитателей, объединяют названием «эдафические факторы среды» (от греч. «эдафос» – основание, почва).

Почва – это рыхлый поверхностный слой земной коры, который образовался в процессе выветривания, деятельности живых организмов, разложения органических остатков и перемешивания полученных веществ.

Почва как среда обитания обладает специфическими физическими свойствами. Для нее характерна более или менее рыхлая структура, определенная водопроницаемость и аэрируемость. Благодаря высокой дисперсности частиц почвы атмосферные осадки в виде дождя проникают в более глубокие ее слои и удерживаются там в капиллярных системах. А сами частицы несут на своей поверхности различные ионы, газы, пары воды.

В верхних горизонтах почвы концентрируются вещества, необходимые для питания растений – фосфор, азот, кальций, калий и многие другие. В почвенной влаге содержатся газы, растворимые соли, питательные вещества, а иногда и токсичные для ряда организмов соединения. Такие почвенные растворы могут быть кислыми, нейтральными или щелочными. Почвенный воздух обладает повышенным содержанием углекислого газа, углеводорода и водяного пара. Все эти элементы определяют химические свойства почвы.

Почвенные животные могут быть сгруппированы по степени связи со средой обитания в три основные экологические группы.

Геобионты – постоянные обитатели почвы. Весь цикл их развития протекает в почвенной среде. Типичными представителями являются дождевые черви (*Lymbricidae*), многие первичнообескрылые насекомые (*Apterygota*).

Геофилы – животные, часть цикла развития которых, чаще одна из фаз, обязательно проходит в почве. К ним принадлежит большинство

насекомых: саранчовые (*Acridoidea*), ряд жуков (*Staphylinidae*, *Carabidae*, *Elateridae*), комары-долгоножки (*Tipulidae*). Личинки их развиваются в почве, а во взрослом состоянии это типичные наземные обитатели. К геофилам принадлежат и такие насекомые, которые в почве находятся в фазе куколки.

Геоксены – животные, иногда посещающие почву для временного укрытия или убежища. Из насекомых к геоксенам относятся таракановые (*Blattodea*), многие полужесткокрылые (*Hemiptera*), некоторые развивающиеся вне почвы жуки, а также грызуны и другие млекопитающие, живущие в норах.

Почвенных обитателей можно разделить на экологические группы исходя из их размеров и степени подвижности. Выделяют три такие группы.

Микробиотин, микробиота – почвенные микроорганизмы, составляющие основное звено детритной пищевой цепи. Они представляют собой как бы промежуточное звено между растительными остатками и почвенными животными. Это, прежде всего, зеленые (*Chlorophyta*) и сине-зеленые (*Cyanophyta*) водоросли, бактерии (*Bacteria*), грибы (*Fungi*) и простейшие (*Protozoa*).

Мезобиотин, мезобиота – совокупность сравнительно мелких легко извлекающихся из почвы подвижных животных. Сюда относятся почвенные нематоды (*Nematoda*), мелкие личинки насекомых, клещи (*Oribatei*), ногохвостки (*Collembola*) и др. Они весьма многочисленны – от десятков и сотен тысяч до миллионов особей на 1 м² почвы. Питаются в основном детритом и бактериями. Некоторые клещи и насекомые являются хищниками, а отдельные виды нематод паразитируют в корнях растений, иногда сильно повреждая их.

Макробиотин, макробиота – крупные насекомые, дождевые черви и другие животные вплоть до роющих позвоночных. В этот тип включаются и корни растений. Наибольшее значение в данной группе имеют дождевые черви. Численность их может достигать до 300 на 1 м². Вместе с другими животными они играют большую роль в перемешивании почвы. Сюда относятся и подвижные членистоногие, обитающие между почвой и подстилкой. Механически разрушая последнюю, они переводят ее в удобную для разложения микроорганизмами форму.

Можно выделить целый ряд экологических групп растений по отношению к разным свойствам почв.

Так, по реакции на кислотность почвы различают:

1) ацидофильные виды – растут на кислых почвах с рН менее 6,7 (растения сфагновых болот, белоус);

2) нейтрофильные – тяготеют к почвам с рН 6,7–7,0 (большинство культурных растений);

3) базифильные – растут при рН более 7,0 (мордовник, лесная ветреница);

4) индифферентные – могут произрастать на почвах с разным значением рН (ландыш, овсяница овечья).

По отношению к валовому составу почвы различают:

1) олиготрофные растения, довольствующиеся малым количеством зольных элементов (сосна обыкновенная);

2) эвтрофные, нуждающиеся в большом количестве зольных элементов (дуб, сныть обыкновенная, пролесник многолетний);

3) мезотрофные, требующие умеренного количества зольных элементов (ель обыкновенная).

3.7. Воздух как экологический фактор

Воздух как экологический фактор характеризуется постоянством состава – кислорода в нем обычно около 21 %, углекислого газа – 0,03 %. Без воздуха не могут существовать ни зеленые растения, ни аэробные микроорганизмы, ни животные. Кислород необходим для дыхания абсолютного большинства организмов, а углекислый газ используется при фотосинтезе.

Незначительная плотность воздушной среды не оказывает существенного сопротивления организмам при их передвижении по поверхности земли и в то же время затрудняет перемещение по вертикали. В процессе эволюции лишь немногие организмы поднялись в воздух и приспособились к полету (насекомые, птицы, из млекопитающих – рукокрылые).

Воздух, как и другие факторы среды, оказывает на организмы прямое и косвенное действие. При прямом воздействии он имеет небольшое экологическое значение. Косвенное влияние воздуха осуществляется через ветры, которые, кроме того, что меняют характер таких важных факторов, как температура и влажность, оказывают механическое действие на организмы. Нередко сильные ветры, дующие в одном направлении, изгибают ветви и стволы деревьев в подветренную сторону, что служит причиной появления флагообразных форм кроны.

Ветер вызывает изменение интенсивности транспирации у растений. Это особенно сильно проявляется при суховеях, иссушающих воздух и часто вызывающих гибель растений.

Определенную роль играет ветер в опылении растений-анемофилов (ветроопыляемые растения), которые выработали для этого ряд приспособлений: цветочные покровы у них обычно редуцированы и пыльники ничем не защищены от ветра.

Восходящие и особенно нисходящие потоки в атмосфере нередко создают условия для застаивания и накопления у поверхности почвы холодного воздуха. Это вызывает задержку в развитии и растений, и животных.

В регионах, где постоянно дует сильный ветер, обычно беден видовой состав мелких летающих животных, поскольку они не могут противостоять ему при полете. У животных, обитающих в таких местах, развиваются плотные покровы, предохраняющие тело от охлаждения и потерь влаги. Птицы, живущие на открытых пространствах и в затишных местах, несколько различаются по строению. Это касается и насекомых. Так, на океанических островах с постоянными сильными ветрами многие птицы, и особенно насекомые, утрачивают крылья и способность к полету.

Воздушные потоки выполняют определенную роль и в расселении растений и животных. Плоды растений анемохоров имеют множество приспособлений, увеличивающих их парусность, и разносятся ветром на громадные расстояния. Это различные хохолки, крылатки, парашюты, мешковидные полые вздутия. На большие расстояния переносятся ветром споры микроорганизмов, цисты простейших. Даже более крупные животные используют потоки воздуха для расселения. Пауки разносятся ветром на паутине, активно летающие насекомые – постоянными токами воздуха на больших высотах. Известны случаи заноса птиц сильными ветрами на значительное расстояние от их обычных мест обитания. Помимо случайного переноса животных ветром, многие виды активно используют воздушные течения для расселения. Ветры определяют направление миграций таких насекомых, как луговой мотылек (*Loxostege stictialis*), пустынная саранча (*Schistocerca gregaria*), малярийные комары (*Anopheles*).

3.8. Представление об экологической нише. Правило обязательного заполнения экологических ниш

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

Каждый вид или его части (популяции, группировки различного ранга) занимают определенное место в окружающей их среде. Например, определенный вид животного не может произвольно менять пищевой рацион или время питания, место размножения, убежища и т. п. Для растений подобный выбор условий выражается, например, через светолюбие или тенелюбие, место в вертикальном расчленении сообщества (приуроченность к определенному ярусу), время наиболее активной вегетации. Например, под пологом леса одни растения успевают закончить основной жизненный цикл, завершающийся созреванием семян, до распускания листьев древесного полога (весенние эфемеры). В более позднее время их место занимают другие, более теневыносливые растения. Особая группа растений способна на быстрый захват свободного пространства (растения-пионеры), но отличается низкой конкурентной способностью и поэтому быстро уступает свое место другим (более конкурентоспособным) видам.

Американский эколог Юджин Одум образно назвал местообитание «адресом» организма (вида), а экологическую нишу – его «профессией». На одном местообитании живет, как правило, большое количество организмов разных видов. Например, смешанный лес – это местообитание для сотен видов растений и животных, но у каждого из них своя и только одна «профессия» – экологическая ниша. Так, сходное местообитание, как отмечалось выше, в лесу занимают лось и белка. Но ниши их совершенно разные: белка живет в основном в кронах деревьев, питается семенами и плодами, там же размножается и т. п. Весь жизненный цикл лося связан с подпологовым пространством: питание зелеными растениями или их частями, размножение и укрытие в зарослях и т. п.

Если организмы занимают разные экологические ниши, они не вступают обычно в конкурентные отношения, сферы их деятельности и влияния разделены. В таком случае отношения рассматриваются как нейтральные.

Вместе с тем в каждой экосистеме имеются виды, которые претендуют на одну и ту же нишу или ее элементы (пищу, укрытия и пр.).

В таком случае неизбежна конкуренция, борьба за обладание нишей. Эволюционно взаимоотношения сложились так, что виды со сходными требованиями к среде не могут длительно существовать совместно. Эта закономерность не без исключений, но она настолько объективна, что сформулирована в виде положения, которое получило название «правило конкурентного исключения». Автором данного правила является эколог Г. Ф. Гаузе. Звучит оно следующим образом: *если два вида со сходными требованиями к среде (питанию, поведению, местам размножения и т. п.) вступают в конкурентные отношения, то один из них должен погибнуть либо изменить свой образ жизни и занять новую экологическую нишу*. Иногда, например, чтобы снять острые конкурентные отношения, одному организму (животному) достаточно изменить время питания, не меняя самого вида пищи (если конкуренция возникает на почве пищевых отношений), или найти новое местообитание (если конкуренция имеет место на почве данного фактора) и т. п.

Из других свойств экологических ниш отметим, что организм (вид) может их менять на протяжении своего жизненного цикла. Наиболее яркий пример в этом отношении – насекомые. Так, экологическая ниша личинок майского жука связана с почвой, питанием корневыми системами растений. В то же время экологическая ниша жуков связана с наземной средой, питанием зелеными частями растений.

В природе также действует *правило обязательности заполнения экологических ниш: пустующая экологическая ниша всегда и обязательно будет заполнена*.

Народная мудрость сформулировала эти два постулата следующим образом: «В одной берлоге не могут ужиться два медведя» и «Природа не терпит пустоты».

Контрольные вопросы

1. Какие вы знаете экологические группы растений по отношению к условиям освещенности?
2. Что такое фотопериодизм?
3. Поясните правила Бергмана и Аллена.
4. Назовите экологические группы растений по отношению к влажности.
5. Что такое эдафический фактор?
6. Какое экологическое значение имеют воздушные потоки?
7. Что такое экологическая ниша? Сформулируйте и обоснуйте принцип Гаузе.

4. ДЕМЭКОЛОГИЯ

4.1. Понятие о популяциях

Термин *«популяция»* был заимствован из демографии, где он обозначал народ, население (от лат. *populus*). Под популяцией понимается любая совокупность особей одного вида, проживающих длительное время на определенной территории, свободно скрещивающихся друг с другом и дающих плодовитое потомство.

Любая популяция характеризуется показателями, присущими только ей, имеет определенную организацию и структуру. Такие признаки могут выражаться статистическими функциями, т. е. популяцию и ее свойства можно описать с использованием математического аппарата. Таковы, например, структура, плотность, численность, рождаемость, смертность. Некоторые характеристики популяций взаимосвязаны: смертность определяет структуру, рождаемость – плотность и т. д.

Следует подчеркнуть, что между отдельным организмом и популяцией организмов существует принципиальная разница. Как капля воды не отражает свойства реки, озера, океана, так и организм, взятый в отдельности, не может характеризовать всю популяцию в целом.

Одним из важных параметров, определяющих пространственную структуру, является численность особей в популяции. Наблюдая за свойствами различных популяций, будь-то популяции животных или растений, можно видеть, что численность их бывает очень разной. Это и сотня деревьев, встречающихся на гектаре соснового леса, и миллионы одноклеточных водорослей в экосистеме пруда или озера, и несколько грифов, живущих на недоступных скалах, и тучи скворцов над только что засеянным ржаным полем.

Численность особей в популяции – одна из важных характеристик при экологических исследованиях, особенно когда речь идет об исчезающих видах растений и животных. Здесь приходится решать вопрос о допустимых минимальных размерах популяции, при которых она способна к самовоспроизведению. Под численностью популяции понимается общее количество особей в ней.

Чем мельче особи, тем выше критические значения их численности. Для микроорганизмов это миллионы особей, для насекомых – десятки и сотни тысяч, а для крупных млекопитающих – несколько десятков. Численность не должна уменьшаться ниже пределов, за которыми резко снижается вероятность встречи половых партнеров.

Плотность популяции определяется как количество особей вида на единице площади (главным образом земной поверхности) или же в единице объема (водная среда, экспериментальная культура), например, 200 деревьев на 1 га, 50 человек на 1 км², 20 головастиков на 1 м³ воды. В некоторых случаях этот показатель оценивается через число встреч на маршруте движения животного (весенние учеты по пению самцов птиц, оценка популяций перелетных птиц, зимние учеты млекопитающих по следам на снегу и т. п.). Максимальная плотность для различных видов организмов и условий существования сильно варьирует. На одном гектаре земли может обитать значительно больше особей подорожников, чем, скажем, оленей или кабанов.

Рождаемость – это число новых особей, появляющихся в популяции за единицу времени в расчете на определенное число ее членов.

Различают абсолютную и удельную рождаемость. Первая характеризуется общим числом родившихся особей. Например, если в популяции северных оленей, насчитывающей 16 тыс. голов, за год появилось 2 тыс. оленят, то это число и выражает абсолютную рождаемость. Удельную рождаемость вычисляют как среднее изменение численности на особь за определенный интервал времени, и в данном случае она составит 0,125, т. е. один новорожденный на 8 членов популяции за год.

Смертность – величина, обратная рождаемости. Это число погибших в популяции особей за единицу времени. Подобно рождаемости, смертность можно выразить числом особей, погибших за данный период (число смертей в единицу времени) или же в виде удельной смертности для всей популяции или ее части. При определении смертности популяции учитываются все погибшие особи независимо от причины смерти (умерли ли они от старости или погибли в когтях хищника, отравились ли ядохимикатами или замерзли от холода и т. д.).

4.2. Полиморфизм популяций. Пространственная, возрастная и половая структура популяций

Каждая популяция в той или иной степени неоднородна. Особенно это касается популяций, занимающих большую территорию. Неоднородность популяции объясняется наличием в ней различных возрастных групп (возрастная структура), неполовозрелых, активно размножающихся и уже прекративших размножение самцов и самок (половая структура), сезонных фаз, одиночных и стадных фаз и т. д. Такое явление носит название *полиморфизма популяции*.

Каждая особь имеет определенные размеры, пол, отличительные черты морфологии, особенности поведения, свои пределы выносливости и приспособляемости к изменениям среды. Распределение этих признаков в популяции также характеризует ее структуру.

Под пространственной структурой популяции понимаются особенности и характер размещения особей популяции в пространстве.

Пространственная структура популяций выражается в закономерном размещении особей и их группировок по отношению к определенным элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории. Закономерное размещение особей в пространстве имеет большое биологическое значение, являясь, по существу, основой всех форм нормальной жизнедеятельности популяций. Прежде всего, оно определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды – кормовых, защитных, микроклиматических и др.

Равномерное распределение характеризуется равным удалением каждой особи от всех соседних. *Случайное распределение* – неравномерным, случайным распределением особей в пространстве. *Групповое распределение (мозаичный тип)* выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются достаточно большие незаселенные территории (рис. 3).

Конкретные формы пространственного размещения в популяциях даже одного и того же вида, а подчас и в пределах одной популяции на протяжении различных сезонов и в разные годы могут заметно изменяться в зависимости от динамики биомассы и распределения кормовых объектов, сезонных и непериодических изменений защитных свойств местности, колебаний погоды, изменений условий и т. д.

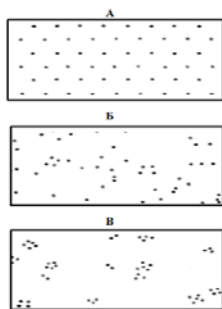


Рис. 3. Основные типы распределения особей в популяции: А – равномерное распределение; Б – случайное распределение; В – групповое распределение (по Ю. Одуму, 1986)

В зависимости от того, какой признак положен в основу, различают внутривидовые группировки.

Возрастные внутривидовые группировки существуют у многих видов отдельно. Не смешиваются возрастные группы у насекомых, развивающихся с метаморфозом. Например, личинки многих насекомых обитают в воде или почве, а взрослые особи являются типичными наземными организмами. Возрастные группировки выделяются у всех животных, поскольку с возрастом у них меняются тип и характер питания, водный и тепловой обмен со средой, а в зависимости от этого – образ жизни и вообще биологические особенности.

Для особей любого биологического вида выделяют три возрастных периода:

1. *Предрепродуктивный*. К нему относятся периоды младенчества и юности, когда особи еще не способны к размножению.

2. *Репродуктивный*. В это время происходит размножение особей популяции.

3. *Пострепродуктивный* – это этапы, связанные со старением особей и утратой способности к размножению.

Обычно наибольшей жизнеспособностью отличаются популяции, в которых все возрастные группы представлены относительно равномерно. Такие популяции называют **нормальными**. Если в популяции преобладают старческие особи, такие популяции рассматривают как **регрессивные**, или **вымирающие**. Популяции, представленные в основном молодыми особями, рассматриваются как **внедряющиеся**.

Если популяция находится в нормальном или близком к нормальному состоянии, человек из нее может изымать то количество особей или биомассу, которая прирастает за промежуток времени между изъятиями. Изымать должны, прежде всего, особи пострепродуктивного возраста.

Половые внутривидовые группировки формируются на основе неодинаковой морфологии и функций различных полов. В простейшем случае это половой диморфизм – отличие самцов от самок. Он затрагивает не только строение и функцию половой системы, но и морфологию в целом (рога, грива и др. у самцов и отсутствие таковых у самок; крылатые самцы и бескрылые самки (или наоборот) у насекомых; наиболее яркое оперение самцов в сравнении с самками у многих птиц и т. д.).

Самцы и самки нередко различаются по характеру питания. У многих комаров самцы добывают нектар или сок растений, а самки – ти-

пичные кровососущие паразиты. Разный пищевой рацион самцов и самок наблюдается у ряда птиц, рыб, млекопитающих.

Кроме того, выделяют *сезонные внутрипопуляционные группировки*. У тли, например, сезонный полиморфизм выражается последовательной сменой в популяции обоеполых поколений, бескрылых особей и крылатых партеногенетических самок.

4.3. Популяция как саморегулирующая система. Миграция популяции

Среди причин, приводящих к нарушению стабильности популяций, прежде всего, следует отметить следующие:

1. *Естественные*. К ним относятся резкие изменения климатических факторов, геомагнитные отклонения, цикличность солнечной активности и др.

2. *Антропогенные*. Среди них наиболее значимы чрезмерная интенсивность изъятия особей, разрушение естественных мест обитания, вселение видов в новые условия, загрязнение среды обитания.

Рост популяции во времени зависит от ряда факторов: исходной численности, способности к размножению (скорости роста), наличия или отсутствия лимитирующих рост факторов среды. Различают два типа роста популяции: *экспоненциальный* – в оптимальных условиях среды и *логистический* – при проявлении лимитирующих факторов (рис. 4).

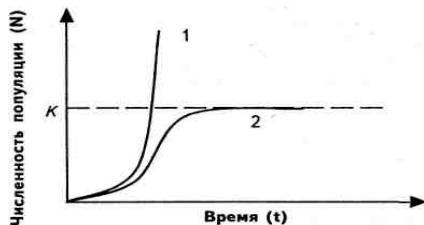


Рис. 4. Экспоненциальный (1) и логистический (2) типы роста численности популяции в момент времени

Экспоненциальный рост можно описать следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = rN,$$

где dN – прирост численности популяции за отрезок времени dt ;
 r – биотический потенциал (количество молодых особей, появившихся в популяции в единицу времени в идеальных условиях);
 N – численность популяции в момент времени t .

В реальных условиях ресурсы среды ограничены, при увеличении численности и плотности популяции усиливается конкуренция за ресурсы и происходит замедление роста. Численность популяции приближается к предельно возможной для этих условий величине – емкости среды K . *Емкость среды* – степень способности природного окружения обеспечивать нормальную жизнедеятельность определенному числу организмов без заметного нарушения самого окружения. Логистический тип роста может быть описан следующим уравнением:

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

Популяции могут наращивать численность либо за счет биотического потенциала (r), либо за счет освоения новых территорий, т. е. увеличения емкости среды обитания (K).

Виды, которые ориентированы на высокую скорость размножения, называются r -стратегиями.

Виды, для которых не характерна высокая численность потомков, называют K -стратегиями. Они более конкурентоспособны в сравнении с r -стратегиями. В природе нет достаточно четкого разграничения популяций на r - и K -стратегов. Можно говорить лишь о преобладании у популяций того или иного биологического вида одного из двух типов стратегий.

Миграции и расселение животных – распространенный способ снятия угрозы перенаселенности. Инстинкты миграции усиливаются при увеличении плотности популяции.

Большими миграционными способностями отличаются, например, северные олени и песцы. Результаты мечения показывают, что песцы перемещаются за сезон на сотни, а иногда более чем на тысячу километров от мест размножения. Северные олени совершают регулярные сезонные кочевки также в масштабах сотен километров.

Территориальное поведение животных особенно ярко выражено в период размножения. Большинство воробьиных птиц после вылета птенцов объединяются в стаи, совершающие кочевки.

Понимание механизмов, определяющих изменение численности популяций, дает возможность управления ими, например, с целью восстановления особой популяции.

4.4. Этологическая структура популяций

В характеристике популяций животных имеют значение не только особенности демографической и пространственной структуры, но также и образ жизни организмов, свойственный популяциям в данной местности.

Среди животных есть виды, ведущие одиночный или семейный, стайный или стадный образ жизни, колониальное существование. Во всех этих случаях они занимают определенную территорию, участок, удовлетворяющий их потребности в месте для норы или гнезда и в достаточном количестве корма.

Одиночные животные и семьи обычно имеют свои закрепленные участки индивидуального пространства, которые они строго охраняют различными способами активной и пассивной (мечение) защиты. Мечение одновременно служит и надежным средством установления взаимных контактов (например, самца и самки; соседей, живущих рядом, чужаков). По запаху и расположению следа метки животные получают разнообразную информацию о тех, кто ранее побывал в данном пункте – их поле, возрасте, физическом состоянии, размере, половой активности и т. п. Например, волки, лисицы, песцы, куницы, соболи постоянно поддерживают мочевые точки на определенных приметных местах – около кустов, деревьев, камней, кочек, пней. В этой связи известный канадский писатель-натуралист Э. Т. Сетон называл мочевые точки «обонятельным телефоном».

Многочисленные исследования различных видов растений, и особенно животных, показали, что в составе популяций всегда образуются группировки особей, более тесно связанных между собой, чем с особями из других подобных группировок.

Стаи – это временные объединения животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стайность наиболее широко распространена среди рыб, птиц и некоторых млекопитающих (например, собачьи). Стайное существование облегчает выпол-

нение важных функций в жизни вида: защита от врагов, добыча пищи, миграция. У этих животных сильно развиты подражательные реакции, ориентация на соседей, для них характерны определенный порядок и согласованность действий, постоянная сигнализация, звуковая и зрительная связь между особями; нередко имеются вожаки – особи, наиболее опытные, обладающие индивидуальными навыками поиска необходимых мест защиты, кормежки и др. Вожак обычно активно направляет деятельность стаи путем специальной сигнализации, но возможна и прямая агрессия.

Стада – это более длительные и постоянные объединения животных по сравнению со стаями. В них осуществляются все основные функции жизни видов: добывание кормов, защита от врагов, размножение, воспитание молодняка, миграции. Стадо действует как единое целое, хотя у животных (или семей), входящих в стадо, имеется свое жизненное пространство, в пределах которого каждая особь или семья обладает определенной степенью свободы действий и передвижения. В стаде могут быть представлены семейные или возрастные группы, внутри которых контакты «более дружелюбны», чем с членами других групп стада. Основой группового поведения животных в стадах являются взаимоотношения по типу «доминирование – подчинение». Обычно в таком стаде имеется лидер, который своим поведением определяет направление перемещений, реакцию на опасность, места кормежки, отдыха и другие формы деятельности стада в целом. На лидере концентрируется внимание других членов стада, которые подражают ему. В отличие от вожаков, лидер не проявляет активных действий по руководству стадом. Роль лидера в единстве действий стада основывается только на подражании ему других членов стада. Лидером обычно становится более опытный член стада, нередко это бывает самка, например у северных оленей. У многих копытных (зебры, антилопы, куланы, одичавшие лошади в табунах) лидерами бывают самцы. Иногда при передвижении стада лидером могут быть очень молодые особи, определяющие скорость передвижения взрослых животных. Часто бывают стада с вожаками. Здесь вожаки, в отличие от лидеров, характеризуются поведением, непосредственно направленным на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямым нападением с применением агрессии. В таких стадах обычно устанавливается иерархическая организованность. У всех особей есть определенный ранг от доминирования до «бесправности». Доминирование проявляется как главенство (преимущество) при по-

едании пищи, подходе к водопою, праве на самку, размещении на отдых и т. д. Иерархия наиболее ярко выражена в стадах, но она характерна и для семей и колоний.

Колонии – постоянное или на период размножения скопление животных на сравнительно ограниченной территории. Колониальное существование свойственно некоторым млекопитающим и птицам: горным и степным суркам, пищухам, чайкам, ласточкам, колпицам, кайрам, гусям. В мире птиц широко известны такие массовые гнездовые колонии, как птичьи базары, грачевники, гнездовье цапель, бакланов, пеликанов, фламинго и др. Колониальное гнездование и норение предоставляет большие жизненные преимущества своим членам, главным образом в деле защиты от врагов и при использовании освоенной территории.

Жизнь, динамика и целостность популяций характеризуются не только вышеописанными структурными особенностями, но и приспособлениями, связанными с межвидовыми и внутривидовыми биоэкологическими отношениями.

4.5. Эффект группы. Принцип Олли

Принцип агрегации особей В. Олли в экологии – закон, согласно которому скопление особей, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы к выживанию. Для каждого вида животных существуют оптимальные размер группы и плотность популяции.

В основу эффекта Олли входят два фундаментальных закона экологии: Либиха и Шелфорда. Это два закона о лимитирующих факторах, из которых первый свидетельствует о том, что ограничителем является лимитирующий фактор, находящийся в минимуме, а второй – в максимуме. А все это сводится в закон толерантности Шелфорда: процветание организма ограничено зонами максимума и минимума определенных экологических факторов.

Жизнь в группе через нервную и гормональную системы отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животного. У изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность.

Оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании, получила название

эффект группы. Он проявляется как психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. У овец вне стада учащаются пульс и дыхание, а при виде приближающегося стада эти процессы нормализуются. Одиночно зимующие летучие мыши отличаются более высоким уровнем обмена веществ, чем в колонии. Это ведет к повышенной трате энергии, истощению и часто заканчивается гибелью животных.

Эффект группы проявляется в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума и т. д. В группе животные часто способны поддерживать оптимальную температуру (при скучивании, в гнездах, в ульях). У многих животных вне группы не реализуется плодовитость. Голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Достаточно поставить перед самкой зеркало, чтобы она приступила к яйцекладке. Кайры при небольшой численности пар в колонии начинают размножение только тогда, когда колония увеличится по периферии за счет других видов: чистиков, тупиков, моевок.

Эффект группы не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения и многие физиологические показатели сильно уклоняются от оптимума, о чем можно судить, например, по увеличению энергетических затрат на основные процессы жизнедеятельности. Так, ушастые ежи в группе повышают потребление кислорода до 134 % по сравнению с ежами, содержащимися поодиночке.

Положительный эффект группы проявляется лишь до некоторого оптимального уровня плотности популяции. Если животных становится слишком много, это грозит для всех недостатком ресурсов среды. Тогда вступают в действие другие механизмы, приводящие к снижению численности особей в группе путем ее деления, рассредоточения или падения рождаемости.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение популяции. Назовите основные показатели, характеризующие популяцию.
2. Назовите основные виды структуры популяций.
3. Какие вы знаете типы распределения особей в популяции?

4. Назовите типы роста популяции и скажите, в каких условиях среды они наблюдаются.

5. В чем заключается отличие стаи и стада.

6. Поясните принцип агрегации особей В. Олли.

5. СИНЭКОЛОГИЯ

5.1. Биоценоз. Отношения в биоценозе

Биоценоз (от греч. *bios* – жизнь, *koinos* – общий) – это организованная группа взаимосвязанных популяций растений, животных, грибов и микроорганизмов, живущих совместно в одних и тех же условиях среды.

Понятие «биоценоз» было предложено в 1877 г. немецким зоологом К. Мебиусом. Биоценоз является продуктом естественного отбора. Выживание его, устойчивое существование во времени и пространстве зависит от характера взаимодействия составляющих популяций и возможно лишь при обязательном поступлении извне лучистой энергии Солнца.

В природе организмы живут не изолированно друг от друга. Выделяют различные формы биотических связей:

1. Трофические связи – форма связей между популяциями в биоценозе, проявляющихся в питании особей одного вида за счет живых особей другого вида, продуктов их жизнедеятельности или их мертвых остатков.

2. Топические связи – это создание одним видом условий существования для другого. Особую роль в формировании среды обитания играют растения. Примером топических связей могут быть морские желуды, которые поселяются на коже кита, личинки мух, живущих в коровьем помете, лишайники на стволах деревьев и т. д.

3. Форические связи – это участие одного вида в распространении другого. Известно такое понятие, как «зоохория» – перенос животными семян, спор, пыльцы растений. Форезия – это перенос животными других мелких животных. Распространена преимущественно среди мелких членистоногих, особенно среди различных групп клещей.

4. Фабричные связи – это использование одним видом продуктов жизнедеятельности других видов для устройства (фабрикации) своего жилища. Например, птицы используют для сооружения своих гнезд

веточки деревьев, шерсть млекопитающих, траву, перья других видов птиц.

Взаимодействие популяций двух видов можно выразить в виде следующих комбинаций символов: 00, --, ++, +0, -0, +-.

0 – существенное взаимодействие между популяциями отсутствует; «+» – благоприятное действие на рост, выживание или другие характеристики популяции; «-» – ингибирующее действие на рост или другие характеристики популяции.

Выделяют девять типов наиболее важных взаимодействий между видами (табл. 1) (по Ю. Одуму, 1986).

Таблица 1. Типы взаимодействия между видами

Тип взаимодействия	Комбинация символов	Характеристика
1	2	3
1. Нейтрализм	00	Взаимодействие двух видов популяций не сказывается ни на одном из них. Такого рода взаимоотношения в природе встречаются часто. Это отношения между дождевым червем и комаром, зайцем, обитающим под пологом леса, и дятлом, живущим в дупле дерева, белкой и лосем, клестами и дроздами в лесу
2. Взаимное конкурентное подавление	--	Обе популяции взаимно подавляют друг друга. Примером взаимного конкурентного подавления могут служить отношения между сорняками и культурными растениями
3. Конкуренция из-за ресурсов	--	Каждая популяция неблагоприятно воздействует на другую при недостатке пищевых ресурсов. Это могут быть опосредованные отношения между видами в борьбе за добывание пищи (соперничество между волками, рысями и лисами в северных лесах, между гиенами и львами в саваннах) и т. п. В данном случае разные виды непосредственно не нападают друг на друга
4. Аменсализм	- 0	Одна популяция подавляет другую, но сама при этом не испытывает отрицательного влияния. Ель в процессе роста сильно затеняет почву и тем самым вытесняет светолюбивые виды, попавшие под ее полог. Изменяя среду, ель подавляет популяции светолюбивых травянистых растений. На рост же самой ели обратное воздействие не влияет

Продолжение табл. 1

1	2	3
5. Паразитизм	+ –	Популяция паразита наносит вред популяции хозяина. Большое количество паразитов имеется среди животных (блохи, вши, клещи, различные виды тлей, бактерии, гельминты и др.), растений (петров крест, подельник обыкновенный, гнездовка настоящая и др.), грибов (различные виды ржавчинных, головневых, мучнисторосяных и др.)
6. Хищничество	+ –	Одна популяция неблагоприятно воздействует на другую в результате прямого нападения, но зависит от другой. Хищниками могут быть различные организмы. Это львы и волки, пожирающие свою жертву, кровососущие мошки и насекомоядные птицы, различные виды рыб, поедающие планктонных рачков дафний и др.
7. Комменсализм	+ 0	Одна популяция извлекает пользу от объединения с другой, а другой популяции это объединение безразлично. Часто под комменсализмом понимают такое сожительство, при котором один из партнеров питается остатками пищи или продуктами выделения другого, не причиняя ему вреда. Можно привести пример сожительства рыб-лоцманов и крупных хищных акул. С одной стороны, рыбы-лоцманы находятся в относительной безопасности, а с другой – им перепадает остатки несъеденной акулами пищи. На акул присутствие этих рыб не оказывает никакого влияния
8. Протокооперация	+ +	Обе популяции получают от ассоциации выгоду, но эти отношения необязательны. В качестве примера протокооперации можно привести описание взаимоотношений крокодила и птички, называемой в Египте трохилусом, которая, чтобы поживиться пищей, очищает вначале снаружи пасть крокодила, а затем зубы и глотку, которую крокодил растягивает не без удовольствия насколько только возможно
9. Мутуализм	+ +	Связь благоприятна для роста и выживания отдельных популяций, причем в естественных условиях ни одна из них не может существовать без другой. Классический пример мутуализма – отношение между цветковыми растениями и опыляющими их насекомыми. Насекомое получает необходимый ему нектар, а взамен осуществляет столь необходимый для растения акт опыления. При отсутствии опылителей растения во многих случаях оказались бы на грани вымирания, а насекомые без растительной пищи погибли бы

Благодаря разнообразию биотических связей и типов взаимодействия возможно устойчивое функционирование биоценоза.

5.2. Видовая и пространственная структура биоценозов

Каждый биоценоз можно описать, основываясь на совокупности составляющих его видов (*видовая структура*). Одни биоценозы слагаются преимущественно из животных, как, например, биоценоз кораллового рифа. В лесных биоценозах главную роль играют растения: биоценоз елового, березового, дубового леса. Степень насыщенности видами в различных биоценозах разная.

Самая известная закономерность видового разнообразия – его уменьшение от тропиков в сторону высоких широт. Причем это касается всех групп наземных и водных организмов от двусторчатых моллюсков, муравьев и летающих насекомых до пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

Например, во влажных тропических лесах Малайзии на 1 га леса насчитывается до 200 видов древесных пород. Биоценоз соснового леса в условиях Беларуси может включать максимум до десяти видов деревьев на 1 га, а на севере таежной области на такой же площади присутствуют 2–5 видов.

Наиболее простым показателем видового разнообразия биоценоза является общее число видов – *видовое богатство*. Если какой-либо вид растения (или животного) количественно преобладает в сообществе (имеет большую биомассу, продуктивность, численность или обилие), то такой вид называется *доминантом*, или *доминирующим видом*.

Доминантные виды есть в любом биоценозе. В дубраве могучие дубы, используя основную долю солнечной энергии, наращивают наибольшую биомассу, затеняют почву, ослабляют движение воздуха и создают условия для жизни других обитателей леса, которые в свою очередь выполняют важные функции в биоценозе.

Пространственная структура биоценозов характеризуется в первую очередь ярусным расположением в нем популяций живых организмов.

В ходе длительного эволюционного преобразования, приспособляясь к определенным абиотическим и биотическим условиям, живые организмы в итоге так разместились в биогеоценозе, что их распределение носит ярусный характер.

Ярусность – это явление вертикального расслоения биоценозов на разновысокие структурные части.

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

Фитоценоз приобретает ярусный характер при наличии в нем растений, различающихся по высоте.

В лесу, например, нередко выделяется до шести ярусов: I – деревья первой величины (ель, сосна, дуб, береза, осина); II – деревья второй величины (рябина, черемуха); III – подлесок из кустарников (лещина, бересклет, шиповник); IV – подлесок из высоких кустарничков и крупных трав (багульник, голубика, вереск, аконит, иван-чай); V – низкие кустарнички и мелкие травы (водяника, клюква, кисличка); VI – мхи, напочвенные лишайники, печеночники.

Растения каждого яруса и обусловленный ими микроклимат создают определенную среду для специфичных животных. Следует отметить, что имеются и внеярусные организмы. Это лианы, различные эпифиты, паразиты, а также многие животные, свободно переходящие из одного яруса в другой.

Следовательно, ярус можно рассматривать как структурную единицу биоценоза, отличающуюся от других частей его определенными экологическими условиями и набором растений, животных и микроорганизмов.

5.3. Биогеоценоз. Экосистема. Трофическая структура экосистемы

Биогеоценоз – исторически сложившаяся совокупность живых организмов (биоценоз) и абиотической среды вместе с занимаемым ими участком земной поверхности.

Биотоп – место, на котором существует биоценоз.

Понятие «*экосистема*» предложил А. Тенсли в 1935 г. В традиционном понимании в качестве экосистемы рассматривают только такие совокупности организмов и условий среды, в которых имеется режим саморегуляции. К экосистемам относятся естественные леса, озера, массивы болот, моря и т. д.

«Экосистема» и «биогеоценоз» – близкие по сути понятия, но если первое из них используется для обозначения систем, обеспечивающих круговорот любого ранга, то **биогеоценоз** – понятие территориальное, относимое к таким участкам суши, которые заняты определенными единицами растительного покрова – фитоценозами.

По функциональной роли все виды экосистемы можно объединить в ограниченное число функциональных типов – *продуцентов, консументов и редуцентов*.

Продуценты – это автотрофы, т. е. организмы, синтезирующие органические вещества из неорганического углерода. *Продуценты-фотоавтотрофы* – растения. Кроме того, в океане важную роль также играют цианобактерии (тип бактерий, способных к фотосинтезу). *Продуценты-хемоавтотрофы* (серобактерии, метанобактерии, железобактерии, бактерии-нитрификаторы и др.) для синтеза органических веществ используют химическую энергию окисления неорганических соединений.

Консументы – это организмы, которые используют готовое органическое вещество в живом или мертвом состоянии. В этот блок входят растительноядные организмы (*фитофаги*), хищники (*зоофаги*), паразиты и др.

Редуценты (деструкторы) – это бактерии и грибы, которые в ходе жизнедеятельности превращают органические остатки в неорганические вещества, обеспечивая возвращение содержащихся в них элементов в почвенный раствор или в воду (в водных экосистемах), откуда они повторно потребляются растениями.

5.4. Закономерности передачи энергии в цепях питания.

Экологическая пирамида

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

Различают два типа пищевых цепей: *пастбищные (автотрофные)*, в которых в качестве первого звена выступают растения (трава – корова – человек; трава – заяц – лисица; сосна – тля – божья коровка – паук – насекомоядная птица – хищная птица и др.), и *детритные (гетеротрофные)*, в которых первое звено представлено мертвым органиче-

ским веществом, которым питается детритофаг (опавший лист – дождевой червь – скворец – сокол).

Количество звеньев в пищевых цепях может быть от одного-двух до пяти-шести. В реальных экосистемах функционируют не пищевые цепи, а *пищевые сети*. По этой причине пищевая цепь – это упрощенное выражение трофических отношений в экосистеме.

В 1942 г. американский эколог Раймонд Линдеман сформулировал закон пирамиды энергии, согласно которому с одного трофического уровня на другой через пищевые цепи переходит в среднем около 10 % энергии, поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды (*правило 10 %*). Остальная часть энергии тратится на обеспечение процессов жизнедеятельности.

В результате осуществления процессов обмена организмы теряют в каждом звене пищевой цепи около 90 % всей энергии. Следовательно, для получения, например, 1 кг окуней должно быть израсходовано приблизительно 10 кг рыбьей молоди, 100 кг зоопланктона и 1 000 кг фитопланктона.

Трофическую структуру биоценоза и экосистемы обычно отображают графическими моделями в виде экологических пирамид. Такие модели разработал в 1927 г. английский зоолог Чарльз Элтон.

Экологические пирамиды – это графические модели (как правило, в виде треугольников), отражающие число особей (пирамида чисел) (рис. 5), количество их биомассы (пирамида биомасс) или заключенной в них энергии (пирамида энергии) на каждом трофическом уровне и указывающие на понижение всех показателей с повышением трофического уровня.

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

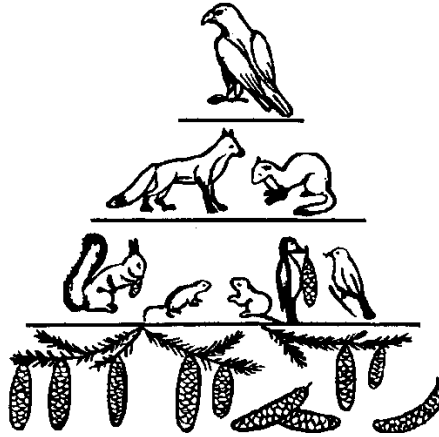


Рис. 5. Упрощенная экологическая пирамида чисел (по Г. А. Новикову, 1979)

Все экологические пирамиды строятся по одному правилу, а именно: в основании любой пирамиды находятся зеленые растения, а при построении пирамид учитывается закономерное уменьшение от ее основания к вершине численности особей (пирамида чисел), их биомассы (пирамида биомасс) и проходящей через пищевые цепи энергии (пирамида энергии).

5.5. Экологические сукцессии. Концепция климакса

Сукцессия (от лат. *successio* – преемственность, наследование) – это постепенная, необратимая, направленная смена одних биоценозов другими на одной и той же территории под влиянием природных факторов или воздействия человека.

В целом цепь сменяющихся друг друга биоценозов называется сукцессионным рядом, или серией (сериальные стадии). В сукцессионном ряду каждый биоценоз представляет собой определенную стадию формирования конечного, завершающего, или так называемого климаксового, сообщества. По мере усложнения сообщества усложняются и связи между популяциями. Менее приспособленные к новым условиям замещаются более приспособленными, и так до тех пор, пока не появятся виды, которых условия среды полностью устраивают, и они уже не замещаются другими видами. В результате сообщество становится стабильным и достигает своей завершающей стадии (климакса).

Примерами сукцессий являются постепенное зарастание сыпучих песков, каменистых россыпей, отмелей, заселение растительными и животными организмами заброшенных сельскохозяйственных земель (пашни), залежей, вырубок и др. Заброшенные поля быстро покрываются разнообразными однолетними растениями. Сюда же попадают семена древесных пород: сосны, ели, березы, осины. Они легко и на большие расстояния разносятся ветром и животными. В слабозадерненной почве семена начинают прорастать. Вначале изменения происходят быстро. Затем скорость сукцессии снижается. Всходы березы образуют густую поросль, которая затеняет почву, и даже если вместе с березой прорастают семена ели, ее всходы, оказавшись в весьма неблагоприятных условиях, сильно отстают от всходов березы. Светолюбивая береза – серьезный конкурент для ели. К тому же специфические биологические особенности березы дают ей преимущества в росте (рис. 6).

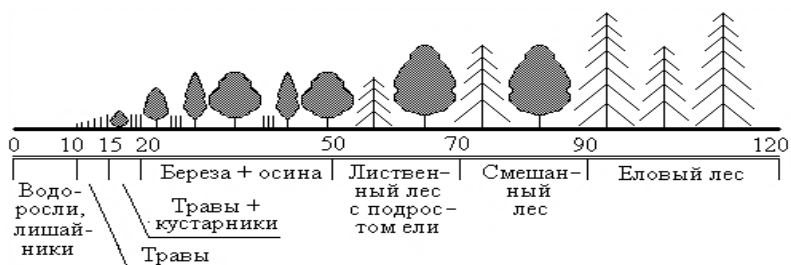


Рис. 6. Экологическая сукцессия на примере смен фитоценозов в южной тайге

Березы в возрасте 2–3 лет могут достигать высоты 100–120 см, тогда как ели в том же возрасте едва дотягивают до 10 см. Постепенно, к 8–10 годам, березы формируют устойчивое насаждение высотой до 10–12 м. Под развивающимся пологом березы начинает подрастать и ель, образуя подрост разной степени густоты. Перемены происходят и в нижнем травяно-кустарничковом ярусе. Постепенно, по мере смыкания крон березы, светолюбивые виды, характерные для начальных стадий сукцессии, начинают исчезать и уступают место теневыносливым.

Изменения касаются и животного компонента биоценоза. На первых стадиях поселяются майские хрущи, березовая пяденица, затем многочисленные птицы – зяблик, славка, пеночка, мелкие млекопитающие – землеройка, крот, еж. Изменение условий освещения начинает

благоприятно сказываться на молодых елочках, которые ускоряют свой рост. Если на ранних этапах сукцессии прирост елей составлял 1–3 см в год, то по прошествии 10–15 лет он достигает уже 40–60 см. Где-то к 50 годам ель догоняет березу в росте, и образуется смешанный елово-березовый древостой. Из животных появляются зайцы, лесные полевки и мыши, белки. Сукцессионные процессы заметны и среди птичьего населения: в таком лесу поселяются иволги, питающиеся гусеницами.

Смешанный елово-березовый лес постепенно сменяется еловым. Ель перегоняет в росте березу, создает значительную тень, и береза, не выдержав конкуренции, постепенно выпадает из древостоя.

Таким образом происходит сукцессия, при которой вначале березовый, а затем смешанный елово-березовый лес сменяется чистым ельником. Естественный процесс смены березняка ельником длится более 100 лет. Именно поэтому процесс сукцессии иногда называют вековой сменой.

Большинство сукцессий, наблюдаемых в настоящее время являются антропогенными, т. е. происходят в результате воздействия человека на природные экосистемы. Это перевыпас скота, рубка лесов, возникновение очагов возгорания, распашка земель, затопление почв, опустынивание, нарушение экосистем Полесья в результате мелиорации и т. п.

5.6. Динамика и стабильность экосистем и биоценозов. Нарушение устойчивости экосистем под влиянием антропогенных факторов

Важнейшей особенностью естественного биоценоза является его способность к саморегулированию, т. е. к удержанию основных параметров во времени и пространстве. Относительная стабильность биоценоза обеспечивает устойчивый круговорот веществ и поток энергии. В развитом биоценозе возникает некоторое равновесие между создаваемой и потребляемой продукцией.

Наиболее стабильными являются биоценозы, достигшие климатического состояния. При этом стабильность биоценоза находится в прямой зависимости от его сложности. Чем больше видовое разнообразие биоценоза, тем он стабильнее. В таких биоценозах формируются сложные пищевые взаимоотношения, сложные циклы (сети) питания.

Биоценозы с упрощенной структурой крайне неустойчивы, в них происходят резкие колебания численности отдельных популяций.

Сложные биоценозы тропических лесов, например, исключительно стабильны, в то время как в Арктике недостаток видов, способных заменить в качестве пищи основной вид, приводит к резкому колебанию численности популяций. Тундровые упрощенные биоценозы в сравнении с тропическими, как правило, менее устойчивы.

Искусственные экосистемы не могут длительно сохранять свое состояние без поддержания его человеком, т. е. без внесения извне значительной энергии. Таких экосистем становится все больше и больше. К искусственным экосистемам (агрэкоэкосистемам) также относят водохранилища, сады, огороды, виноградники, крупные животноводческие комплексы с прилегающими пастбищами и т. д.

Городские экосистемы (территории городов и их население) – это гетеротрофные антропогенные экосистемы.

Агрэкоэкосистемы (сельскохозяйственные экосистемы), создаваемые человеком для получения высокой продукции автотрофов (урожая), отличаются от природных рядом особенностей:

1. В них резко снижено разнообразие организмов. На полях обычно культивируют один или немного видов растений, в связи с чем резко обедняется и животное население, и состав микроорганизмов в биоценозе. Видовое разнообразие разводимых человеком животных также ничтожно мало по сравнению с природным.

2. Виды, культивируемые человеком, созданы путем искусственного отбора в состоянии, далеком от первоначального, и не могут выдерживать борьбу за существование с дикими видами без поддержки человека.

3. Агрэкоэкосистемы получают дополнительный поток энергии, кроме солнечной, благодаря деятельности людей, животных и механизмов, обеспечивающих необходимые условия роста культивируемых видов. Чистая первичная продукция (урожай) удаляется из экосистемы и не поступает в цепи питания.

В настоящее время пахотными землями и пастбищами занято свыше 30 % суши, и деятельность людей по поддержанию этих систем превращается в глобальный экологический фактор.

5.7. Биологическая продуктивность экосистемы

Биологическая продуктивность – это воспроизведение биомассы растений, микроорганизмов и животных, входящих в состав экосистем.

Этот процесс протекает в природе с определенной скоростью, поэтому биологическую продуктивность можно выразить продукцией за сезон, за год, за несколько лет или за любую другую единицу времени. Для наземных и донных организмов она определяется количеством биомассы на единицу площади, а для планктонных и почвенных – на единицу объема.

Биологическая продуктивность представляет собой количество воспроизведенной биомассы на 1 м^2 площади (или на 1 м^3 объема) в единицу времени и выражается чаще всего в граммах углерода или сухого органического вещества. Биологическую продуктивность нельзя путать с биомассой. Например, за год планктонные водоросли на единицу площади синтезируют столько же органического вещества, сколько и высокопродуктивные леса, однако биомасса последних в сотни тысяч раз больше.

Необходимо различать первичную продукцию, т. е. продукцию автотрофных организмов, и первичную продуктивность, т. е. скорость, с которой автотрофные организмы (продуценты) в процессе фотосинтеза связывают энергию и запасают ее в форме органического вещества.

Кроме первичной и вторичной продукции биоценозов различают промежуточную и конечную продукции. Промежуточная продукция отличается тем, что после потребления другими членами биогеоценоза возвращается в круговорот веществ этой же системы. Конечная продукция исключается из данного биогеоценоза, т. е. выводится за его пределы. Это, к примеру, продукция, получаемая человеком в процессе возделывания сельскохозяйственных культур, разведения домашних животных, охоты, промысла и т. д.

5.8. Экотоны и понятие краевого эффекта

Биоценозы не изолированы друг от друга. Хотя визуально можно отличить одно растительное сообщество от другого, например биоценоз сухого леса от биоценоза увлажненного луга, который сменяется болотом, провести четкую границу между ними довольно затруднительно.

Почти везде есть своеобразная переходная полоса различной ширины и длины, потому что жесткие, резкие границы в природе являются редким исключением. Они характерны главным образом для сообществ, подверженных интенсивному антропогенному воздействию. Еще Гёте писал, что природа в своей свободной игре мало заботится о перегородах, созданных ограниченными людьми.

Проследить данный феномен можно, исследуя опушку леса, за которой начинается луговое сообщество. Четкой границы между этими биоценозами фактически нет. Действительно, многие типичные лесные виды покидают свои местообитания и встречаются на открытых местах, далеко за лесным контуром. И наоборот, луговые растения часто растут в тени, под кронами деревьев. В начале 30-х гг. XX в. американский натуралист Альдо Леопольд провозгласил необходимость учета в деятельности охотничьего хозяйства так называемого «эффекта опушки». Под опушкой в данном случае понималась не только окраина леса, но и любая граница между двумя биоценозами, даже между двумя массивами различных сельхозкультур. По обе стороны от этой условной черты увеличивается относительное видовое разнообразие растений и животных, улучшаются кормовые и защитные условия для дичи, ослабляется фактор беспокойства, а главное – эта зона обладает повышенной продуктивностью. Такая переходная полоса (или зона) между смежными физиономически различимыми сообществами называется *эктоном*.

Более или менее резкие границы между биоценозами можно наблюдать лишь в случаях резкого изменения факторов абиотической среды. Например, такие границы существуют между водными и наземными биоценозами, в местах, где происходит резкая смена минерального состава почвы и т. п. Часто количество видов в экотоне превышает их количество в каждом из граничащих биоценозов. Такая тенденция к увеличению разнообразия и плотности живых организмов на границах биоценозов и называется *краевым* (опушечным, граничным) *эффектом*. Наиболее отчетливо краевой эффект проявляется в зонах, отделяющих лес от луга (зона кустарников), лес от болота и т. д.

Контрольные вопросы

1. Что такое биоценоз? Что понимается под его структурой?
2. Назовите формы биотических связей и типы взаимодействий между видами в пределах биоценоза.

3. Что такое экологическая ниша? Сформулируйте и обоснуйте принцип Гаузе.

4. Что такое экосистема? Охарактеризуйте основные естественные экосистемы.

5. Что представляют собой продуценты, консументы и редуценты?

6. Поясните правило 10 %. Что такое экологические пирамиды?

7. Что такое сукцессия и каковы причины ее возникновения?

8. Почему естественные экосистемы являются более стабильными?

9. Что называют экотонном?

6. ОСНОВНЫЕ БИОМЫ ЗЕМЛИ И ИХ ОСОБЕННОСТИ

6.1. Наземные экосистемы и их отличительные особенности

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

Наземные экосистемы характеризуются целым рядом отличительных особенностей среды обитания:

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

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

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

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

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

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

Что касается характеристики организмов, населяющих наземные экосистемы, то основная часть их представлена высшими эволюционными группами: растения – голосеменными и покрытосеменными; беспозвоночные животные – насекомыми (высшая таксономическая группа среди беспозвоночных); позвоночные животные – млекопитающими и птицами. Характерным является то, что в качестве самостоятельной, хорошо развитой подсистемы выступает почва, которая представляет собой своеобразное тело на границе между живой и неживой природой. Она является не только продуктом жизнедеятельности живых организмов, но и сама содержит живые организмы.

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

Консументы в наземных экосистемах характеризуются наибольшим экологическим разнообразием, потому что здесь очень разнообразные условия, а значит, много экологических ниш. Характерно то, что консументы первого порядка представлены самыми крупными животными на нашей планете – оленями, антилопами, бизонами, зубры, лоси, домашние травоядные животные. Все консументы, кроме основной трофической функции, выполняют дополнительные функции. Насекомые являются опылителями растений. Многие животные принимают участие в распространении плодов и семян. Редуценты в наземных экосистемах представлены в основном почвенной биотой.

6.2. Тундра

Тундра – тип растительности, биом, безлесная равнинная территория с вечной мерзлотой, занятая растительностью из злаков, осок, карликовых древесных растений и лишайников.

Расположена тундра между полярными льдами Северного Ледовитого океана и таежными лесами к югу. Она начинается там, где кончаются леса, и простирается на север до вечных льдов Евразии и Северной Америки. Само слово «тундра» означает «к северу от границы лесов». Характерная особенность этого биома – малое годовое количество осадков – всего 250 мм в год. Основные лимитирующие факторы – низкая температуры и короткий сезон вегетации.

Основная растительность – мхи, лишайники и травы, покрывающие землю в короткий период вегетации. Встречаются низкорослые карликовые древесные растения – ивы, березы. Из-за скудности растительности и жестких климатических условий крупных животных мало. Основной представитель – северный олень (североамериканская форма его называется карибу). Обитают заяц-беляк, лемминг и полевка. Хищников мало, в основном песцы.

Несмотря на суровую зимнюю стужу и вечную мерзлоту тундра является средоточием обильной растительной и животной жизни. Тот кратковременный период, когда летом тает снег, является временем красочной жизни. Суровая местность покрывается густым ковром растений и становится домом для многочисленных насекомых, мигрирующих животных и птиц. Цветение начинается в начале лета. Одним из характерных арктических растений является голостебельный мак. Его желтые лепестки действуют как параболические телескопы-рефлекторы. Такое устройство позволяет концентрировать свет и тепло для семян, которые созревают быстрее. Цветки мака часто являются убежищем для насекомых, которые греются, закрепляясь на этих цветках. Ежегодная продуктивность экосистемы сравнима с таковой же в кустарниковой полупустыне.

6.3. Бореальные хвойные леса

Бореальные (от лат. *borealis* – северный) хвойные леса (тайга) – тип растительности, биом и географическая зона с преобладанием хвойных лесов.

Бореальные хвойные леса протянулись широким поясом почти на 11 тыс. км по северу Евразии и Северной Америки (Канада и Аляска). Это один из самых обширных по площади биомов. Тайга граничит на севере с тундрой – обширной безлесной территорией, где деревья из-за очень короткого лета не растут.

В районах тайги температура может подниматься довольно высоко (до 10 °С и выше) за относительно короткий период (30 или чуть более дней). Такие условия позволяют произрастать деревьям нормальной величины. В Евразии преобладают вечнозеленые хвойные древесные породы, главным образом лиственница и ель. На Дальнем Востоке – сибирский кедр (сосна кедровая сибирская). На бывших вырубках растет береза, а песчаные почвы занимает сосна. Из лиственных также обычна примесь ольхи и осины. В Северной Америке хвойные леса представлены в основном черной сосной (на севере) и зарослями елей, сосен, пихт и лиственниц (к югу).

В тайге встречаются бесчисленные озера, реки и ручейки, болота. Около 14 тыс. лет назад ледник отступил с территории современных бореальных хвойных лесов, однако часть тайги была покрыта льдом до недавнего времени. На Аляске и в Норвегии, например, до сих пор встречаются ледники.

Крупных животных мало, в основном это лоси и олени, но имеется большое количество хищников: куницы, рыси, волки, россомахи, норки, соболя. Многочисленны грызуны – от полевки до бобра. К постоянным видам относятся многие виды куропаток. Резкие климатические контрасты между летом и зимой приводят к колебанию численности животных в годовом цикле. Многие птицы прилетают в тайгу только на лето. Зимой они мигрируют к югу, спасаясь от холодных ветров. Из таежных земноводных преобладают живородящие, так как температурные условия (очень мало солнца) не позволяют согреть кладку яиц.

Суровые северные условия до недавнего времени позволяли избежать интенсивного вмешательства человека в жизнь тайги. Однако в последнее время антропогенное воздействие на биом увеличилось. Достаточно сказать, что в настоящее время бореальные хвойные леса являются основным источником строевой древесины, пиломатериалов и сырья для целлюлозно-бумажной и лесохимической промышленности.

6.4. Листопадные леса умеренной зоны

Листопадные леса умеренной зоны – тип растительности, биом, сообщества широколиственных лесов, приуроченных к Центральной Европе и востоку США.

В умеренном поясе, где достаточно влаги (800–1500 мм в год), а жаркое лето сменяется холодной зимой, развились леса определенного типа. К существованию в таких условиях приспособились деревья, сбрасывающие листву в неблагоприятное время года: дуб, бук, клен, граб, ясень, липа, орешник. Вперемешку с ними встречаются и хвойные (сосна и ель). Из многообразия животных можно отметить кабанов, волков, оленей, лис, медведей и др. Множество птиц: дятлы, синицы, дрозды, зяблики и др.

Данный биом характерен для Центральной Европы, частично Восточной Азии и востока США. Леса этого биома занимают плодородные почвы, что послужило причиной их широкого сведения для нужд сельского хозяйства. Современная лесная растительность сформировалась под непосредственным влиянием человека.

Ни одна природная экосистема не пострадала от рук человека так, как листопадные леса умеренной зоны. Их площадь сократилась до ничтожной. Современные города и сельскохозяйственные земли размещены в настоящее время на тех площадях, которые некогда занимали буйные заросли широколиственных лесов.

В настоящее время в Европе не сохранилось девственных первичных лиственных лесов. Исключение составляет небольшая площадь многовекового широколиственного леса в Беловежской пуще (не более десятков гектаров) и часть лесных массивов на севере Швеции.

6.5. Степи

Степи – тип растительности, биом, представленный травянистой растительностью с преимущественным развитием дерновинных злаков и разнотравья.

Типичным обликом степей является море травянистой растительности, раскинувшейся на большой площади. Степи занимают внутренние пространства Евразийского (образуют высотный пояс в аридных горах), Северо-Американского континентов, юг Южной Америки и Австралии. Решающий фактор существования степей – климат. Осадков недоста-

точно, чтобы произрастали деревья, но хватает, чтобы не допустить образование пустынь. Осадков выпадает от 250 до 750 мм в год.

Обширные степные просторы в Америке называются прериями. Первые поселенцы из Европы застали в степях множество млекопитающих, включающее около миллиона бизонов. Под влиянием крупных млекопитающих североамериканские травы изменили свой облик и развили мощную корневую систему, чтобы противостоять аппетиту копытных.

В настоящее время почти все степи распаханы и заняты посевами зерновых, бобовых и культурными пастбищами. Почвы степей с высокими травами (главным образом злаки с обширной корневой системой) богаты гумусом (органическое вещество почвы), поскольку к концу лета травы погибают и быстро разлагаются. Их поколения быстро сменяют друг друга, обогащая почву перегноем. Если мощность перегнойного горизонта в лесах умеренной зоны достигает максимум 8–10 см, то мощность гумусового слоя в степях порой доходит до 1,5–2,0 м и называется черноземом. Кроме этого для почв биома характерна комковатость, в связи с чем они хорошо снабжаются воздухом. Все это создает благоприятные условия для существования множества мельчайших и мелких живых существ от одноклеточных до дождевых червей.

В прежние времена на обширных степных просторах паслись огромные естественные стада травоядных млекопитающих: бизонов, сайгаков, вилорогих антилоп, енотов. Плодородие степей является главной причиной, по которой человек, став земледельцем, использовал их как наиболее продуктивные культурные земли. Именно поэтому в настоящее время здесь можно встретить порой только одомашненных коров, лошадей, овец и коз.

6.6. Пустыни

Пустыни – тип растительности, биом, характеризующийся обедненным ландшафтом, континентальным климатом и очень разреженной растительностью, сформировавшейся в условиях дефицита влаги.

Если мы возьмем в руки агроклиматическую карту мира, то при ее рассмотрении не без удивления заметим, что значительная часть суши на земном шаре занята пустынями, полупустынями и засушливыми зонами. Биом характерен для засушливых и полусушливых зон Земли, где выпадает менее 250 мм в год осадков. Пустыни занимают около

одной пятой поверхности суши и расположены в пределах границ примерно 60 стран.

Среди пустынь выделяют:

- пустыни, где годами не выпадают осадки (Центральная Сахара, Такла-Макан в Центральной Азии, Атакама в Южной Америке, Ла-Жойа – Перуанская пустыня, Асуан – Ливийская пустыня). В среднем такие пустыни получают около 10 мм осадков в год;

- пустыни, где выпадает менее 100 мм осадков в год (растительность здесь сосредоточивается вдоль русел рек, наполняющихся только после дождя);

- пустыни, где выпадает от 100 до 200 мм осадков в год (возделывать культуры здесь невозможно, но многолетняя растительность встречается повсюду).

Пустыни бывают холодные (пустыня Гоби) и жаркие (Сахара, Калахари и др.). Типичный пустынный ландшафт – обилие голого камня или песка с редкой растительностью. Поверхность обширной пустынной области Сахары только на 20 % занята песками, а остальное – это галька, скалы, камни и солончаки. Интересно, что 2 тыс. лет назад над областью Сахары выпадали дожди, росли травы и паслись стада типично африканских животных. Причиной появления Сахары явились африканские тропики. Одна из гипотез, объясняющих этот феномен, следующая. Высокая температура на экваторе вызывает огромное испарение над океаном и выпадение обильных дождей в тропической зоне. Разогретый и влажный воздух поднимается, охлаждается и проливается на землю дождем. Попутно к экватору стягиваются воздушные массы из прилегающих к нему с обеих сторон зон, лежащих вдоль тропиков. Для компенсации огромных воздушных масс, скапливающихся и поднимающихся вдоль экватора, в этих прилегающих зонах воздушные массы опускаются. По мере опускания температура их возрастает и воздух становится суше. В связи с этим возникающий ток воздуха уносит всю влагу из зон, окружающих экваториальную.

В жестких условиях пустыни распространены виды растений и животных, приспособившихся к засухе. Пустынные растения относятся большей частью к группе суккулентов. Это различные кактусы и молочаи. Много однолетников. В холодных пустынях обширные площади заняты растениями, относящимися к группе солянок – виды из семейства маревых.

Животные по-разному приспособляются к жизни в пустыне: они большей частью довольно малы, что помогает им во время жары спря-

таться под камнями или в норах. Пустынные животные выживают, поедая запасавшие воду растения. Из крупных животных можно отметить верблюда, который долго может обходиться без воды, но, чтобы выжить, вода ему необходима. А вот такие пустынные животные, как тушканчик и кенгуровая крыса, могут существовать без воды неопределенно долгое время, питаясь лишь сухими семенами.

6.7. Саванны

Саванны – тип растительности, биом, характеризующийся сочетанием травяного покрова из злаков с редко разбросанными деревьями и кустарниками.

Обычно саванны представляются в виде безлесных или редколесных травянистых равнин. Термин «саванна» возник в XVI в. от испанского слова *savanna*, что означает «равнина без деревьев». Условия увлажнения здесь таковы, что уровень осадков достаточен, чтобы данный биом не превратился в пустыню, но влаги мало, чтобы развились экваториальные леса.

Данный биом распространен на довольно бедных почвах, что послужило причиной относительной его сохранности. Биом располагается по обеим сторонам от экваториальной зоны между тропиков. Наиболее характерные саванны расположены в Центральной и Восточной Африке, хотя они встречаются также и в Южной Америке, и в Австралии. В Австралии древовидная растительность представлена эвкалиптами. Типичный пейзаж саванн – высокая трава, (до 3,5 м) с редкостоящими деревьями из рода акация, баобаб, древовидные молочаи. Здесь наблюдается один или два продолжительных сухих периода, когда возникают пожары, играющие ту же роль, что и в чапарале. Регулярно возникающие пожары в саваннах не только сдерживают натиск леса, но и вытесняют чувствительные к огню растения. Образовавшаяся зола является отличным удобрением и способствует быстрому появлению свежей зелени во время первых дождей.

По разнообразию видов растений саванна уступает такому биому, как тропическое редколесье. Растения вынуждены здесь приспособляться к сухими сезонам и пожарам.

Относительно животных здесь картина иная. В саваннах Африки пасется такое количество копытных, которое не встречается ни в одном другом биоме. Ярким примером биома может служить национальный парк Серенгети в Танзании (Африка), расположенный в громад-

ном кратере потухшего вулкана (площадь около 800 тыс. га). На площади парка обитают около 2 миллионов антилоп-гну, 2 миллионов газелей и зебр, десятки тысяч буйволов, антилоп, жирафов, слонов, львов, леопардов, множество птиц. Общее количество животных достигает 4 млн. голов. Такое количество животных на относительно небольшой территории впечатляет. Однако совсем недавно, около ста лет назад, количество животных, обитавших в Серенгети, было в десять раз больше. Охотничьи и браконьерские аппетиты людей привели к тому, что многочисленные стада диких животных изрядно поредели.

6.8. Чапараль

Чапараль (от исп. *chaparral* – заросли кустарников) – тип растительности, биом с преобладанием жестколистной растительности с толстыми и глянцевыми листьями (растительность средиземноморского типа).

Это единственный биом, который официально носит такое специфическое название. Его распространение приурочено к областям с мягкими дождливыми зимами и нередко засушливым летом. Причем осадков здесь выпадает меньше, чем в саваннах. Впервые биом был описан для условий Средиземноморья, откуда и его название. Затем сходную растительность описали и для условий Мексики, Калифорнии, Южной Америки и Австралии. Растительность жестколистная, включающая небольшие, напоминающие кусты деревья и другие низкорослые древесные растения. Из животных встречаются кролики, древесные крысы, бурундуки некоторые виды оленей.

В этом биоме важную роль играют пожары, которые, с одной стороны, благоприятствуют росту трав и кустарников (в почву возвращаются элементы питания), а с другой – создают естественный барьер от вторжения пустынной растительности. Пожары выступают в качестве важного фактора, способствующего доминированию кустарников, а не деревьев. Более низкорослые древесные растения огонь лишь опалает. Крупные сухие деревья легче сгорают во время частых пожаров, и поэтому их здесь обычно немного. Огонь способствует распространению кустарниковой растительности. После пожаров можно видеть, как кустарники бурно пускают побеги.

Жестколистная растительность, которая доминирует в чапарали в средиземноморских областях с зимними дождями, носит название

«маки». В Австралии такую растительность составляют деревья и кустарники из рода эвкалипт.

6.9. Полувечнозеленый тропический лес

Сезонные тропические леса, в том числе муссонные леса тропической Азии, произрастают в областях с влажным тропическим климатом, где выражен сухой сезон, во время которого некоторые или все деревья теряют листву (в зависимости от продолжительности и резкости сухого сезона).

Ключевым фактором биома являются строгие сезонные колебания в выпадении довольно обильных в течение года осадков. Там, где продолжительность сухого и влажного периодов примерно одинакова, сезонность проявляется так же, как в листопадном лесу умеренной зоны, причем «зима» здесь соответствует сухому сезону. В сезонном лесу Панамы крупные, возвышающиеся над пологом деревья теряют листву во время сухого сезона, а пальмы и другие деревья из нижних ярусов сохраняют листья (отсюда термин «полувечнозеленый»). По своему видовому богатству сезонные тропические леса занимают второе место после дождевых лесов.

6.10. Влажный тропический лес

Влажный тропический лес – тип растительности, биом, представленный различными формами вечнозеленых растений и приуроченный к теплым влажным равнинам в пределах 10° от экватора в Южной Америке, Африке и Юго-Восточной Азии.

Такой лес обычно в обиходе, да и во многих письменных источниках называют джунглями. Однако немногие знают, что на санскрите (литературный язык древней Индии), откуда пришло это слово, «джангала» означает «пустыня». Терминологическая путаница скрыта в особенностях языка. В Персии и колониальной Индии колочие кустарники и низкорослые деревья, сквозь которые можно было пробраться с огромным трудом, называли «джангэл». Спортсменам-охотникам из Англии времен английского колониального могущества слово «джунгли» пришлось по вкусу, и они нарекли им влажный тропический лес.

Влажный тропический лес является основным поставщиком кислорода – «легкими нашей планеты». Это общепринятый факт, но, не-

смотря на это, в настоящее время он нещадно вырубается. В мире в целом ежегодно исчезают лесные территории площадью в три Бельгии. И мы, жители Земли, все меньше получаем кислорода. Леса тропиков в настоящее время вырубаются со скоростью 23 га/мин. Гигантские машины с колесами и множеством ленточных пил очищают от древостоя по 120 000 км² в год – площадь Непала. Ученые окрестили процесс уничтожения тропических лесов «скрытой миной XX века». Каждый день в тропиках исчезает примерно три вида растений и животных. А между тем каждый гектар тропического леса продуцирует 28 т кислорода.

Пояс тропических лесов неравномерно располагается по обе стороны экватора. Именно поэтому их иногда называют экваториальными влажными тропическими лесами. Они занимают тропические области Земли в бассейнах Амазонки и Ориноко в Южной Америке, бассейны Конго, Нигера и Замбези в Центральной и Западной Африке, Мадагаскар, Индо-Малайскую область и Борнео – Новую Гвинею. По разнообразию жизни на нашей планете ничто не может сравниться с влажным тропическим лесом. Один гектар экваториального леса может вместить 42 000 видов насекомых, 750 видов деревьев и 1 500 разновидностей других жизненных форм. Для тропических лесов характерны обильные, постоянно выпадающие осадки и тепло без выраженных сезонных колебаний.

Средняя температура в течение года составляет здесь 26 °С, средняя величина годовых осадков – 230–240 см. Иногда годовые осадки достигают 762 см, как, например, в департаменте Чоко (Колумбия). Относительная влажность в лесу составляет в среднем 76 %.

Главной особенностью влажных тропических лесов является то, что произрастают они на крайне бедных почвах. Верхний слой почвы не превышает 5 см на склонах. Под ним обычно лежит красная латеритная глина, лишенная питательных веществ. В некоторых районах Амазонии и острова Калимантан джунгли удивительным образом растут прямо на песке. Почти все минеральные и органические вещества в биоме тропических лесов сосредоточены в самой растительности и циркулируют в высокоэффективной замкнутой системе. Вырубка лесов ведет к ее нарушению. Ареал тропических лесов ежегодно сокращается на 11–15 млн. га. Если не будет радикальным образом изменен характер эксплуатации тропических лесов и землепользования, то через 50 лет от них мало что останется. Это приведет к резкому обеднению разнообразия жизни на Земле и вымиранию миллиона видов.

Еще в наших силах остановить величайшее биологическое стихийное бедствие из когда-либо поражавших биосферу.

6.11. Лентические экосистемы

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

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

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

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

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

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

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

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

Вертикальная стратификация бывает двух видов: температурная и световая. Температурная стратификация обусловлена разницей температур между верхним и нижним слоями воды зимой и летом.

Световая стратификация обусловлена разной степенью освещенности верхнего и нижнего слоев воды, в результате чего различают слой, который просвечивается, и слой, в который свет не проникает.

6.12. Лотические экосистемы

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

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

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

6.13. Заболоченные угодья

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

- 1) *речные болота* – располагаются в заливных долинах и связаны с реками;
- 2) *озерные болота* – связаны с озерами, прудами;

3) *собственно болота* – существуют за счет высокого подъема уровня фунтовых вод, бывают верховые и низовые.

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

Болота умеренных и высоких широт – это своеобразные ловушки органического углерода, в которых происходит его накопление и захоронение в виде не полностью разложившихся остатков растительности, образующих торф. Переувлажненные земли более характерны для тропических районов, и торф в них не накапливается. Болота, расположенные вдоль русел рек в устьях, во время паводков принимают избыточную воду, обогащенную илом и биогенами. При движении воды по болотам ил и связанные с ним биогены оседают, а вода очищается по мере просачивания в грунтовые воды. Таким образом, важнейшей ролью болот является фильтрация воды, перед тем, как она попадает в озера, заливы, грунтовые воды.

Болота, обогащенные биогенами, представляют собой самые продуктивные экосистемы, в которых обитают стаи водной дичи и многие другие животные. Общая площадь болот и переувлажненных земель на планете составляет примерно 3 млн. км².

Больше всего болот в Южной Америке и Евразии, совсем мало – в Австралии. Болота и заболоченные территории есть во всех географических зонах, но особенно много их в тайге. В нашей стране болота занимают около 9,5 % территории, причем особую ценность представляют торфяные болота, аккумулирующие в себе значительные запасы теплоты.

Болота не пригодны для сельского хозяйства, строительства, судоходства. Поэтому бросовые земли длительное время пытались улучшать. Однако их выгоднее применять не для сельского хозяйства, а для хранения воды. Также болота служат местом обитания для диких животных.

6.14. Открытый океан

Большая часть открытого океана представляет собой «пустыню» по сравнению с прибрежными водами и лиманами. Арктические и антарктические моря продуктивнее морей средних широт, на это указывает большое количество рыбы и китов, обитающих в полярных областях.

До последнего времени считалось, что первичный источник энергии в морских пищевых цепях образует макропланктон (называемый также сетным планктоном, потому что эти организмы хорошо ловятся планктонными сетями, сделанными из шелковой ткани или нейлона). Однако позднее было обнаружено, что основу пищевых сетей в море составляет микропланктон, или нанопланктон (слишком мелкий, чтобы задержаться в планктонной сети), который может быть автотрофным и гетеротрофным. В его состав входят мельчайшие зеленые и бесцветные флагеллаты и многочисленные типы бактерий.

Глубоководные рыбы во многом курьезны, некоторые из них светятся (рыбы-лампы), у других светятся кончики подвижных лучей, которые служат приманкой для привлечения добычи (рыба-ангел), у многих огромные рты, и они могут заглатывать добычу, превосходящую по размерам их самих (рыба-гадюка, хаулиод). В темных глубинах пищи очень мало, но рыбы наилучшим образом адаптировались к использованию счастливых возможностей.

6.15. Воды континентального шельфа

Жизнь в море сконцентрирована около берега, где благоприятны условия питания. Ни в каком другом месте, даже в дождевых тропических лесах, нет такого разнообразия жизни. Значительную часть морского прибрежного зоопланктона составляет меропланктон (временный или сезонный планктон), представленный пелагическими личинками донных организмов (крабов, морских червей, моллюсков и т. д.). Эта особенность резко отличает его от планктона пресных вод и открытого океана, где большую часть взвешенных организмов составляет голопланктон (т. е. организмы, которые на протяжении всего жизненного цикла остаются в планктоне).

Бентос состоит из двух вертикальных компонентов: эпифауны – организмов, которые живут на поверхности, прикрепившись к ней или свободно передвигаясь по субстрату, и инфауны, представители кото-

рой закапываются в субстрат или строят трубки и норы. Агрегации бентоса распространены всюду в виде так называемых «параллельных донных сообществ», в которых доминируют экологически эквивалентные виды, часто относящиеся к одному роду. Все крупное промысловое рыболовство мира почти полностью сосредоточено на континентальном шельфе, особенно в районах поднятия глубинных вод или вблизи него, в зонах апвеллинга. Основу уловов составляет сравнительно небольшое число видов промысловых рыб: анчоусы, сельдь, треска, макрель, сайда, сардина, камбалообразные (камбалы, палтус), лососи и тунец. Большинство специалистов по промысловой ихтиологии считает, что пик мировых уловов уже прошел и в настоящее время во многих районах наблюдается перелов. Рыболовство, особенно с использованием траулеров и сейнеров, работающих вдали от баз, требует больших затрат энергии. Доступность и богатство жизни на морских берегах привели к тому, что эти области стали наиболее изученной частью континентального шельфа. Нет такого биолога, не говоря уже о натуралистах-любителях, который считал бы свое образование законченным, если он не прошел хорошей школы на берегу моря.

Энергия волн, прибоя и приливов – это главный фактор на входе, к которому должны адаптироваться организмы. Низкоэнергетический берег, подверженный слабому воздействию волн, заселен больше, нежели высокоэнергетический, на который воздействуют сильные волны.

6.16. Районы апвеллинга

В Мировом океане развитие жизни лимитируется главным образом недостатком азота и фосфора. Поэтому любой подъем на поверхность донных вод, обогащенных этими минеральными элементами, оказывает благотворное влияние на развитие жизни. Особенно ярко это проявляется в тропических и субтропических районах. Такое явление подъема глубинных океанических вод к поверхности называется **апвеллингом** (от англ. *up* – вверх и *towell* – хлынуть). Зоны апвеллинга встречаются там, где ветры постоянно отгоняют воду от крутого берегового склона. Холодная вода, поднимаясь с глубин океана, несет с собой накопленные биогенные элементы. Именно поэтому в таких зонах продуктивность выше. Здесь наблюдается значительное увеличение численности популяций рыб. Процесс апвеллинга поддерживает также и многочисленные популяции морских птиц, которые откладывают на

берегах и островах огромные массы так называемого гуано, богатого нитратами и фосфатами. Зоны апвеллинга – это наиболее рыбопродуктивные области океанов, где особенно развит рыбный промысел.

6.17. Эстуарии

Эстуарии (от лат. *aestuarium* – затопляемые воронкообразные устья рек, расширяющиеся при впадении в моря и океаны) – это часть прибрежной зоны, где пресные воды рек, ручьев и поверхностного стока смешиваются с солеными морскими водами. В эстуариях, так же как и во влажных тропических лесах и во внутренних болотных экосистемах, ежегодная удельная продукция биомассы максимальна в сравнении с любыми другими экосистемами планеты. Эстуарии подвержены действию океанических приливов и отливов и характеризуются смешением пресных и соленых вод. Их рассматривают как переходные зоны, или *эктоны*, между морскими и пресноводными местообитаниями. Вместе с тем эстуарии характеризуются уникальными физическими и биологическими признаками. Поэтому Ю. Одум (1975) выделяет эстуарии в особый класс биомов. Так как в эстуарии речные условия сложно переплетаются с морскими, состав населения отличается крайним разнообразием (проявляется *краевой эффект*). Вдали от устья преобладают преимущественно эвригалинные виды. Ближе к устью – солоноватоводные и эвригалинные морские формы. Видовое разнообразие уменьшается в зоне солоноватых вод эстуариев (в пределах 5–8 %), где проявляется *закон минимума видов*. В эстуариях преобладают всеядные формы с широкими экологическими нишами. Эстуарные сообщества обычно представляют собой смесь эндемичных видов, входящих из моря, и очень небольшого числа видов, осморегуляционные возможности которых позволяют им жить и в пресноводной среде. Действие приливов и отливов, интенсивное перемешивание морской и пресной воды обеспечивают высокую циркуляцию питательных веществ, а также быстрое удаление метаболитов. Для эстуариев характерна пространственная близость между растениями и животными, облегчающая круговорот веществ. Присутствие в эстуарии одновременно всех жизненных форм фотосинтезирующих растений – планктонных водорослей, микро- и макробентоса – обеспечивает животных эстуарии изобилием пищи, тем самым способствуя

увеличению их биомассы. Благодаря специфическим (уникальным) экологическим условиям эстуарии – высокопродуктивная и очень важная часть зоны откорма молоди рыб. В то же время литораль и примыкающие к ней мелководья первыми страдают от непродуманного вмешательства человека. Эстуарии нуждаются в постоянной охране и рациональном использовании их ресурсов.

Контрольные вопросы

1. Назовите отличительные особенности наземных экосистем.
2. Охарактеризуйте наземные биомы (тундра, тайга, листопадные леса умеренной зоны, степи, саванны, чапараль).
3. В чем заключаются отличия между влажным тропическим лесом и полувечнозеленым тропическим лесом?
4. Какой биом из наземных обладает наибольшим биоразнообразием?
5. Назовите пресноводные экосистемы и охарактеризуйте их.
6. Назовите морские биомы и дайте им характеристику.
7. Какие экологические проблемы связаны с морскими экосистемами?

7. БИОСФЕРА КАК ВЫСШИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

7.1. Учение В. И. Вернадского о биосфере. Живое, биогенное, косное и биокосное вещество

Современная наука рассматривает *биосферу* как сложную общепланетарную саморегулирующуюся систему живого вещества (биоты) и неживой материи (экотопа), термодинамически открытую, аккумулирующую и перераспределяющую огромные ресурсы энергии.

Одним из выдающихся естествоиспытателей, посвятивших себя изучению процессов, протекающих в биосфере, был академик Владимир Иванович Вернадский.

Исследования В. И. Вернадского привели к осознанию роли жизни и живого вещества в геологических процессах. Облик Земли, ее атмосфера, осадочные породы, ландшафты – все это является результатом жизнедеятельности живых организмов. Особую роль в становлении облика нашей планеты В. И. Вернадский отводил человеку.

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

7.2. Биосфера, ее составные части, границы биосферы. Литосфера, гидросфера, атмосфера

Биосфера имеет свои границы, обусловленные распространением жизни. В. И. Вернадский в биосфере выделял три сферы жизни:

1. *Атмосфера* – это газообразная оболочка Земли. Она не вся заселена жизнью, ее распространению препятствует ультрафиолетовая радиация. Граница биосферы в атмосфере находится на высоте примерно 25–27 км, где располагается озоновый слой, поглощающий около 99 % ультрафиолетовых лучей. Наиболее заселенным является приземный слой атмосферы (1,0–1,5 км, а в горах до 6 км над уровнем моря).

2. *Литосфера* – это твердая оболочка Земли. Она также заселена живыми организмами не полностью. Распространение жизни здесь ограничено температурой, которая постепенно возрастает с глубиной. Максимальная глубина, на которой обнаружены живые организмы в литосфере, составляет 4,0–4,5 км. Это и есть граница биосферы в литосфере.

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

Особенно велика роль в биосфере таких элементов, как углерод, азот и водород, процентное содержание которых в биоте выше, чем в земной коре (углерода в 60 раз, азота и водорода в 10 раз). Только благодаря круговороту основных элементов в таких циклах (прежде всего углерода) возможно существование жизни на Земле.

7.3. Функции живого вещества

В. И. Вернадский отмечал, что живое вещество неотделимо от биосферы, является ее функцией и одновременно «одной из самых могущественных геохимических сил нашей планеты».

В настоящее время различают следующие функции живого вещества:

Энергетическая функция – поглощение солнечной энергии при фотосинтезе и химической энергии при разложении веществ, передача энергии по пищевым цепям.

Деструктивная функция – разложение, минерализация мертвого органического вещества, химическое разложение горных пород, вовлечение образовавшихся минералов в биотический круговорот. Данная функция обуславливает превращение живого вещества в косное. В результате образуются биогенное и биокосное вещества биосферы.

Концентрационная функция – способность живых организмов накапливать в своих телах многие химические элементы (на первом месте – углерод, среди металлов – кальций).

Средообразующая функция – преобразование физико-химических параметров среды (литосферы, гидросферы, атмосферы) в результате процессов жизнедеятельности в условиях, благоприятных для существования организмов.

Газовая функция – обуславливает миграцию газов и их превращения, обеспечивает газовый состав биосферы. Преобладающая масса газов на Земле имеет биогенное происхождение. В процессе функционирования живого вещества создаются основные газы: азот, кислород, углекислый газ, сероводород, метан и др.

Окислительно-восстановительная функция – химическое превращение главным образом тех веществ, которые содержат атомы с пере-

менной степенью окисления (соединения железа, марганца, азота и др.).

Транспортная функция – перенос вещества. За счет активного передвижения живые организмы могут перемещать различные вещества или атомы в горизонтальном направлении, например за счет различных видов миграций. Перемещение, или миграцию, химических веществ живым веществом Вернадский назвал *биогенной миграцией атомов или вещества*.

7.4. Космическая роль зеленых растений. Значение животных в биосфере

Растения играют жизнеопределяющую роль на Земле. Они могут воспринимать солнечную энергию и преобразовывать ее в энергию химических связей органических молекул. Растения дают пищу почти всему остальному живому миру на Земле.

Следствием процесса фотосинтеза является накопление органических веществ на Земле. Например, газ, нефть и уголь имеют органическое происхождение.

Благодаря растениям в атмосфере обеспечивается постоянство содержания углекислого газа (0,03 % от объема воздуха). Растения выделяют в атмосферу кислород. Его использует для дыхания подавляющее большинство живых организмов на Земле.

Остатки живых организмов, в том числе и растений, образуют перегной. Путем перемешивания с разрушенными горными породами создается особый плодородный слой – почва. Важную роль в образовании почвы играют корни растений.

Главнейшая *экологическая функция животных* – участие в биотическом круговороте веществ и энергии. Разнообразие животных чрезвычайно важно для биотического круговорота веществ и энергии. Один вид не способен в любом биогеоценозе расщепить органическое вещество растений до конечных продуктов. Каждый вид использует лишь часть растений и некоторые содержащиеся в них органические вещества. Так складываются цепи и сети питания, последовательно извлекающие вещества и энергию из фотосинтезирующих растений. Каждый вид занимает только ему присущую экологическую нишу, повышая продуктивность и устойчивость биогеоценоза, создавая своим существованием предпосылки для появления новых экологических ниш.

Роль животных в жизни человека определяется, прежде всего, значением их в биосфере, кроме того, само по себе разнообразие видов животных полезно для человека. Они служат источниками питания, технического и лекарственного сырья, хранителями генетического фонда для улучшения пород домашних животных.

7.5. Продуктивность биосферы

Под *продуктивностью* понимают скорость образования живыми организмами органических веществ. Продуктивность измеряют за определенный промежуток времени – сутки, год, столетие и т. д.

Продуктивность биосферы неодинакова в различных частях нашей планеты:

1) низкая продуктивность – $0,1 \dots 0,5 \text{ г/м}^2$ в сутки – характерна для зоны пустынь и арктического пояса;

2) средний уровень продуктивности – $0,5 \dots 3,0 \text{ г/м}^2$ в сутки – характерен для тундры, лугов, полей и некоторых лесов умеренной зоны;

3) высокий уровень продуктивности – более 3 г/м^2 в сутки – характерен для экосистем тропических лесов, пашни, морских мелководий.

Наибольшей продуктивностью обладают тропические экосистемы, что подчеркивает огромную их важность для человечества. Кроме высокой продуктивности тропические сообщества обладают также самой большой биомассой. Таким образом, в тропическом поясе нашей планеты сосредоточена основная часть всех биотических ресурсов.

7.6. Горизонтальное и вертикальное распределения биоценозов в биосфере

Разнообразие биосферы за счет элементарных экосистем по вертикали обуславливается яркостью или экогоризонтами растительного покрова и связанных с ними животных организмов, а в горизонтальном направлении неравномерностью распределения организмов и их группировок и связанных с ними факторов (увлажнение, микрорельеф, обеспеченность элементами питания и т. п.). Изучением закономерностей распределения биогеоценозов по поверхности Земли занимается биогеография.

Расположение биоценозов на Земле носит ярко выраженную зональную структуру, связанную с изменением тепловых условий на различных широтах. Природные зоны вытянуты в широтном направлении и сменяют друг друга при движении по меридиану. Высотная зональность формируется в горных системах; в Мировом же океане хорошо просматривается смена экологических сообществ с глубиной. Природные зоны тесно связаны с понятием ареала – области распространения данного вида организмов.

Земная суша разделена на 13 основных широтных поясов: арктический и антарктический, субарктический и субантарктический, северный и южный умеренные, северный и южный субтропические, северный и южный тропические, северный и южный субэкваториальные и экваториальный.

Территорию вокруг полюсов охватывают холодные арктические (в Южном полушарии – антарктические) пустыни. Они отличаются крайне суровым климатом, обширными ледниковыми покровами и каменистыми пустынями, неразвитыми почвами, скудостью и однообразием живых организмов.

Южнее арктических пустынь расположена тундра; в Южном полушарии тундра представлена лишь на некоторых субантарктических островах. Холодный климат и почвы, подстилаемые вечной мерзлотой, определяют здесь преобладание мхов, лишайников, травянистых растений и кустарничков. Южнее лесотундры начинаются леса умеренной зоны: сначала хвойные, затем смешанные и, наконец, широколиственные. Зону умеренных лесов сменяют лесостепь и затем степь.

Следующей за степью зоной является зона умеренных полупустынь и пустынь. Пустынный климат характеризуется малым количеством осадков, большими суточными колебаниями температуры. При приближении к экватору умеренный пояс сменяют субтропики. В прибрежной полосе распространены вечнозеленые субтропические леса; вдали от моря находятся лесостепь, степь и пустыни.

Ближе всего к экватору расположен экваториальный пояс. Обилие осадков и высокая температура обусловили здесь наличие вечнозеленых влажных лесов. Экваториальный пояс – рекордсмен по разнообразию видов животных и растений.

Живые организмы населяют не только сушу, но и Мировой океан. В нем обитают порядка десяти тысяч видов растений и сотни тысяч видов животных (в том числе более 15 тыс. видов позвоночных).

Несмотря на то что гидросфера составляет около 71 % всей поверхности планеты, основная масса живого вещества биосферы сосредоточена на континентах (свыше 99,8 %); на океаносферу приходится только 0,13 %. Вместе с тем по количеству создаваемой продукции и выделяемого кислорода наземные и водные растения вполне сопоставимы.

7.7. Биологический круговорот в биосфере. Круговорот биогенных элементов в биосфере

Глобальный биогеохимический круговорот веществ на планете представляет собой систему сложно переплетенных циклов отдельных элементов. Вместе с тем отличительная черта биологических круговоротов – их неполная замкнутость. Часть химических элементов и их соединений постоянно выпадает из общей циркуляции и скапливается вне организмов, создавая своего рода запасы биогенных веществ. Так были накоплены кислород и азот в атмосфере, горючие ископаемые и другие породы земной коры.

Вода. В ходе фотосинтеза растения используют водород воды в построении органических соединений, освобождая молекулярный кислород. В процессах дыхания всех живых существ, при окислении органических соединений вода образуется вновь.

Кроме биологических циклов на Земле также осуществляется глобальный круговорот воды, движимый энергией Солнца. Вода испаряется с поверхности водоемов и суши и затем вновь поступает на Землю в виде осадков. Над океаном испарение превышает осадки, над сушей – наоборот. Эти различия компенсируются речным стоком. В глобальном круговороте воды растительность суши играет немаловажную роль. Транспирация растений на отдельных участках земной поверхности может составить до 80–90 % выпадающих здесь осадков, а в среднем по всем климатическим поясам – около 30 %. В истории биосферы появление наземной растительности вызвало за счет транспирации перераспределение осадков над морем и сушей и тем самым косвенно повлияло на размеры речного стока и процессы физического и химического выветривания.

Углерод. Углерод как химический элемент является основой жизни. В атмосфере углерод входит в состав углекислого газа (CO_2), в меньшей мере – в состав метана (CH_4) или в следовых количествах – в другие газообразные соединения. В гидросфере CO_2 растворен в воде, и

общее его содержание намного превышает атмосферное. Углекислый газ атмосферы и гидросферы представляет собой обменный фонд в круговороте углерода, откуда его черпают наземные растения и водоросли. Фотосинтез лежит в основе круговорота. Высвобождение фиксированного углерода происходит в ходе дыхательной активности самих фотосинтезирующих организмов и всех гетеротрофов – бактерий, грибов, животных, включающихся в цепи питания за счет живого или мертвого органического вещества.

Особенно активно происходит возврат в атмосферу CO_2 из почвы, где сосредоточена деятельность многочисленных групп деструкторов и редуцентов и осуществляется дыхание корневых систем растений. Параллельно с процессами минерализации органического вещества в почвах образуется гумус – богатый углеродом сложный и устойчивый молекулярный комплекс.

В тех условиях, где деятельность деструкторов тормозится факторами внешней среды (например, при возникновении анаэробного режима в почвах и на дне водоемов), органическое вещество, накопленное растительностью, не разлагается, превращаясь со временем в такие породы, как каменный или бурый уголь, торф, сапропели, горючие сланцы, и другие, богатые накопленной солнечной энергией.

В настоящее время мощным фактором перевода углерода из резервного в обменный фонд биосферы становится добыча и сжигание огромных запасов горючих ископаемых.

Кислород. Своей уникальной среди планет атмосферой с высоким содержанием свободного кислорода Земля обязана процессу фотосинтеза. Абиотическим путем кислород возникает в верхних слоях атмосферы за счет фотодиссоциации паров воды, но этот источник составляет лишь тысячные доли процента от поставляемого фотосинтезом.

Выделившийся кислород интенсивно расходуется на процессы дыхания всех аэробных организмов и на окисление разнообразных минеральных соединений. Эти процессы происходят в атмосфере, почве, воде, илах и горных породах.

В настоящее время значительная часть кислорода атмосферы связывается в результате работы транспорта, промышленности и других форм антропогенной деятельности. Человечество тратит уже более 10 млрд. тонн свободного кислорода из общего количества в 430–470 млрд. тонн поставляемых процессами фотосинтеза.

Азот. Азот входит в состав важнейших органических молекул – ДНК, белков, липопротеидов, АТФ, хлорофилла и др.

Молекулярный азот атмосферы недоступен растениям, которые могут усваивать этот элемент только в виде ионов аммония, нитратов или из почвенных или водных растворов. Поэтому недостаток азота часто является фактором, лимитирующим первичную продукцию. Тем не менее атмосферный азот широко вовлекается в биологический круговорот благодаря деятельности прокариотических организмов. Способностью к фиксации молекулярного азота обладают очень многие прокариоты. В большой мере она развита у фотосинтезирующих сине-зеленых водорослей (цианобактерий). Активно фиксируют азот свободно живущие в почве бактерии рода *Azotobacter*, а также клубеньковые бактерии *Rhizobium*, живущие на корнях растений семейства бобовых. При этом азота может связываться до 400 кг/га в год.

В круговороте азота принимают большое участие также аммонифицирующие микроорганизмы. Они разлагают белки и другие содержащие азот органические вещества до образования аммиака.

Прямо противоположна по функциям группа микроорганизмов – денитрификаторов. В анаэробных условиях в почвах или водах они используют кислород нитратов для окисления органических веществ, получая энергию для своей жизнедеятельности. Азот при этом восстанавливается до молекулярного. Объемы микробной фиксации азота составляют до 2,5 т/км² в год.

Небиологическая фиксация азота и поступление в почву его окислов и аммиака происходит также с дождевыми осадками при ионизации атмосферы и грозových разрядах. В среднем это дает около 1 т связанного азота на 1 км² в год. Современная промышленность удобрений фиксирует азот атмосферы в размерах, превышающих природную азотфиксацию, в целях увеличения продукции сельскохозяйственных растений.

Фосфор. Этот элемент, необходимый для синтеза многих органических веществ, включая АТФ, ДНК, РНК, усваивается растениями только в виде ионов ортофосфорной кислоты (PO₄³⁺).

На суше растения черпают из почвы фосфаты, освобожденные редуцентами из разлагающихся органических остатков, но в щелочной или кислой почве растворимость фосфорных соединений резко падает. Основной резервный фонд фосфатов содержится в горных породах, созданных на дне океана в геологическом прошлом. В ходе выщелачивания пород часть этих запасов переходит в почву и в виде взвесей и растворов вымывается в водоемы. На глубине растворенные фосфаты связываются с кальцием, образуя фосфориты и апатиты. В биосфере,

по сути дела, осуществляется однонаправленный поток фосфора из горных пород суши в глубины океана, и обменный фонд его в гидросфере очень ограничен. Наземные залежи фосфоритов и апатитов разрабатываются в качестве удобрений.

Как мы видим, круговороты всех биогенных элементов на планете поддерживаются сложным взаимодействием разных частей биосферы. Биосфера действует как единая сложная система, в которой циркулируют с разной скоростью атомы отдельных элементов. Однако главным двигателем этих круговоротов является живое вещество планеты, все живые организмы, обеспечивающие процессы синтеза, трансформации и разложения органического вещества.

7.8. Понятия о техносфере, ноосфере

В процессе развития биосферы выделяют три этапа:

1) *биосфера*, где человек воздействовал на природу незначительно (возраст человечества составляет примерно 1,5 млн. лет).

2) *техносфера*. Термин «техносфера» подчеркивает определяющую роль техники в деятельности человека на планете и в космосе. Техносфера – это своего рода переходный этап между естественным развитием биосферы и прогнозируемым переходом ее в ноосферу.

Развитие техносферы основано, прежде всего, на потреблении исчерпаемых источников энергии, представленных на планете ископаемыми видами топлива. Под влиянием хозяйственной деятельности человека в современной биосфере происходят крупные биологические и биогеохимические изменения в естественных ландшафтах и экосистемах, почвенном покрове, растительном и животном мире, в структуре и эффективности пищевых цепей, в эффективности фотосинтеза и др. Главными факторами и причинами этих изменений являются расширение урбанизированных территорий и сельскохозяйственных систем за счет сокращения естественных ландшафтов, использование флоры и фауны суши и водоемов, а также питательных веществ, загрязненных поллютантами.

3) *ноосфера* – сфера разума. Это понятие ввел французский математик и философ Ле-Руа в 1927 г., а обосновал В. И. Вернадский в 1944 г. Это высшая стадия развития биосферы, когда разумная деятельность человека становится определяющим фактором развития. Человек неразрывно связан с биосферой и уйти из нее не может. Человек неразрывно связан со средой, в которой он живет. Именно поэтому

ноосфера – это новая стадия в истории планеты. Ноосфера – это этап развития биосферы, который формируется в результате созидательной деятельности человечества, изменяющей и биосферу, и весь ход геологической истории планеты Земля.

7.9. Проблемы сохранения биосферы и составляющих ее экосистем. Понятие об экологическом кризисе

Экологическая катастрофа представляет собой необратимый процесс в биосфере, проявляющийся в возникновении природной аномалии. Это воздействия на биосферу, приводящие зачастую к тяжелым экологическим последствиям.

Так, экологическая катастрофа на Чернобыльской АЭС разрушила не только потенциал производства электрической энергии, но и потенциальные возможности большинства биоценозов, обеспечивающих жизнедеятельность людей, которая на огромной территории стала практически невозможной.

Экологическим катастрофам предшествуют негативные процессы, происходящие в биосфере и приводящие к нарушениям равновесия ее экосистем. Основным проявлением таких процессов является экологический кризис.

Экологический кризис – это напряженное состояние во взаимоотношениях человека с окружающей природной средой, характеризующееся несоответствием развития производительных сил, производственных отношений и потребностей общества ресурсам биосферы.

Экологический кризис является результатом усиления антропогенного воздействия на биосферу. Возникновение и развитие экологического кризиса как напряженного состояния в отношениях человека и природной среды может приводить к экологическим бедствиям, катастрофам, различным по масштабам и последствиям.

Основные черты современного экологического кризиса проявляются в следующем:

- исчезновение растительных и животных видов, видового многообразия, генофонда флоры и фауны Земли;
- исчезновение лесов (особенно тропических) со скоростью несколько десятков гектаров в минуту;
- замена больших площадей коренных биогеоценозов вторичными, более упрощенными и однообразными;

- истощение природных ресурсов. Ежегодно из недр Земли извлекается более 100 млрд. тонн различных пород;
- непрерывный и бурный рост энергетических затрат человечества;
- загрязнение атмосферы, воды, почвы;
- радиоактивное загрязнение окружающей среды в результате ядерных испытаний, аварий на предприятиях ядерной энергетики (чернобыльская катастрофа в 1986 г., авария на АЭС Фукусима-1 в 2011 г.), накопления радиоактивных отходов.

Человеческая цивилизация должна пойти по новому пути – не покорения природы, а жизни в ладу с ней. Главной задачей человечества должно стать восстановление биосферы.

Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть учения В. И. Вернадского о биосфере?
2. Назовите группы веществ по В. И. Вернадскому.
3. Какие вы знаете составные части биосферы?
4. В чем заключается энергетическая функция живого вещества?
5. Какова роль зеленых растений и животных в биосфере?
6. Дайте понятие продуктивности биосферы.
7. Какова роль зеленых растений и животных в биосфере?
8. В чем заключается суть круговорота биогенных элементов в биосфере?
9. Поясните термины «техносфера» и «ноосфера».
10. В чем отличие понятий «экологическая катастрофа» и «экологический кризис»?

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Маврищев, В. В. Общая экология: курс лекций / В. В. Маврищев. – Минск: ООО «Новое знание», 2005. – 298 с.
2. Маврищев, В. В. Основы экологии / В. В. Маврищев. – 2-е изд. – Минск: Вышэйш. шк., 2005. – 447 с.
3. Радкевич, В. А. Экология / В. А. Радкевич. – Минск: Вышэйш. шк., 1998. – 159 с.
4. Киселёв, В. Н. Биогеография с основами экологии / В. Н. Киселёв. – Минск: Універсітэцкае, 1995. – 352 с.
5. Одум, Ю. Экология / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
6. Новиков, Г. А. Основы общей экологии и охраны природы / Г. А. Новиков. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. – 352 с.
7. Реймерс, Н. Ф. Природопользование / Н. Ф. Реймерс. – М.: Мысль, 1990. – 673 с.
8. Вернадский, В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1965. – 340 с.
9. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо. – М., 1975. – 415 с.
10. Бигон, М. Экология. Особи популяції и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таусен. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
11. Небел, Б. Наука об окружающей среде / Б. Небел. – М., 1993. – Т. 1. – 424 с.; Т. 2. – 336 с.
12. Рамад, Ф. Основы прикладной экологии / Ф. Рамад. – Л.: Гидрометеоздат, 1990. – 543 с.
13. Дедю, И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – Кишинев, 1989. – 406 с.
14. Ревелль, П. Среда нашего обитания / П. Ревелль, И. Ревелль. – М.: Мир, 1994–1995. – 4 кн. – 296 с.
15. Будыко, М. И. Глобальная экология / М. И. Будыко. – М., 1997. – 336 с.
16. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
17. Реймерс, Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы) / Н. Ф. Реймерс. – М., 1994. – 367 с.
18. Косовская, М. А. Основы экологии: метод. указания по изучению дисциплины для студентов заочного отделения / М. А. Косовская. – Севастополь: СКУАЭИП, 2007. – 43 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ПРЕДМЕТ ЭКОЛОГИИ, ЕЕ СОДЕРЖАНИЕ И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ.....	3
1.1. История развития экологии.....	3
1.2. Предмет и задачи экологии. Взаимосвязь экологии с другими биологическими науками.....	5
1.3. Основные разделы экологии.....	6
1.4. Методы экологических исследований.....	6
1.5. Экология как элемент мировоззрения. Экология и политика.....	7
2. ОСНОВЫ АУТЭКОЛОГИИ.....	9
2.1. Среда и условия существования особей.....	9
2.2. Классификация экологических факторов.....	9
2.3. Экологическая пластичность организмов. Закон толерантности Шелфорда.....	11
2.4. Общие закономерности воздействия факторов среды на организм. Лимитирующие факторы. Закон минимума Либиха.....	13
2.5. Законы Коммонера.....	14
3. СРЕДА И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ОРГАНИЗМОВ.....	15
3.1. Свет как экологический фактор.....	15
3.2. Фотопериодизм.....	17
3.3. Температура как экологический фактор.....	18
3.4. Правило Бергмана. Правило Аллена.....	20
3.5. Влажность как экологический фактор.....	21
3.6. Эдафический фактор.....	24
3.7. Воздух как экологический фактор.....	26
3.8. Представление об экологической нише. Правило обязательного заполнения экологических ниш.....	28
4. ДЕМЭКОЛОГИЯ.....	30
4.1. Понятие о популяциях.....	30
4.2. Полиморфизм популяций. Пространственная, возрастная и половая структура популяций.....	31
4.3. Популяция как саморегулирующая система. Миграция популяции.....	34
4.4. Этологическая структура популяций.....	36
4.5. Эффект группы. Принцип Олли.....	38
5. СИНЭКОЛОГИЯ.....	40
5.1. Биоценоз. Отношения в биоценозе.....	40
5.2. Видовая и пространственная структура биоценозов.....	43
5.3. Биогеоценоз. Экосистема. Трофическая структура экосистемы.....	44
5.4. Закономерности передачи энергии в цепях питания. Экологическая пирамида.....	45
5.5. Экологические сукцессии. Концепция климакса.....	47
5.6. Динамика и стабильность экосистем и биоценозов. Нарушение устойчивости экосистем под влиянием антропогенных факторов.....	49
5.7. Биологическая продуктивность экосистемы.....	51
5.8. Экотоны и понятие краевого эффекта.....	51
6. ОСНОВНЫЕ БИОМЫ ЗЕМЛИ И ИХ ОСОБЕННОСТИ.....	53
6.1. Наземные экосистемы и их отличительные особенности.....	53

6.2. Тундра.....	55
6.3. Бореальные хвойные леса.....	55
6.4. Листопадные леса умеренной зоны.....	57
6.5. Степи.....	57
6.6. Пустыни.....	58
6.7. Саванны.....	60
6.8. Чапараль.....	61
6.9. Полуветчнозеленый тропический лес.....	62
6.10. Влажный тропический лес.....	62
6.11. Лентические экосистемы.....	64
6.12. Лотические экосистемы.....	65
6.13. Заболоченные угодья.....	65
6.14. Открытый океан.....	67
6.15. Воды континентального шельфа.....	67
6.16. Районы апвеллинга.....	68
6.17. Эстуарии.....	69
7. БИОСФЕРА КАК ВЫСШИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВЫХ СИСТЕМ.....	70
7.1. Учение В. И. Вернадского о биосфере. Живое, биогенное, косное и биокосное вещество.....	70
7.2. Биосфера, ее составные части, границы биосферы. Литосфера, гидросфера, атмосфера.....	71
7.3. Функции живого вещества.....	72
7.4. Космическая роль зеленых растений. Значение животных в биосфере.....	73
7.5. Продуктивность биосферы.....	74
7.6. Горизонтальное и вертикальное распределения биоценозов в биосфере.....	74
7.7. Биологический круговорот в биосфере. Круговорот биогенных элементов в биосфере.....	76
7.8. Понятия о техносфере, ноосфере.....	79
7.9. Проблемы сохранения биосферы и составляющих ее экосистем. Понятие об экологическом кризисе.....	80
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	82