

В. И. Коробкин, Л. В. Передельский

Экология

Издание пятнадцатое, дополненное и переработанное

Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений

РОСТОВ-НА-ДОНУ

Феникс

2009

УДК 574(075.8) ББК 20.1я73 КТК 170 К66

Рецензенты:

проректор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, зав. кафедрой инженерной и экологической геологии МГУ, доктор геолого-минералогических наук, профессор Трофимов Виктор Титович; доктор физико-математических наук, профессор кафедры биологической физики Санкт-Петербургского государственного технического университета Коликов Всеволод Михайлович.

Коробкин В.И.

К66 Экология : учебник для вузов / В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. — Изд. 15-е, дополн. и перераб. — Ростов н/Д : Феникс, 2009. — 602, [1] с. : ил. — (Высшее образование).

ISBN 978-5-222-15208-9

Лауреат конкурса Министерства образования Российской Федерации по созданию учебников нового поколения по общим естественно-научным дисциплинам (Москва, 1999). Первый российский учебник по дисциплине «Экология» для студентов вузов, обучающихся техническим наукам.

Учебник написан в соответствии с требованиями действующего государственного образовательного стандарта и программой, рекомендованной Министерством образования России. Он состоит из двух частей — теоретической и прикладной. В пяти его разделах рассмотрены основные положения общей экологии, учения о биосфере, экологии человека; антропогенные воздействия на биосферу, проблемы экологической защиты и охраны окружающей среды. В целом учебник формирует у студентов новое экологическое, ноосферное мировоззрение.

Предназначается для студентов высших учебных заведений. Учебник рекомендуется также для учителей и учащихся средних школ, лицеев и колледжей. Он необходим и для широкого круга инженерно-технических работников, занимающихся вопросами рационального природопользования и охраны окружающей среды.

УДК 574(075.8) ББК20.1я73

ISBN 978-5-222-15208-9

© В. И. Коробкин, Л. В. Передельский, 2009 © Оформление, ООО «Феникс», 2009

содержание

Уважаемый читатель!

Предисловие.

Введение. ЭКОЛОГИЯ. КРАТКИЙ ОБЗОР РАЗВИТИЯ.

§ 1. Предмет и задачи экологии.

§ 2. История развития экологии...

§ 3. Значение экологического образования..

Часть 1.

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Раздел первый. ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ

Глава 1. Организм как живая целостная система.

§ 1. Уровни биологической организации и экология...

§ 2. Развитие организма как живой целостной системы

§ 3. Системы организмов и биота Земли.

Глава 2. Взаимодействие организма и среды.

§ 1. Понятие о среде обитания и экологических факторах.

§ 2. Основные представления об адаптациях организмов.

§ 3. Лимитирующие факторы..

§ 4. Значение физических и химических факторов

среды в жизни организмов

§ 5. Эдафические факторы и их роль в жизни растений и почвенной биоты

§ 6. Ресурсы живых существ как экологические факторы

Глава 3. Популяции

§ 1. Статические показатели популяций

§ 2. Динамические показатели популяций

§ 3. Продолжительность жизни

§ 4. Динамика роста численности популяции

§ 5. Экологические стратегии выживания

§ 6. Регуляция плотности популяции

Глава 4. Биотические сообщества

§ 1. Видовая структура биоценоза

§ 2. Пространственная структура биоценоза

§ 3. Экологическая ниша: Взаимоотношения организмов в биоценозе

Глава 5. Экологические системы

§ 1. Концепция экосистемы

§ 2. Продуцирование и разложение в природе

§ 3. Гомеостаз экосистемы

§ 4. Энергия экосистемы

§ 5. Биологическая продуктивность экосистем

§ 6. Динамика экосистемы

§ 7. Системный подход и моделирование в экологии

Раздел второй. УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

Глава 6. Биосфера — глобальная экосистема земли

§ 1. Биосфера как одна из оболочек Земли

§ 2. Состав и границы биосферы

§ 3. Круговорот веществ в природе

§ 4. Биогеохимические циклы наиболее жизненно важных биогенных

веществ

Глава 7. Природные экосистемы Земли как хронологические единицы биосферы

§ 1. Классификация природных экосистем

биосферы на ландшафтной основе

§ 2. Наземные биомы (экосистемы)

§ 3. Пресноводные экосистемы

§ 4. Морские экосистемы

§ 5. Целостность биосферы как глобальной экосистемы

Глава 8. Основные направления эволюции биосферы

§ 1. Учение В. И. Вернадского о биосфере

§ 2. Биоразнообразие биосферы как результат ее эволюции

§ 3.0 регулирующем воздействии биоты на окружающую среду

§ 4. Ноосфера как новая стадия эволюции биосферы

Раздел третий. ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Глава 9. Биосоциальная природа человека и экология

§ 1. Человек как биологический вид

§ 2. Популяционная характеристика человека

§ 3. Природные ресурсы Земли как лимитирующий фактор выживания человека

Глава 10. Антропогенные экосистемы

§ 1. Человек и экосистемы

§ 2. Сельскохозяйственные экосистемы (агроэкосистемы)

§ 3. Индустриально-городские экосистемы

Глава 11. Экология и здоровье человека

§ 1. Влияние природно-экологических факторов на здоровье человека

§ 2. Влияние социально-экологических факторов на здоровье человека

§ 3. Гигиена и здоровье человека

Часть II. ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Раздел четвертый. АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА БИОСФЕРУ

Глава 12. Основные виды антропогенных воздействий на биосферу

Глава 13. Антропогенные воздействия на атмосферу

§ 1. Загрязнение атмосферного воздуха

§ 2. Основные источники загрязнения атмосферы

§ 3. Экологические последствия загрязнения атмосферы

§ 4. Экологические последствия глобального загрязнения атмосферы

Глава 14. Антропогенные воздействия на гидросферу

§ 1. Загрязнение гидросферы

§ 2. Экологические последствия загрязнения гидросферы

§ 3. Истощение подземных и поверхностных вод

Глава 15. Антропогенные воздействия на литосферу

§ 1. Воздействия на почвы

§ 2. Воздействия на горные породы и их массивы

§ 3. Воздействия на недра

Глава 16. Антропогенные воздействия на биотические сообщества

- § 1. Значение леса в природе и жизни человека
- § 2. Антропогенные воздействия на леса и другие растительные сообщества
- § 3. Экологические последствия воздействия человека на растительный мир
- § 4. Значение животного мира в биосфере
- § 5. Воздействие человека на животных и причины их вымирания

Глава 17. Особые виды воздействия на биосферу

- § 1. Загрязнение среды отходами производства и потребления
- § 2. Шумовое воздействие
- § 3. Биологическое загрязнение
- § 4. Воздействие электромагнитных полей и излучений

Глава 18. Экстремальные воздействия на биосферу

- § 1. Воздействие оружия массового уничтожения
- § 2. Воздействие техногенных экологических катастроф
- § 3. Стихийные бедствия

Раздел пятый. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА И ОХРАНА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Глава 19. Основные принципы охраны окружающей среды и рационального природопользования

Глава 20. Инженерная экологическая защита

- § 1. Принципиальные направления инженерной защиты окружающей среды
- § 2. Нормирование качества окружающей среды
- § 3. Защита атмосферы
- § 4. Защита гидросферы
- § 5. Защита литосферы
- § 6. Защита биотических сообществ
- § 7. Защита окружающей среды от особых видов воздействий

Глава 21. Основы экологического права

- § 1. Источники экологического права
- § 2. Государственные органы охраны окружающей среды
- § 3. Экологическая стандартизация и паспортизация
- § 4. Экологическая экспертиза и оценка воздействия на окружающую среду (ОВОС)
- § 5. Экологический менеджмент, аудит и сертификация
- § 6. Понятие об экологическом риске
- § 7. Экологический мониторинг (мониторинг окружающей среды)
- § 8. Экологический контроль и общественные экологические движения
- § 9. Экологические права и обязанности граждан
- § 10. Юридическая ответственность за экологические правонарушения

Глава 22. Экология и экономика

- § 1. Эколого-экономический учет природных ресурсов и экосистем
- § 2. Лицензия, договор и лимиты

на природопользование

§ 3. Новые механизмы финансирования охраны окружающей среды

§ 4. Понятие о концепции устойчивого развития

Глава 23. Экологизация общественного сознания

§ 1. Антропоцентризм и экоцентризм. Формирование нового экологического сознания

§ 2. Экологическое образование, воспитание и культура

Глава 24. Международное сотрудничество в области экологии

§ 1. Международные объекты охраны окружающей среды

§ 2. Основные принципы международного экологического сотрудничества

§ 3. Участие России в международном экологическом сотрудничестве

Экологический манифест (по Н.Ф. Реймерсу) {вместо заключения}

Основные понятия и определения в области экологии,

охраны окружающей среды и природопользования

Предметный указатель

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Перед вами один из учебников нового поколения по дисциплине «Экология» для студентов высших учебных заведений, обучающихся по техническим направлениям и специальностям профессионального образования, написанный известными специалистами в области природоохранных наук и прошедший сложный и длительный путь конкурсного отбора.

Данный учебник является одним из трех победителей по дисциплине «Экология» Всероссийского конкурса учебников нового поколения по общим фундаментальным естественнонаучным дисциплинам. Этот конкурс впервые в истории высшей школы России в связи с реформированием структуры и содержания программ высшего образования был инициирован Госкомвузом России (в дальнейшем — Министерством образования России) и проведен в течение 1995-1998 гг. на базе Российского университета дружбы народов.

В конкурсе приняли участие свыше 350 авторских коллективов практически из всех регионов России, заявки представлялись по 11 номинациям, а в их оценке участвовало более ста высококвалифицированных экспертов.

В результате двух туров конкурса было отобрано 39 авторских коллективов, чьи заявки, а затем и рукописи более всего соответствовали как новым учебным программам, так и государственным образовательным стандартам по каждой дисциплине.

Конкурсная комиссия выражает надежду, что данный учебник внесет свой полезный вклад в дело дальнейшего совершенствования российского высшего профессионального образования, и желает всем читателям, студентам и преподавателям — больших творческих у

Заместитель министра Министерства образования России, академик Российской академии образования, председатель конкурсной комиссии профессор В. Д. Шадриков.

Предисловие

Учебник «Экология» написан для студентов вузов, обучающихся по техническим направлениям и специальностям и соответствует требованиям действующего Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования и программе, рекомендованной Министерством образования России. Он может быть использован и для преподавания курса «Охрана окружающей среды», а также в рамках дисциплины «Безопасность жизнедеятельности человека» (раздел «Безопасность жизнедеятельности в природной среде»). Такой учебник необходим, ибо решение вопросов охраны окружающей среды, рационального природопользования и устойчивого развития в XXI в. требуют всеобщей экологической грамотности, экологизации всей науки, в том числе и ее технических направлений.

При работе над учебником авторы использовали опыт преподавания природоохранных дисциплин на протяжении многих лет в Ростовском государственном университете и в Ростовском государственном строительном университете.

Учебник состоит из двух частей — теоретической и прикладной, в которых с позиций современной науки рассмотрены основные вопросы и проблемы экологии и рационального природопользования.

Авторы стремились создать учебник, достаточно полный по содержанию и вместе с тем компактный по объему, а также сочетать научный характер изложения с доступностью его для студентов первого курса.

Учебник рекомендуется как базовый для экологических и природоохранных дисциплин, преподаваемых во всех технических вузах страны, на факультетах научно-технических направлений в классических университетах и др. Он отражает современные представления об экологии как междисциплинарной науке, базирующейся на биологических науках, науках о

Земле и социально-экономического цикла. Вместе с тем он раскрывает теснейшую связь экологии с инженерными проблемами защиты природы и рационального природопользования и, в целом, формирует новое экологическое, ноосферное мировоззрение будущих специалистов в области технических наук.

Разделы I—III написаны В. И. Коробкиным, разделы IV—V — Л.В. Передельским, «Предисловие» и «Введение» написаны совместно.

Авторы искренне благодарят рецензентов за ценные советы по улучшению содержания книги и устранению ряда ее недостатков.

Авторы

введение

экология.

КРАТКИЙ ОБЗОР РАЗВИТИЯ

Created with

§ 1. Предмет и задачи экологии

Экология (от греч. «ойкос» — дом, жилище и «логос» — учение) — наука, изучающая условия существования живых организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают. Изначально экология развивалась как составная часть биологической науки, в тесной связи с другими естественными науками — химией, физикой, геологией, географией, почвоведением, математикой.

Предметом экологии является совокупность, или структура, связей между организмами и средой. Главный объект изучения в экологии — экосистемы, т. е. единые природные комплексы, образованные живыми организмами и средой обитания. Кроме того, в область ее компетенции входит изучение отдельных видов организмов (организменный уровень), их популяций, т. е. совокупностей особей одного вида (популяционно-видовой уровень), и биосферы в целом (биосферный уровень).

Основной, традиционной частью экологии как биологической науки является общая экология, которая изучает общие закономерности взаимоотношений любых живых организмов и среды (включая человека как биологическое существо).

В составе общей экологии выделяют следующие основные разделы:

— аутэкологию, исследующую индивидуальные связи отдельного организма (виды, особи) с окружающей его средой;

— популяционную экологию (демоэкологию), в задачу которой входит изучение структуры и динамики популяций отдельных видов. Популяционную экологию рассматривают и как специальный раздел аутэкологии;

— синэкологию (биоценологию), изучающую взаимоотношение популяций, сообществ и экосистем со средой.

Для всех этих направлений главным является изучение выживания живых существ в окружающей среде и задачи перед ними стоят преимущественно биологического свойства — изучить закономерности адаптации организмов и их сообществ к окружающей среде, саморегуляцию, устойчивость экосистем и биосферы, и т. д.

В изложенном выше понимании общую экологию нередко называют биоэкологией, когда хотят подчеркнуть ее биоцентричность.

С точки зрения фактора времени экология дифференцируется на историческую и эволюционную.

Кроме того, экология классифицируется по конкретным объектам и средам исследования, т.е. различают экологию животных, экологию растений и экологию микроорганизмов.

В последнее время роль и значение биосферы как объекта экологического анализа непрерывно возрастают. Особенно большое значение в современной экологии уделяется проблемам взаимодействия человека с окружающей средой. Выдвижение на первый план этих разделов в экологической науке связано с резким усилением взаимного отрицательного влияния человека и среды, возросшей ролью экономических, социал

аспектов в связи с резко негативными последствиями научно-технического прогресса.

Таким образом, современная экология не ограничивается только рамками биологической дисциплины, трактующей отношения главным образом животных и растений, она превращается в междисциплинарную науку, изучающую сложнейшие проблемы взаимодействия человека с окружающей средой. Актуальность и многогранность этой проблемы, вызванной обострением экологической обстановки в масштабах всей планеты, привела к «экологизации» многих естественных, технических и гуманитарных наук.

Например, на стыке экологии с другими отраслями знаний продолжается развитие таких новых направлений, как инженерная экология, геоэкология, математическая экология, сельскохозяйственная экология, космическая экология и т. д.

Соответственно более широкое толкование получил и сам термин «экология», а экологический подход при изучении взаимодействия человеческого общества и природы был признан основополагающим.

Экологическими проблемами Земли как планеты занимается интенсивно развивающаяся глобальная экология, основным объектом изучения которой является биосфера как глобальная экосистема. В настоящее время появились и такие специальные дисциплины, как социальная экология, изучающая взаимоотношения в системе «человеческое общество — природа», и ее часть — экология человека (антропозэкология), в которой рассматривается взаимодействие человека как биосоциального существа с окружающим миром.

Современная экология тесно связана с политикой, экономикой, правом (включая международное право), психологией и педагогикой, так как только в союзе с ними возможно преодолеть технократическую парадигму мышления и выработать новый тип экологического сознания, коренным образом меняющий поведение людей по отношению к природе.

С научно-практической точки зрения вполне обосновано деление экологии на теоретическую и прикладную.

Теоретическая экология вскрывает общие закономерности организации жизни.

Прикладная экология изучает механизмы разрушения биосферы человеком, способы предотвращения этого процесса и разрабатывает принципы рационального использования природных ресурсов. Научную основу прикладной экологии составляет система общеэкологических законов, правил и принципов.

Из приведенных выше понятий и направлений следует, что задачи экологии весьма многообразны.

В общетеоретическом плане к ним относятся:

- разработка общей теории устойчивости экологических систем;
- изучение экологических механизмов адаптации к среде;
- исследование регуляции численности популяций;
- изучение биологического разнообразия и механизм

- исследование производственных процессов;
- исследование процессов, протекающих в биосфере, с целью поддержания ее устойчивости;
- моделирование состояния экосистем и глобальных биосферных процессов.

Основные прикладные задачи, которые экология должна решать в настоящее время, следующие:

- прогнозирование и оценка возможных отрицательных последствий деятельности человека для окружающей среды;
- улучшение качества окружающей среды;
- сохранение, воспроизводство и рациональное использование природных ресурсов;
- оптимизация инженерных, экономических, организационно-правовых, социальных и иных решений для обеспечения экологически безопасного устойчивого развития, в первую очередь в экологически наиболее неблагоприятных районах.

Стратегической задачей экологии считается развитие теории взаимодействия природы и общества на основе нового взгляда, рассматривающего человеческое общество как неотъемлемую часть биосферы.

Таким образом, экология становится одной из важнейших наук будущего и, «возможно, само существование человека на нашей планете будет зависеть от ее прогресса» (Ф. Дре, 1976).

§ 2. История развития экологии

Экология своими корнями уходит в далекое прошлое. Потребность в знаниях, определяющих «отношение живого к окружающей его органической и неорганической среде», возникла очень давно. Достаточно вспомнить труды Аристотеля (384-322 до н. э.), Плиния Старшего (23-79 н. э.), Р. Бойля (1627-1691) и др., в которых обсуждалось значение среды обитания в жизни организмов и приуроченность их к определенным местообитаниям, чтобы убедиться в этом.

В истории развития экологии можно выделить три основных этапа.

Первый этап — зарождение и становление экологии как науки (до 60-х гг. XIX в.). На этом этапе накапливались данные о взаимосвязи живых организмов со средой их обитания, делались первые научные обобщения.

В XVII-XVIII вв. экологические сведения составляли значительную долю во многих биологических описаниях (А. Реомюр, 1734; А. Трамбле, 1744, и др.). Элементы экологического подхода содержались в исследованиях русских ученых И. И. Лепехина, А. Ф. Миддендорфа, СП. Крашенинникова, французского ученого Ж. Бюффона, шведского естествоиспытателя К. Линнея, немецкого ученого Г. Йегера и др.

В этот же период Ж.-Б. Ламарк (1744-1829) и Т. Мальтус (1766-1834) впервые предупреждают человечество о возможных негативных последствиях воздействия человека на природу.

Второй этап «—оформление экологии в самостоятельную отрасль знаний (после 60-х гг. XIX в.). Начало этапа ознаменовалось

ученых К. Ф. Рулье (1814-1858), Н. А. Северцова (1827-1885), В. В. Докучаева (1846-1903), впервые обосновавших ряд принципов и понятий экологии, которые не утратили своего значения и до настоящего времени. Неслучайно поэтому американский эколог Ю. Одум (1975) считает В. В. Докучаева одним из основоположников экологии. В конце 70-х гг. XIX в. немецкий гидробиолог К. Мёбиус (1877) вводит важнейшее понятие о биоценозе как о закономерном сочетании организмов в определенных условиях среды.

Неоценимый вклад в развитие основ экологии внес Ч. Дарвин (1809-1882), вскрывший основные факторы эволюции органического мира. То, что Ч. Дарвин называл «борьбой за существование», с эволюционных позиций можно трактовать как взаимоотношения живых существ с внешней абиотической средой и между собой, т. е. с биотической средой.

Немецкий биолог-эволюционист Э. Геккель (1834-1919) первый понял, что это самостоятельная и очень важная область биологии, и назвал ее экологией (1866). В своем капитальном труде «Всеобщая морфология организмов» он писал: «Под экологией мы понимаем сумму знаний, относящихся к экономике природы: изучение всей совокупности взаимоотношений животного с окружающей его средой, как органической, так и неорганической, и прежде всего — его дружественных или враждебных отношений с теми животными и растениями, с которыми он прямо или косвенно вступает в контакт. Одним словом, экология — это изучение всех сложных взаимоотношений, которые Дарвин назвал «условиями, порождающими борьбу за существование».

Как самостоятельная наука экология окончательно оформилась в начале XX столетия. В этот период американский ученый Ч. Адаме (1913) создает первую сводку по экологии, публикуются другие важные обобщения и сводки (В. Шелфорд, 1913, 1929; Ч. Элтон, 1927; Р. Гессе, 1924; К. Раункер, 1929 и др.). Крупнейший русский ученый XX в. В. И. Вернадский создает фундаментальное учение о биосфере.

В 30-е и 40-е гг. экология поднялась на более высокую ступень в результате нового подхода к изучению природных систем. Сначала А. Тенсли (1935) выдвинул понятие об экосистеме, а несколько позже В. Н. Сукачев (1940) обосновал близкое этому представление о биогеоценозе. Следует отметить, что уровень отечественной экологии в 20-40-х гг. был одним из самых высоких в мире, особенно в области фундаментальных разработок. В этот период в нашей стране работали такие выдающиеся ученые, как академики В. И. Вернадский и В. Н. Сукачев, а также крупные экологи В. В. Станчинский, Э. С. Бауэр, Г. Г. Гаузе, В. Н. Беклемишев, А. Н. Формозов, Д. Н. Кашкаров и др.

Во второй половине XX в. в связи с прогрессирующим загрязнением окружающей среды и резким усилением воздействия человека на природу экология приобретает особое значение.

Начинается третий этап (50-е гг. XX в. — до настоящего времени) превращения экологии в комплексную науку, включающую

охране природной и окружающей человека среды. Из строгой биологической науки экология превращается в «значительный цикл знания, вобрав в себя разделы географии, геологии, химии, физики, социологии, теории культуры, экономики...» (Реймерс, 1994).

Современный период развития экологии в мире связан с именами таких крупных зарубежных ученых, как Ю. Одум, Дж. М. Андерсен, Э. Пианка, Р. Риклефс, М. Бигон, А. Швейцер, Дж. Харпер, Р. Уиттекер, Н. Борлауг, Т. Миллер, Б. Небел и др. Среди отечественных ученых следует назвать И. П. Герасимова, А. М. Гилярова, В. Г. Горшкова, В. И. Данилова-Даниль-яна, Ю. А. Израэля, Ю. Н. Куражского, К. С. Лосева, Н. Н. Моисеева, Н. П. Наумова, В. Ф. Протасова, Н. Ф. Реймер-са, В. В. Розанова, Ю. М. Свирижева, В. Е. Соколова, В. Д. Федорова, С. С. Шварца, А. В. Яблокова, А. Л. Яншина и др.

Первые природоохранные акты на Руси известны с IX-XII вв. (например, свод законов Ярослава Мудрого «Русская Правда», в которых были установлены правила охраны охотничьих и бортничьих угодий). В XIV—XVII вв. на южных границах Русского государства существовали «засечные леса»,

своеобразные охраняемые территории, на которых были запрещены хозяйственные рубки. История сохранила более 60 природоохранных указов Петра I. При нем же началось изучение богатейших природных ресурсов России. В 1805 г. в Москве было основано общество испытателей природы. В конце XIX — начале XX в. возникло движение за охрану редких объектов природы. Трудami выдающихся ученых В. В. Докучаева, К. М. Бэра, Г. А. Кожевникова, И. П. Бородинa, Д. Н. Ану-чина, С. В. Завадского и других были заложены научные основы охраны природы.

Начало природоохранной деятельности Советского государства совпало с рядом первых декретов, начиная с «Декрета о земле» от 26 октября 1917 г., который заложил основы природопользования в стране.

Именно в этот период зарождается и получает законодательное выражение основной вид природоохранной деятельности — охрана природы.

В период 30-40-х гг. в связи с эксплуатацией природных богатств, вызванной главным образом ростом масштабов индустриализации в СССР, охрана природы стала рассматриваться как «единая система мероприятий, направленная на защиту, развитие, качественное обогащение и рациональное использование природных фондов страны» (из резолюции Первого Всероссийского съезда по охране природы, 1929 г.).

Таким образом, в России появился новый вид природоохранной деятельности — рациональное использование природных ресурсов.

В 50-е г. дальнейшее развитие производительных сил в стране, усиление негативного влияния человека на природу обусловили необходимость создания еще одной формы, регулирующей взаимодействие общества и природы, -* охраны среды обитания человека. В этот период принимаются республиканские законы об охране природы, которые провозглашают комплексный подход к природе не только как к

ресурсов, но и как к среде обитания человека. К сожалению, еще торжествовала лысенковская псевдонаука, канонизировались слова И. В. Мичурина о необходимости не ждать милости от природы.

В 60-80-е гг. в СССР практически ежегодно принимались правительственные постановления об усилении охраны природы (об охране бассейна Волги и Урала, Азовского и Черного морей, Ладожского озера, Байкала, промышленных городов Кузбасса и Донбасса, Арктического побережья). Продолжался процесс создания природоохранного законодательства, издавались земельные, водные, лесные и иные кодексы.

Эти постановления и принятые законы, как показала практика их применения, не дали необходимых результатов — губительное антропогенное воздействие на природу продолжалось. В 1986 г. на Чернобыльской АЭС произошла крупнейшая за всю историю развития человечества экологическая катастрофа. Сегодня Россия продолжает находиться в сложной экологической ситуации.

Для более детального ознакомления с историей развития экологического учения рекомендуем материал, изложенный в монографии В.Т. Богучарского (2005).

§ 3. Значение экологического образования

В настоящее время стихийное развитие взаимоотношений с природой представляет опасность для существования не только отдельных объектов, территорий, стран и т. п., но и для всего человечества.

Это объясняется тем, что человек тесно связан с живой природой происхождением, материальными и духовными потребностями, но, в отличие от других организмов, эти связи приняли такие масштабы и формы, что это может привести (и уже приводит!) к практически полному вовлечению живого покрова планеты (биосферы) в жизнеобеспечение современного общества, поставив человечество на грань экологической катастрофы.

Человек, благодаря данному ему природой разуму, стремится обеспечить себе «комфортные» условия среды, быть независимым от ее физических факторов, например, от климата, от не-

хватки пищи, избавиться от вредных для него животных и растений (но совсем не «вредных» для остального живого мира!) и т. п. Поэтому человек, прежде всего, отличается от других видов тем, что взаимодействует с природой через создаваемую им культуру, т.е. человечество в целом, развиваясь, создает на Земле культурную среду благодаря передаче из поколения в поколение своего трудового и духовного опыта. Но, как отмечал К. Маркс, «культура, если она развивается стихийно, а не направляется сознательно... оставляет после себя пустыню».

Остановить стихийное развитие событий помогут лишь знания о том, как ими управлять, и в случае с экологией эти знания должны «овладеть массами», по крайней мере большей частью общества, что возможно лишь через всеобщее экологическое образование людей, начиная со школьной скамьи и заканчивая вузом.

Экологические знания необходимы каждому человеку, чтобы сбылась мечта многих поколений мыслителей о создании достойной человека среды, для чего надо построить прекрасные города, развить настолько совершенные производительные силы, которые смогли бы обеспечить гармонию человека и природы. Но эта гармония невозможна, если люди враждебно настроены друг к другу, и тем более, если идут войны, что, к сожалению, имеет место. Как справедливо отметил американский эколог Б. Коммонер в начале 70-х гг., «поиски истоков любой проблемы, связанной с окружающей средой, приводят к неоспоримой истине, что коренная причина кризиса заключена не в том, как люди взаимодействуют с природой, а в том, как они взаимодействуют друг с другом... и что, наконец, миру между людьми и природой должен предшествовать мир между людьми».

Таким образом, экологические знания позволяют осознать всю пагубность войны и распри между людьми, ведь за этим кроется не просто гибель людей и даже цивилизаций: это приведет к всеобщей экологической катастрофе, к гибели всего человечества. Значит, важнейшее из экологических условий выживания человека и всего живого — это мирная жизнь на Земле. Именно к этому должен и будет стремиться экологически образованный человек.

Но было бы несправедливо строить всю экологию «вокруг» только человека. Да и собственно экология, как мы уже показали выше, возникла для решения задач изучения взаимодействия всего живого с неживой природой и организмов между собой. Человек — такой же организм, и изоляция его от животных и растений дикой природы существенно сказывается на его здоровье. Домашние животные и растения не могут полностью заменить дикую природу. Изменение, а тем более уничтожение природной среды влечет за собой пагубные последствия для жизни человека. Экологические знания позволяют ему убедиться в этом и принимать правильное решение с целью охраны природы, в том числе и на бытовом уровне. Они позволяют ему понять, что человек и природа — единое целое и представления о возможности господства над природой довольно призрачны и примитивны.

Экологически образованный человек не допустит «стихийного» отношения к окружающей его среде жизни. Он будет бороться против экологического варварства, а если в нашей стране таких людей станет большинство, то они обеспечат нормальную жизнь своим потомкам, решительно став на защиту дикой природы от алчного наступления «дикой» цивилизации, преобразуя и совершенствуя саму цивилизацию, находя наилучшие, «экологически чистые» варианты взаимоотношения природы и общества.

Отсюда следует, что в настоящее время остановить нарушение экологических законов можно, только подняв на должную высоту экологическую культуру каждого члена общества, а это возможно сделать прежде всего через образование, через изучение основ экологии. Что особенно важно для специалистов в области наук технического направления, в первую очередь для инженеров-строителей, инженеров в области химии, нефтехимии, металлургии, машиностроения, пищ

промышленности и т. д. Настоящий учебник и предназначен для широкого круга студентов, обучающихся в основном по техническим направлениям и специальностям вузов. По замыслу авторов, он должен дать основные представления по главным направлениям теоретической и прикладной экологии. В нем заложить основы экологической культуры будущего специалиста, основанной на глубоком понимании высшей ценности - гармоничного развития человека и природы.

Контрольные вопросы

1. Что такое экология и предмет ее изучения?
2. В чем состоят функциональные различия и задачи теоретической и прикладной экологии?
3. Этапы исторического развития экологии как науки. Роль отечественных ученых в ее становлении и развитии.
4. Что такое природоохранная деятельность и каковы ее основные виды?
5. Почему каждому члену общества, в том числе и инженерно-техническим работникам, необходимы экологическая культура и экологическое образование?

Часть I

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ

Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни.

В. И. Вернадский

ГЛАВА 1

организм как живая целостная система

§ 1. уровни биологической организации и экология

Ген, клетка, орган, организм, популяция, сообщество (биотопос) — главные уровни организации жизни. Экология изучает уровни биологической организации от организма до экосистем. В ее основе, как и всей биологии, лежит теория эволюционного развития органического мира Ч. Дарвина, базирующаяся на представлении о естественном отборе. В упрощенном виде его можно представить так: в результате борьбы за существование выживают наиболее приспособленные организмы, которые передают выгодные признаки, обеспечивающие выживание, своему потомству, которое может их развить дальше, обеспечив стабильное существование данному типу организмов в данных конкретных условиях среды. Если условия эти изменятся, то выживают организмы с более благоприятными для новых условий признаками, переданными им по наследству, и т. д.

Материалистические представления о происхождении жизни и эволюционную теорию Ч. Дарвина можно объяснить лишь с позиций экологической науки. Поэтому не случайно, что вслед за открытием Дарвина (1859) появился термин «экология» Э. Геккеля (1

физических факторов, в эволюции и существовании организмов не вызывает сомнений. Эта среда была названа абиотической, а составляющие ее отдельные части (воздух, вода и др.) и факторы (температура и др.) называют абиотическими компонентами, в отличие от биотических компонентов, представленных живым веществом. Взаимодействуя с абиотической средой, т. е. с абиотическими компонентами, они образуют определенные функциональные системы, где живые компоненты и среда — «единый цельный организм».

На рис. 1.1 указанные выше компоненты представлены в виде уровней биологической организации биологических сис-

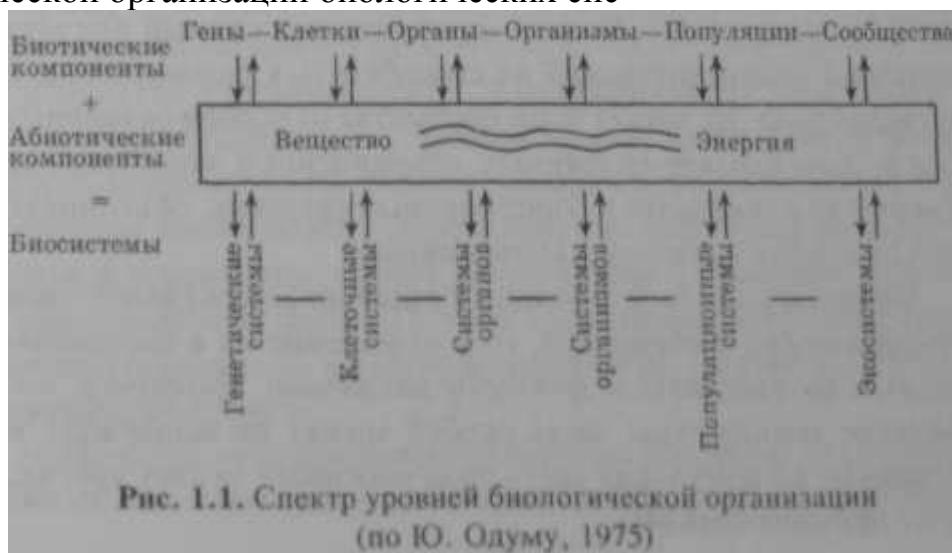


Рис. 1.1. Спектр уровней биологической организации (по Ю. Одуму, 1975)

тем, которые различаются по принципам организации и масштабам явлений. Они отражают иерархию природных систем, при которой меньшие подсистемы составляют большие системы, сами являющиеся подсистемами более крупных систем.

Свойства каждого отдельного уровня значительно сложнее и многообразнее предыдущего. Но объяснить это можно лишь частично на основе данных о свойствах предшествующего уровня. Иными словами, нельзя предсказать свойства каждого последующего биологического уровня исходя из свойств отдельных составляющих его более низких уровней, подобно тому, как нельзя предсказать свойства воды исходя из свойств кислорода и водорода. Такое явление называют эмерджентностью — наличием у системного целого особых свойств, не присущих его подсистемам и блокам, а также сумме других элементов, не объединенных системообразующими связями.

Экология изучает правую часть «спектра», изображенного на рис. 1.1, т. е. уровни биологической организации от организмов до экосистем. В экологии организм рассматривается как целостная система, взаимодействующая с внешней средой, как абиотической, так и биотической. В этом случае в наше поле зрения попадает такая совокупность, как биологический вид, состоящий из сходных особей, которые, тем не менее, как индивидуумы отличаются друг от друга. Они точно так же непохожи, как не похож один человек на другого, тоже относящиеся к одному виду. Но всех их объединяет единый для всех генофонд, обеспечивающий их способно

пределах вида. Не может быть потомства от особей различных видов, даже близкородственных, объединенных в один род, не говоря уже о семействе и более крупных таксонах, объединяющих еще более «далеких родственников».

Поскольку каждый отдельный индивид (особь) имеет свои специфические особенности, то и отношение их к состоянию среды, к воздействию ее факторов различное. Например, повышение температуры часть особей может не выдержать и погибнуть, но популяция всего вида выживает за счет других, более приспособленных.

Популяция - это совокупность особей одного вида. Генетики обычно добавляют как обязательный момент — способность этой совокупности к самовоспроизведению. Экологи же, учитывая обе эти особенности, подчеркивают некую изолированность в пространстве и во времени аналогичных совокупностей одного и того же вида (Гиляров, 1990).

Изолированность в пространстве и во времени аналогичных популяций отражает реальную природную структуру био-ты. В реальной природной среде многие виды рассеяны на огромных пространствах, поэтому изучать приходится некую видовую группировку в пределах определенной территории. Некоторые из группировок достаточно хорошо приспособляются к местным условиям, образуя так называемый эко-тип. Эта даже небольшая группа особей, связанных между собой генетически, может дать начало большой популяции, причем весьма устойчивой достаточно длительное время. Этому способствуют адаптивность особей к абиотической среде, внутривидовая конкуренция и др.

Однако настоящих одновидовых группировок и поселений в природе не существует, и мы обычно имеем дело с группировками, состоящими из многих видов. Такие группировки называются биологическими сообществами, или биоценозами.

Биоценоз — совокупность совместно обитающих популяций разных видов микроорганизмов, растений и животных. Термин «биоценоз» впервые применил Мёбиус (1877), изучая группу организмов устричной банки, т. е. с самого начала это сообщество организмов было ограничено неким «географическим» пространством, в данном случае границами отмели. В дальнейшем это пространство было названо биотопом, под которым понимаются условия окружающей среды на определенной территории: воздух, вода, почвы и подстилающие их горные породы. Именно в этой окружающей среде существуют растительность, животный мир и микроорганизмы, составляющие биоценоз.

Понятно, что компоненты биотопа не просто существуют рядом, а активно взаимодействуют между собой, создавая определенную биологическую систему, которую академик В. Н. Сукачев назвал биогеоценозом. В этой системе совокупность абиотических и биотических компонентов имеет «...свою, особую специфику взаимодействий» и «определенный тип обмена

веществом и энергией их между собой и другими явле

природы» (Сукачев, 1971). Схема биогеоценоза показана на рис. 1.2. Эта известная схема В. Н. Сукачева, скорректированная Г.А. Новиковым(1979).

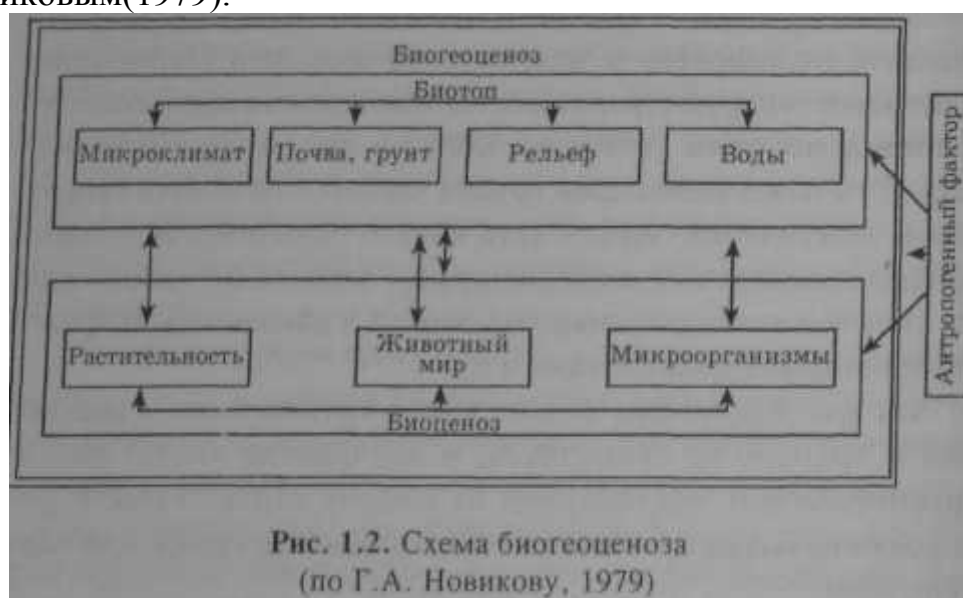


Рис. 1.2. Схема биогеоценоза
(по Г.А. Новикову, 1979)

Термин «биогеоценоз» был предложен В. Н. Сукачевым в конце 30-х гг. Представления Сукачева в дальнейшем легли в основу биогеоценологии — целого научного направления в биологии, занимающегося проблемами взаимодействия живых организмов между собой и с окружающей их абиотической средой.

Однако несколько раньше, в 1935 г., английским ботаником А. Тенсли был введен термин «экосистема». Экосистема, по А. Тенсли, — «совокупность комплексов организмов с комплексом физических факторов его окружения, т. е. факторов местообитания в широком смысле». Подобные определения есть и у многих других известных экологов, например, Ю. Одума, К. Вилли, Р. Уиттекера, К. Уатта.

Многие сторонники экосистемного подхода на Западе считают термины «биогеоценоз» и «экосистема» синонимами, в частности Ю. Одум (1975, 1986).

Однако, видя определенные отличия, ряд российских ученых не разделяют этого мнения. Тем не менее большинство не считают такие отличия существенными и ставят знак равенства между приведенными понятиями. Это тем более необходимо, что термин «экосистема» широко применяется в смежных науках, особенно природоохранного содержания.

Особое значение для выделения экосистем имеют трофические, т. е. пищевые, взаимоотношения организмов, регулирующие всю энергетику биотических сообществ и всей экосистемы в целом.

Прежде всего все организмы делятся на две большие группы — автотрофов и гетеротрофов.

Автотрофные организмы используют неорганические источники для своего существования, тем самым создавая органическую материю из неорганической. К таким организмам относятся фотосинтезирующие зеленые

растения суши и водной среды, сине-зеленые водоросли, некоторые хемосинтезирующие бактерии и др.

Гетеротрофные организмы потребляют только готовые органические вещества. К ним относятся все животные и человек, грибы и др. Гетеротрофы, потребляющие мертвую органику, называются сапротрофами (например, грибы), а способные жить и развиваться в живых организмах за счет живых тканей — паразитами (например, клещи).

Поскольку организмы достаточно разнообразны по видам и формам питания, то они вступают между собой в сложные трофические взаимодействия, тем самым выполняя важнейшие экологические функции в биотических сообществах. Одни из них производят продукцию, другие потребляют, третьи — преобразуют ее в неорганическую форму. Их называют соответственно: продуценты, консументы и редуценты.

Продуценты — производители продукции, которой потом питаются все остальные организмы, — это наземные зеленые растения, микроскопические морские и пресноводные водоросли, производящие органические вещества из неорганических соединений.

Консументы — это потребители органических веществ. Среди них есть животные, потребляющие только растительную пищу, — травоядные (корова), или питающиеся только мясом других животных — плотоядные (хищники), а также потребляющие и то, и другое — «всеядные» (человек, медведь).

Редуценты (деструкторы) — восстановители. Они возвращают вещества из отмерших организмов снова в неживую природу, разлагая органику до простых неорганических соединений и элементов (например, на CO_2 , N_2 и H_2O). Возвращая в почву или в водную среду биогенные элементы, они, тем самым, завершают биохимический круговорот. Это делают в основном бактерии, большинство других микроорганизмов и грибы. Функционально редуценты — это те же самые консументы, поэтому их часто называют микрономсументами.

А. Г. Банников (1977) полагает, что и насекомые также играют важную роль в процессах разложения мертвой органики и в почвообразовательных процессах.

Микроорганизмы, бактерии и другие более сложные формы в зависимости от среды обитания подразделяют на аэробные, т. е. живущие при наличии кислорода, и анаэробные — живущие в бескислородной среде.

§ 2. Развитие организма

как живой целостной системы

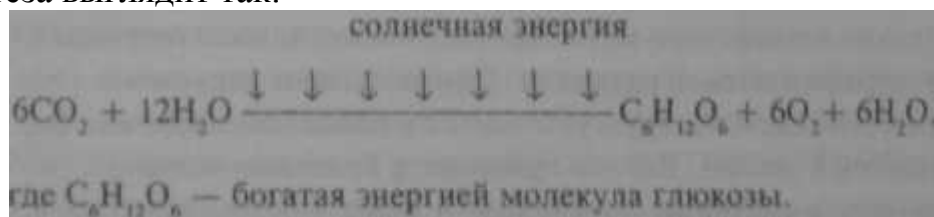
Организм — любое живое существо. Он отличается от неживой природы определенной совокупностью свойств, при сущих только живой материи: клеточная организация; обмен веществ при ведущей роли белков и нуклеиновых кислот, обмен поддерживающий гомеостаз организма — самовозобновление и поддержание постоянства его внутренней среды. Живым организмам присущи движение, раздражимость, рост, развитие.

размножение и наследственность, а также приспособляемость к условиям существования — адаптация.

Взаимодействуя с абиотической средой, организм выступает как целостная система, включающая в себя все более низкие уровни биологической организации (левая часть «спектра», см, рис. 1.1). Все эти части организма (гены, клетки, клеточные ткани, целые органы и их системы) являются компонентами и системами доорганизменного уровня. Изменение одних частей и функций организма неизбежно влечет за собой изменение других его частей и функций. Так, в изменяющихся условиях существования, в результате естественного отбора те или иные органы получают приоритетное развитие. Например, мощная корневая система у растений засушливой зоны (ковыль) или «слепота» в результате редукции глаз у ночных животных, а также у животных существующих в темноте (крот).

Живые организмы обладают обменом веществ, или метаболизмом, при этом происходит множество химических реакций. Примером таких реакций могут служить дыхание, которое еще Лавуазье и Лаплас считали разновидностью горения, или фотосинтез, посредством которого зеленые растения связывают солнечную энергию, а результаты дальнейших процессов метаболизма используются всем растением, и др.

Как известно, в процессе фотосинтеза кроме солнечной энергии используются диоксид углерода и вода. Суммарно химическое уравнение фотосинтеза выглядит так:



Практически весь диоксид углерода (CO_2) поступает из атмосферы, и днем ее движение направлено вниз, к растениям, где осуществляется фотосинтез и выделяется кислород. Дыхание — процесс обратный, и движение CO_2 ночью направлено

вверх* и идет поглощение кислорода.

Некоторые микроорганизмы, бактерии способны создавать органические соединения и за счет других компонентов, например за счет соединений серы. Такие процессы называются хемосинтезом.

Обмен веществ в организме происходит только при участии особых макромолекул и белковых веществ — ферментов, выполняющих роль катализаторов. Каждая биохимическая реакция в процессе жизни организма контролируется особым ферментом, который в свою очередь контролируется единичным геном. Изменение гена, называемое мутацией, приводит к изменению биохимической реакции вследствие изменения фермента, а в случае нехватки последнего и к выпадению соответствующей ступени метаболической реакции.

Однако не только ферменты регулируют процессы метаболизма. Им помогают коферменты. Это крупные молекулы, час

витамины — вещества, необходимые для обмена веществ всех организмов — бактерий, зеленых растений, животных и человека. Отсутствие витаминов ведет к болезням: нарушается обмен веществ.

Наконец, для ряда метаболических процессов необходимы особые химические вещества, называемые гормонами, которые вырабатываются в различных местах (органах) организма и доставляются в другие места кровью или посредством диффузии. Гормоны осуществляют в любом организме общую химическую координацию метаболизма и помогают в этом деле, например нервной системе животных и человека.

На молекулярно-генетическом уровне особенно чувствительно воздействие загрязняющих веществ, ионизирующей и ультрафиолетовой радиации. Они вызывают нарушение генетических систем, структуры клеток и подавляют действие ферментных систем. Все это приводит к болезням человека, животных и растений, угнетению и даже уничтожению видов организмов.

Метаболические процессы протекают с различной интенсивностью на протяжении всей жизни организма, всего пути его индивидуального развития. Этот его путь от зарождения и до конца жизни называется онтогенезом. Онтогенез представляет собой совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом за весь период жизни.

Онтогенез включает рост организма, т. е. увеличение массы и размеров тела, и дифференциацию, т. е. возникновение различий между однородными клетками и тканями, приводящее их к специализации по выполнению различных функций в организме. У организмов с половым размножением онтогенез начинается с оплодотворенной клетки (зиготы). При бесполом размножении — с образованием нового организма путем деления материнского тела или специализированной клетки, путем почкования, а также от корневища, клубня, луковицы и т. п.

Каждый организм в онтогенезе проходит ряд стадий развития. Для организмов, размножающихся половым путем, различают зародышевую (эмбриональную) стадию, послезародышевую (постэмбриональную) и период развития взрослого организма. Зародышевый период заканчивается выходом зародыша из яйцевых оболочек, а у живородящих — рождением. Важное экологическое значение для животных имеет первоначальный этап послезародышевого развития — протекающий по типу прямого развития или по типу метаморфоза. В первом случае идет постепенное развитие во взрослую форму (цыпленок — курица, и т. д.), во втором — развитие происходит вначале в виде личинки, которая существует и питается самостоятельно, прежде чем превратится во взрослую особь (головастик — лягушка). У ряда насекомых личиночная стадия позволяет пережить неблагоприятное время года (низкие температуры, засуху и т. д.)

В онтогенезе растений различают рост, развитие (формируется взрослый организм) и старение (ослабление биосинтеза всех физиологических функций и смерть). Основной особенностью онтогенеза растений и

большинства водорослей является чередование бесполого (спорофит) и полового (гаметофит) поколений.

Процессы и явления, проходящие на онтогенетическом уровне, т. е. на уровне индивида (особи), — это необходимое и весьма существенное звено функционирования всего живого. Про-

цессы онтогенеза могут быть нарушены на любой стадии действием химического, светового и теплового загрязнения среды и привести к появлению уродов или даже к гибели индивидов на послеродовой стадии онтогенеза.

Современный онтогенез организмов сложился в течение длительной эволюции, в результате их исторического развития — филогенеза. Не случайно в 1866 г. этот термин ввел Э. Геккель: для целей экологии необходима реконструкция эволюционных преобразований животных, растений и микроорганизмов. Этим занимается наука филогенетика, которая базируется на данных трех наук — морфологии, эмбриологии и палеонтологии.

Взаимосвязь между развитием живого в историко-эволюционном плане и индивидуальным развитием организма сформулирована Э. Геккелем в виде биогенетического закона: онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение филогенеза данного вида. Иными словами, вначале в утробе матери (у млекопитающих и др.), а затем, появившись на свет, индивид в своем развитии повторяет в сокращенном виде историческое развитие своего вида.

§ 3. Системы организмов и биота Земли

В настоящее время на Земле насчитывается более 2,2 млн видов организмов. Систематика их все более усложняется, хотя основной ее «скелет» остается почти неизменным со времени ее создания выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем в середине XVIII в.

Известно, что издавна органический мир делился на два царства — животных и растений. Однако в наше время его уже следует делить на две империи — доклеточных (вирусы и фаги) и клеточных (все остальные организмы). Империя доклеточных состоит из единственного царства — вирусов (фаги тоже вирусы-паразиты). Империя клеточных включает уже два над-царства, четыре царства и еще семь подцарств (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Высшие таксоны систематики империи клеточных организмов

Надцарства	Царства	Полцарства
А. Доядерные организмы (Procaryota)	Дробянок (Mychota)	1. Бактерии (Bacteriobionta) 2. Цианеи, или сине-зеленые водоросли (Cyanobionta)

В. Ядерные организмы (Eucaryota)	I. Животные (Animalia) II. Грибы (Mycetalia или Mycota) III. Растения (Vegetabilia или Plantae)	1. Одноклеточные животные (простейшие) (Protozoa)
--	--	---

Оказалось, что на Земле существуют две большие группы организмов, различия между которыми намного более глубоки, чем между высшими растениями и высшими животными, и, следовательно, по праву среди клеточных были выделены два надцарства: прокариотов — низкоорганизованных доядерных и эукариотов — высокоорганизованных ядерных. Прокариоты (Procaryota) представлены царством так называемых дробянок, к которым относятся бактерии и сине-зеленые водоросли, в клетках которых нет ядра и ДНК в них не отделяется от цитоплазмы никакой мембраной. Эукариоты (Eucaryota) представлены тремя царствами: животных, грибов и растений, клетки которых содержат ядро и ДНК отделена от цитоплазмы ядерной мембраной, поскольку находится в самом ядре. Грибы выделены в отдельное царство, так как оказалось, что они не только не относятся к растениям, но, вероятно, происходят от амeboидных двужгутиковых простейших, т. е. имеют более тесную связь с животным миром.

Однако такое деление живых организмов на четыре царства еще не легло в основу справочной и учебной литературы, поэтому при дальнейшем изложении материала мы придерживаемся традиционных классификаций, по которым бактерии, сине-зеленые водоросли и грибы являются отделами низших растений.

Всю совокупность растительных организмов данной территории планеты любой детальности (региона, района и т.д.) называют флорой, а совокупность животных организмов — фауной.

Флора и фауна данной территории в совокупности составляют биоту. Но эти термины имеют и гораздо более широкое применение. Например, говорят: флора цветковых растений, флора микроорганизмов (микрофлора), микрофлора почв и т. п. Аналогично используется термин «фауна»: фауна млекопитающих, фауна птиц (орнитофауна), микрофауна и т. п. Термин «биота» используют, когда хотят оценить взаимодействие всех живых организмов и среды или, скажем, влияние «почвенной биоты» на процессы почвообразования и др. Ниже приводится общая характеристика флоры и фауны в соответствии с классификацией (табл. 1.1).

Прокариоты являются древнейшими организмами в истории Земли, следы их жизнедеятельности выявлены в отложениях протерозоя, образовавшихся около миллиарда лет назад. В настоящее время их известно около 5000 видов.

Самыми распространенными среди дробянок являются бактерии, и в настоящее время это самые распространенные в биосфере микроорганизмы. Их размеры составляют от десятых долей до двух трех микрометров.

Некоторые из бактерий являются автотрофами, например, серобактерии, которые образуют органическое вещество за счет хемосинтеза на основе серы. Большинство же бактерий — ге-теротрофы, среди которых преобладают сапротрофы, редуценты. Но есть формы, паразитирующие на других организмах, вызывающие болезни у животных, растений, человека.

Бактерии распространены повсеместно, но больше всего их в почвах — сотни миллионов на один грамм почвы, а в черноземах — более двух миллиардов.

Микрофлора почв весьма разнообразна. Здесь бактерии выполняют различные функции и подразделяются на следующие физиологические группы: бактерии гниения, нитрофицирующие, азотификсирующие, серобактерии и др. Среди них есть аэробные и анаэробные формы.

В результате эрозии почв бактерии попадают в водоемы. В прибрежной части их до 300 тыс. в 1 мл, с удалением от берега и с глубиной их количество снижается до 100-200 особей на 1 мл.

В атмосфере воздуха бактерий значительно меньше.

Широко распространены бактерии в литосфере ниже почвенного горизонта. Под почвенным слоем их всего на порядок меньше, чем в почве. Бактерии распространяются на сотни метров в глубину земной коры и даже встречаются на глубине двух и более тысяч метров.

Сине-зеленые водоросли сходны по строению с бактериальными клетками, являются фотосинтезирующими автотрофами. Обитают преимущественно в поверхностном слое пресноводных водоемов, хотя есть и в морях. Продуктом их метаболизма являются азотистые соединения, способствующие развитию других планктонных водорослей, что при определенных условиях может привести к «цветению» воды и к ее загрязнению, в том числе и в водопроводных системах.

Эукариоты — это все остальные организмы Земли. Самые распространенные среди них — растения, которых около 300 тыс. видов.

Растения — это практически единственные организмы, которые создают органическое вещество за счет физических (неживых) ресурсов — солнечной инсоляции и химических элементов, извлекаемых из почв (комплекс биогенных элементов). Все остальные питаются уже готовой органической пищей. Поэтому растения как бы создают, продуцируют пищу для всего остального животного мира, т.е. являются продуцентами.

Все одноклеточные и многоклеточные формы растений имеют, как правило, автотрофное питание за счет процессов фотосинтеза.

Водоросли — это большая группа растений, живущих в воде, где они могут либо свободно плавать, либо прикрепляться к субстрату. Водоросли — это первые на Земле фотосинтезирующие организмы, которым мы обязаны появлением кислорода в ее атмосфере. Кроме того, они способны усваивать азот, серу, фосфор, калий и другие компоненты непосредственно из воды, а не из почвы.

Остальные, более высокоорганизованные растения — обитатели суши. Они получают из почвы посредством корневой системы питательные элементы, которые транспортируются через стебель в листья, где берут начало процессы фотосинтеза. Лишайники, мхи, папоротникообразные и цветковые растения являются одним из важнейших элементов географического ландшафта, доминируют здесь цветковые, которых более 250 тыс. видов. Растительность суши — главный генератор кислорода, поступающего в атмосферу, и ее бездумное уничтожение оставит животных и человека не только без пищи, но и без кислорода.

Грибы — низшие организмы, не содержат хлорофилла, размеры от микроскопических до крупных, типа дождевиков, насчитывается их более 100 тыс. видов. Тело гриба состоит из нитчатых образований, которые формируют грибницу, или мицелий. Все грибы — гетеротрофные организмы, среди которых имеются и сапрофиты, и паразиты. Около трех четвертей всех грибов — сапрофиты, питающиеся гниющими растениями, некоторые грибы паразитируют на растениях и единичные — на животных. Большую пользу растениям приносят грибы-симбиотиты, которые органически связаны с растениями: они помогают усваивать труднодоступные вещества гумуса, содействуют своими ферментами обмену веществ, связывают свободный азот, и т. д.

Низшие почвенные грибы играют основную роль в процессах почвообразования.

Животные представлены большим разнообразием форм и размеров, их более 1.7 млн видов. Все царство животных — это гетеротрофные организмы, консументы.

Наибольшее количество видов и наибольшая численность особей у членистоногих. Насекомых, например, столько, что на каждого человека их приходится более 200 млн особей. На втором месте по количеству видов стоит класс моллюсков, но их численность значительно меньше, чем насекомых. Третье место по числу видов занимают позвоночные, среди которых млекопитающие составляют примерно десятую часть, а половина всех видов приходится на рыб.

Значит, большая часть видов позвоночных формировалась в водных условиях, а насекомые — это сугубо животные суши.

Насекомые развивались на суше в тесной связи с цветковыми растениями, являясь их опылителями. Эти растения появились позже других видов, но более половины видов всех растений приходится на цветковые. Видообразование в этих двух классах организмов неслучайно и находится сейчас в тесной взаимосвязи.

Если сравнить количество видов сухопутных организмов и водных, то это соотношение будет примерно одинаково и для растений, и для животных: количество видов на суше — 92-93%, в воде — 7-8%, значит, выход организмов на сушу дал мощный толчок эволюционному процессу в направлении увеличения видового разнообразия, что ведет к повышению устойчивости природных сообществ организмов и экосистем в целом.

Контрольные вопросы

1. Какие уровни биологической организации являются объектами изучения экологии?
2. Биогеоценоз и экосистема — сходство и различия.
3. Как подразделяются организмы по характеру источника питания и по экологическим функциям в биотических сообществах?
4. Какое значение имеют гомеостатические процессы и адаптация для взаимодействия организма с окружающей средой?
5. Какое значение имеют метаболические процессы автотрофов для биоты Земли?
6. В чем суть биогенетического закона?
7. В чем особенность современной классификации организмов?
8. На какие две крупные совокупности организмов подразделяется биота?

ГЛАВА 2

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ

§ 1. Понятие о среде обитания и экологических факторах

Среда обитания организма — это совокупность абиотических и биотических условий его жизни. Свойства среды постоянно меняются, и любое существо, чтобы выжить, приспосабливается к этим изменениям.

Земной биотой освоены три основные среды обитания: водная, наземно-воздушная и почвенная вместе с горными породами приповерхностной части литосферы. Биологи еще часто выделяют четвертую среду жизни — сами живые организмы, заселенные паразитами и симбионтами.

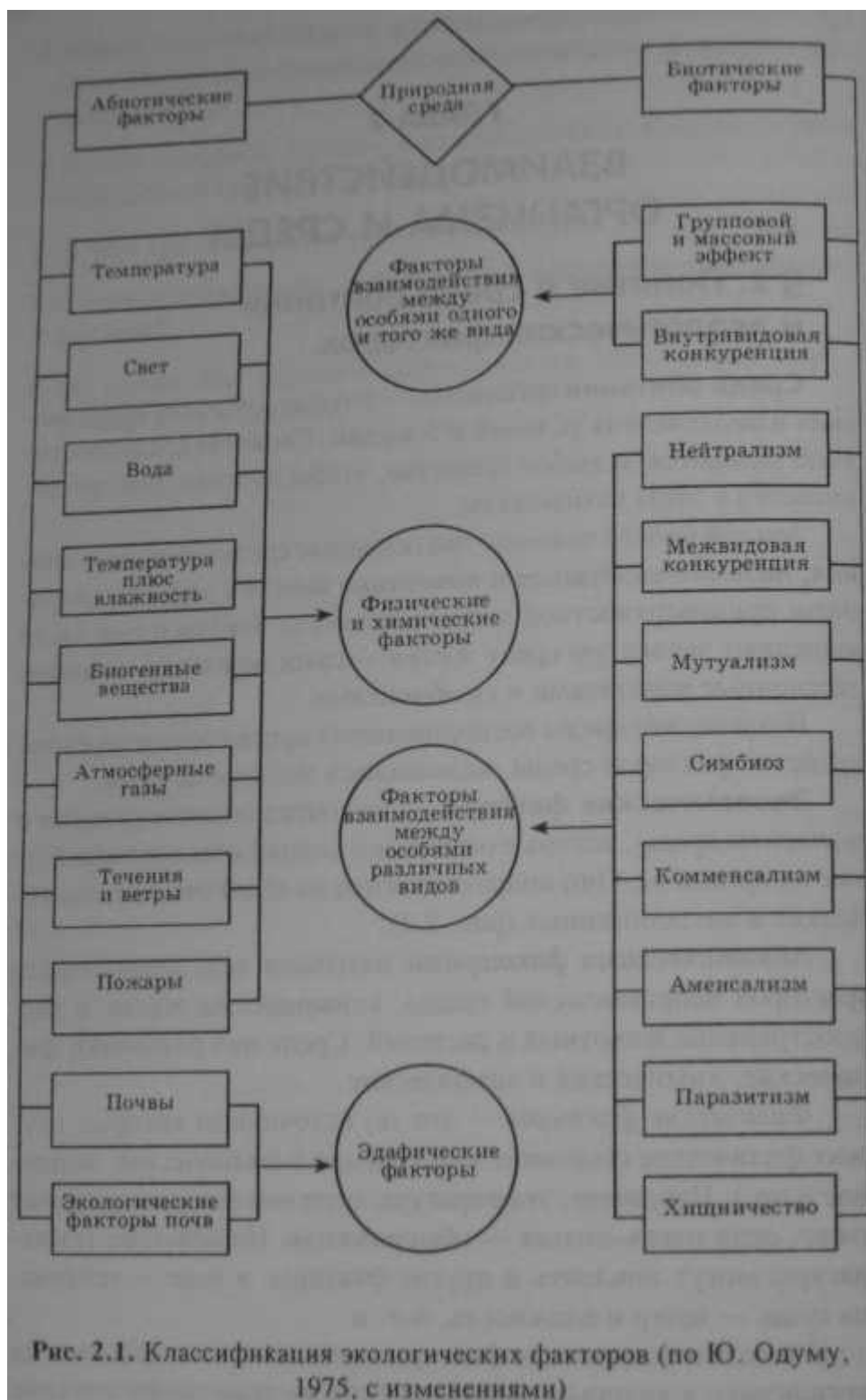
Воздействие среды воспринимается организмами через посредство факторов среды, называемых экологическими.

Экологические факторы — это определенные условия и элементы среды, которые оказывают специфическое воздействие на организм. Они подразделяются на абиотические, биотические и антропогенные (рис. 2.1).

Абиотическими факторами называют всю совокупность факторов неорганической среды, влияющих на жизнь и распространение животных и растений. Среди них различают физические, химические и эдафические.

Физические факторы — это те, источником которых служит физическое состояние или явление (механическое, волновое и др.). Например, температура, если она высокая, вызовет ожог, если очень низкая — обморожение. На действие температуры могут повлиять и другие факторы: в воде — течение, на суше — ветер и влажность, и т. п.

Но есть и физические факторы глобального воздействия на организмы, к которым относятся естественные геофизические поля Земли (Трофимов, Зилинг, 2002). Хорошо известно, на-



пример, экологическое воздействие магнитного, ояектрома*** нитиого, радиоактивного и других полей нашей планеты.

Химические факторы — это те, которые происходит от химического состава среды. Например, соленость воды. Если она высокая, жизнь в водоёме может вовсе отсутствовать (Мертвое море), но в то же время в пресной воде не могут жить большинство морских ортанизмов. От достаточности содержания кислорода зависит жизнь животных на суше и в воде, и т. п.

Эдафические факторы, т. е. почвенные, — это сов физических и механических свойств почв и горны

воздействие как на организмы, живущие в них, т. е.; те, для которых они являются средой обитания, так и на корневую систему растений. Хорошо известно влияние химических компонентов (биогенных элементов), температуры, влажности, структуры почв, содержания гумуса и т. п. на рост и развитие растений.

Однако не только абиотические факторы влияют на организмы. Организмы образуют сообщества, где им приходится бороться за пищевые ресурсы, за обладание определенными пастбищами или территорией охоты, т. е. вступать в конкурентную борьбу между собой. При этом проявляются хищничество, паразитизм и другие сложные взаимоотношения как на внутривидовом, так и, особенно, на межвидовом уровне. Это уже факторы живой природы, или биотические факторы.

Биотические факторы — совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на жизнедеятельность других, а также на неживую среду обитания (Хрусталеv и др., 1996). В последнем случае речь идет о способности самих организмов в определенной степени влиять на условия обитания. Например, в лесу под влиянием растительного покрова создается особый микроклимат, или микросреда, где по сравнению с открытым местообитанием создается свой температурно-влажностный режим: зимой здесь на несколько градусов теплее, летом — прохладнее и влажнее. Особая микросреда возникает также в дуплах деревьев, в норах, в пещерах и т. п.

Особо следует отметить условия микросреды под снежным покровом, которая имеет уже чисто абиотическую природу. В результате утепляющего действия снега, которое наиболее эффективно при его толщине не менее 50–70 см, в его основании, примерно в 5-сантиметровом слое, живут зимой мелкие животные-грызуны, так как температурные условия для них здесь благоприятны (от 0 до -2°C). Благодаря этому же эффекту сохраняются под снегом всходы озимых злаков — ржи, пшеницы. В снегу от сильных морозов прячутся и крупные животные — олени, лоси, волки, лисицы, зайцы и др. — ложась в снег для отдыха.

Внутривидовые взаимодействия между особями одного и того же вида складываются из группового и массового эффектов и внутривидовой конкуренции. Групповой и массовый эффекты — термины, предложенные Д.Б. Грассе (1944), обозначают объединение животных одного вида в группы по две или более особей, и эффект, вызванный перенаселением среды. В настоящее время чаще всего эти эффекты называются демографическими факторами. Они характеризуют динамику численности и плотность групп организмов на популяционном уровне, в основе которой лежит внутривидовая конкуренция, которая в корне отличная от межвидовой. Она проявляется в основном в территориальном поведении животных, которые защищают места своих гнездовых и известную площадь в округе. Таковы многие птицы и рыбы.

Межвидовые взаимоотношения значительно более разнообразны (см. рис. 2.1). Два живущие рядом вида могут вообще никак не влиять друг на друга

могут влиять и благоприятно, и неблагоприятно. Возможные типы комбинаций и отражают различные виды взаимоотношений:

нейтрализм — оба вида независимы и не оказывают никакого действия друг на друга;

конкуренция — каждый из видов оказывает на другой неблагоприятное воздействие;

мутуализм — виды не могут существовать друг без друга;

протокооперация (содружество) — оба вида образуют сообщество, но могут существовать и раздельно, хотя сообщество приносит им обоим пользу;

комменсализм — один вид, комменсал, извлекает пользу от сожительства, а другой вид — хозяин не имеет никакой выгоды (взаимная терпимость);

аменсализм — один вид угнетает рост и размножение другого — аменсала;

паразитизм — паразитический вид тормозит рост и размножение своего хозяина и даже может вызвать его гибель;

хищничество — хищный вид питается своей жертвой.

Межвидовые отношения лежат в основе существования биотических сообществ (биоценозов).

Антропогенные факторы — факторы, порожденные человеком и воздействующие на окружающую среду (загрязнение, эрозия почв, уничтожение лесов и т. д.), рассматриваются в прикладной экологии (см. «Часть II» настоящего учебника).

Среди абиотических факторов довольно часто выделяют климатические (температура, влажность воздуха, ветер и др.) и гидрографические — факторы водной среды (вода, течение, соленость и др.).

Большинство факторов качественно и количественно изменяются во времени. Например, климатические — в течение суток, сезона, по годам (температура, освещенность и др.).

Факторы, изменения которых во времени повторяются регулярно, называют периодическими. К ним относятся не только климатические, но и некоторые гидрографические — приливы и отливы, некоторые океанские течения. Факторы, возникающие неожиданно (извержение вулкана, нападение хищника и т. п.), называются непериодическими.

Подразделение факторов на периодические и непериодические (Мончадский, 1958) имеет очень важное значение при изучении приспособленности организмов к условиям жизни.

§ 2. Основные представления об адаптациях организмов

Адаптация (лат. «приспособление») — приспособление организмов к среде. Этот процесс охватывает строение и функции организмов (особей, видов, популяций) и их органов. Адаптация всегда развивается под воздействием трех основных факторов — изменчивости, наследственности и естественного отбора (равно как и искусственного — осуществляемого человеком). Основные адаптации организмов к факторам внешней среды наследственно обусловлены. Они формировались на историко-эволюционном пути биоты и изменялись вместе с изменчивостью экологических факторов. Организмы

адаптированы к постоянно действующим периодическим факторам, но среди них важно различать первичные и вторичные.

Первичные — это те факторы, которые существовали на Земле еще до возникновения жизни: температура, освещенность, приливы, отливы, естественные геофизические поля и др. Адаптация организмов к этим факторам наиболее древняя и наиболее совершенная.

Вторичные периодические факторы являются следствием изменения первичных: влажность воздуха, зависящая от температуры; растительная пища, связанная с цикличностью в развитии растений; ряд биотических факторов внутривидового влияния и др. Они возникли позднее первичных, и адаптация к ним не всегда четко выражена.

В нормальных условиях в местообитании должны действовать только периодические факторы, непериодические — отсутствовать.

Непериодические факторы обычно воздействуют катастрофически: могут вызвать болезни или даже смерть живого организма. Человек использовал это в своих интересах, искусственно вводя непериодические факторы: например, химическая отравка уничтожает вредные для него организмы: паразитов, вредителей сельхозкультур, болезнетворные бактерии, вирусы и т. п. Но оказалось, что длительное воздействие этого фактора также может вызвать адаптацию к нему: насекомые адаптировались к ДДТ, бактерии и вирусы — к антибиотикам, и т. д.

Источником адаптации являются генетические изменения в организме — мутации, возникающие как под влиянием естественных факторов на историко-эволюционном этапе, так и в результате искусственного влияния на организм. Мутации разнообразны, и их накопление может даже привести к де-

И) рациональным явлениям, но благодаря отбору мутации и их комбинирование приобретают значение «ведущего творческого фактора адаптивной организации живых форм» (БСЭ. Т. I. 1970).

На историко-эволюционном пути развития на организмы действуют абиотические и биотические факторы в комплексе. Известны как успешные адаптации организмов к этому комплексу факторов, так и «безуспешные», т. е. вместо адаптации вид вымирает.

Прекрасный пример успешной адаптации — эволюция лошади в течение примерно 60 млн лет от низкорослого предка до современного красивейшего быстрого животного с высотой в холке до 1,6 м. Противоположный этому пример — сравнительно недавнее (десятки тысяч лет назад) вымирание мамонтов. Высокоаридный, субарктический климат последнего оледенения привел к исчезновению растительности, которой питались эти животные, кстати, хорошо приспособленные к низким температурам (Величко, 1970). Кроме того, высказываются мнения, что в исчезновении мамонта «повинен» и первобытный человек, которому тоже надо было выжить: мясо мамонтов употреблялось им в качестве пищи, а шкура спасала от холода.

В приведенном примере с мамонтами недостаток растительной пищи вначале ограничивал численность мамонтов, а ее исчезновение привело к их гибели. Растительная пища выступала здесь в виде лимитирующего фактора. Эти факторы играют важнейшую роль в выживании и адаптации организмов.

§ 3. Лимитирующие факторы

Впервые на значение лимитирующих факторов указал немецкий агрохимик Ю. Либих в середине XIX в. Он установил закон минимума: урожай (продукция) зависит от фактора, находящегося в минимуме. Если в почве полезные компоненты в целом представляют собой уравновешенную систему и только какое-то вещество, например фосфор, содержится в количествах, близких к минимуму, то это может снизить урожай. Но оказалось, что даже те же самые минеральные вещества, очень полезные при оптимальном содержании их в почве, снижают урожай, если они в избытке. Значит, факторы могут быть лимитирующими, находясь и в максимуме.

Таким образом, лимитирующими экологическими факторами следует называть такие факторы, которые ограничивают развитие организмов из-за недостатка или их избытка по сравнению с потребностью (оптимальным содержанием). Их иногда называют ограничивающими факторами.

Что касается закона минимума Ю. Либиха, то он имеет ограниченное действие и только на уровне химических веществ. Р. Митчерлих показал, что урожай зависит от совокупного действия всех факторов жизни растений, включая температуру, влажность, освещенность и т. д.

Различия в совокупном и изолированном действиях относятся и к другим факторам. Например, с одной стороны, действие отрицательных температур усиливается ветром и высокой влажностью воздуха, но, с другой — высокая влажность ослабляет действие высоких температур, и т. д. Однако, несмотря на взаимовлияние факторов, все-таки они не могут заменить друг друга, что и нашло отражение в законе независимости факторов В. Р. Вильямса: условия жизни равнозначны, ни один из факторов жизни не может быть заменен другим. Например, нельзя действие влажности (воды) заменить действием углекислого газа или солнечного света, и т. д.

Наиболее полно и в наиболее общем виде всю сложность влияния экологических факторов на организм отражает закон толерантности В. Шелфорда: отсутствие или невозможность процветания определяется недостатком (в качественном или количественном смысле) или, наоборот, избытком любого из ряда факторов, уровень которых может оказаться близким к пределам переносимого данным организмом. Эти два предела называют пределами толерантности.

Относительно действия одного фактора можно проиллюстрировать этот закон так: некий организм способен существовать при температуре от -5°C до 25°C , т. е. диапазон его толерантности лежит в пределах этих температур. Организмы, для жизни которых требуются условия, ограниченные узким диапазоном толерантности по величине температуры, называют stenothermными («стено» — узкий), а способных жить в широком диапазоне температур — eurythermными («эври» — широкий) (рис. 2.2).



Подобно температуре действуют и другие лимитирующие факторы, а организмы по отношению к характеру их воздействия называют, соответственно, стенобионтами и эврибионтами. Например, говорят: организм стенобионтен по отношению к влажности, или эврибионтен к климатическим факторам, и т. п. Организмы, эврибионтные к основным климатическим факторам, наиболее широко распространены на Земле.

Диапазон толерантности организма не остается постоянным — он, например, сужается, если какой-либо из факторов близок к какому-либо пределу, или при размножении организма, когда многие факторы становятся лимитирующими. Значит, и характер действия экологических факторов при определенных условиях может меняться, т. е. он может быть, а может и не быть лимитирующим. При этом нельзя забывать, что организмы и сами способны снизить лимитирующее действие факторов, создав, например, определенный микроклимат (микросреду). Здесь возникает своеобразная компенсация факторов, которая наиболее эффективна на уровне сообществ, реже — на видовом уровне.

Такая компенсация факторов обычно создает условия для физиологической акклиматизации вица-эврибиота, имеющего широкое распространение, который, акклиматизируясь в данном конкретном месте, создает своеобразную популяцию, эко-тип, пределы толерантности которой соответствуют местным условиям. При более глубоких адаптационных процессах здесь могут появиться и генетические расы.

Итак, в природных условиях организмы зависят от состояния критических физических факторов, от содержания необходимых веществ и от диапазона толерантности самих организмов к этим и другим компонентам среды.

§ 4. Значение физических и химических факторов среды в жизни организмов Влияние температуры на организмы

Температура — важнейший из ограничивающих (лимитирующих) факторов. Пределами толерантности для любого вида являются максимальная и минимальная летальные температуры, за пределами которых вид смертельно поражают жара или холод (рис. 2.3). Если не принимать во внимание некоторые уникальные исключения, все живые существа

температуре между 0 и 50 °С, что обусловлено свойствами протоплазмы клеток.

На рис. 2.3 показаны температурные пределы жизни видовой группы, популяции. В «оптимальном интервале» организмы чувствуют себя комфортно, активно размножаются и численность популяции растет. К граничным участкам температурного предела жизни — «пониженной жизнедеятельности» — организмы чувствуют себя угнетенно. При дальнейшем похо-

лодании в пределах «нижней границы стойкости» или увеличении жары в пределах «верхней границы стойкости» организмы попадают в «зону смерти» и погибают.



Этим примером иллюстрируется общий закон биологической стойкости (по Ламотту), применимый к любому из важных лимитирующих факторов. Величина «оптимального интервала» характеризует «величину» стойкости организмов, т. е. величину их толерантности к этому фактору, или «экологическую валентность».

Адаптационные процессы у животных по отношению к температуре привели к появлению пойкилотермных и гомойотермных животных. Подавляющее большинство животных являются пойкилотермными, т.е. температура их собственного тела меняется с изменением температуры окружающей среды: земноводные, пресмыкающиеся, насекомые и др. Значительно меньшая часть животных — гомойотермные, т. е. имеют постоянную температуру тела, независимую от температуры внешней среды: млекопитающие (в том числе и человек), имеющие температуру тела 36-37 °С, и птицы с температурой тела 40 °С.

Активную жизнь при температуре ниже нуля могут вести только гомойотермные животные. Пойкилотермные хотя выдерживают температуру значительно ниже нуля, но при этом теряют под

порядка 40 °С, т. е. даже ниже температуры свертывания белка, для большинства животных предельна.

Не меньшее значение температура имеет в жизни растений. При повышении температуры на 10 °С интенсивность фотосинтеза увеличивается в два раза, но лишь до 30-35 °С, затем его интенсивность падает, и при 40-45 °С фотосинтез вообще прекращается. При 50 °С большинство наземных растений погибает, что связано с интенсификацией дыхания растений при повышении температуры, а затем его прекращения при 50 °С.

Температура влияет и на ход корневого питания у растений: этот процесс возможен лишь при условии, когда температура почвы на всасывающих участках на несколько градусов ниже температуры наземной части растения. Нарушение этого равновесия влечет за собой угнетение жизнедеятельности растения и даже его гибель.

Известны морфологические приспособления растений к низким температурам, так называемые жизненные формы растений, которые, например, можно выделить по положению почек возобновления растительных видов по отношению к поверхности почвы и к защите, которую они получают от снежного покрова, лесной подстилки, слоя почвы и т. п. Вот некоторые из форм (по Раункеру): эпифиты — растут на других растениях и не имеют корней в почве; фанерофиты (деревья, кустарники, лианы) — их почки остаются над поверхностью снега и нуждаются в защите покровными чешуйками; криптофиты, или геофиты, теряют всю видимую растительную массу и прячут свои почки в клубнях, луковицах или корневищах, скрытых в почве; терофиты — однолетние растения, отмирающие с наступлением неблагоприятного сезона, выживают лишь их семена или споры.

Морфологические адаптации к климатическим условиям жизни, и прежде всего к температурным, наблюдаются также

у животных. Жизненные формы животных одного вида, например, могут сформироваться под воздействием низких температур, от -20 до -40 °С, при которых они вынуждены накапливать питательные вещества и увеличивать массу тела: из всех тигров самый крупный амурский тигр, живущий в наиболее северных и суровых условиях. Эта закономерность именуется правилом Бергмана: у теплокровных животных размер тела особей в среднем больше у популяций, живущих в более холодных частях ареала распространения вида.

Но в жизни животных гораздо большее значение имеют физиологические адаптации, простейшей из которых является акклиматизация — физиологическое приспособление к перенесению жары или холода. Например, борьба с перегревом путем увеличения испарения, борьба с охлаждением у пойкилотермных животных путем частичного обезвоживания своего тела или накопления специальных веществ, понижающих точку замерзания, у гомойотермных — за счет изменения обмена веществ.

Существуют и более радикальные формы защиты от холода — миграция в более теплые края (перелеты птиц; высокогорные серны на зиму переходят на более низкие высоты, и др.), зимовка — впадение в спячку на зимний период (сурок, белка, бурый медведь, летучие мыши: они способны понижать температуру своего тела почти до нуля, замедляя метаболизм и, тем самым, трату питательных веществ).

Большинство животных зимой находится в неактивном состоянии, а насекомые — вообще в неподвижном, остановившись в своем развитии. Это явление называют диапаузой, и она может наступать на разных стадиях развития насекомых — яйца, личинки, куколки и даже на стадии взрослой особи (бабочки, например).

Но многие организмы умеренных широт в этот период ведут активный образ жизни (волки, олени, зайцы и др.), а некоторые даже размножаются (королевские пингвины и др.).

Таким образом, температура, являясь важнейшим лимитирующим фактором, оказывает весьма существенное влияние на адаптационные процессы в организмах и популяциях назем-но-воздушной среды.

Сеет и его роль в жизни организмов

Свет — это первичный источник энергии, без которого невозможна жизнь на Земле. Он участвует в фотосинтезе, обеспечивая создание растительностью Земли органических соединений из неорганических, и в этом его важнейшая энергетическая функция. Но в фотосинтезе участвует лишь часть спектра в пределах от 380 до 760 нм, которую называют областью физиологически активной радиации (ФАР). Внутри нее для фотосинтеза наибольшее значение имеют красно-оранжевые лучи (600-700 нм) и фиолетово-голубые (400-500 нм), наименьшее — желто-зеленые (500-600 нм). Последние отражаются, что и придает хлорофиллоносным растениям зеленую окраску.

Однако свет не только энергетический ресурс, но и важнейший экологический фактор, весьма существенно влияющий на биоту в целом и на адаптационные процессы и явления в организмах.

За пределами видимого спектра и ФАР остаются инфракрасная (ИК) и ультрафиолетовая (УФ) области. УФ-излучение несет много энергии и обладает фотохимическим воздействием — организмы к нему очень чувствительны. ИК-излучение обладает значительно меньшей энергией, легко поглощается водой, но некоторые сухопутные организмы используют его для поднятия температуры тела выше окружающей.

Важное значение для организмов имеет интенсивность освещения. Растения по отношению к освещенности подразделяются на светлюбивые (гелиофиты), тенелюбивые (сциофиты) и теневыносливые.

Первые две группы обладают разными диапазонами толерантности в пределах экологического спектра освещенности. Яркий солнечный свет — оптимум гелиофитов (луговые травы, хлебные злаки, сорняки и др.), слабая освещенность — оптимум тенелюбивых (растения таежных ельников, лесостепных дубрав, тропических лесов). Первые не выносят тени, вторые яркого солнечного света.

Теневыносливые растения имеют широкий диапазон толерантности к свету и могут развиваться как при яркой освещенности, так и в тени.

Свет имеет большое сигнальное значение и вызывает регуляторные адаптации организмов. Одним из самых надежных сигналов, регулирующих активность организмов во времени, является длина дня — фотопериод.

Фотопериодизм как явление — это реакция организма на сезонные изменения длины дня. Длина дня в данном месте, в данное время года всегда одинакова, что позволяет растению и животному определиться на данной широте со временем года, т. е. временем начала цветения, созревания и т. п. Иными словами, фотопериод — это некое «реле времени», или «пусковой механизм», включающий последовательность физиологических процессов в живом организме.

Фотопериодизм нельзя отождествлять с обычными внешними суточными ритмами, обусловленными просто сменой дня и ночи. Однако суточная цикличность жизнедеятельности у животных и человека переходит во врожденные свойства вида, т. е. становится внутренними (эндогенными) ритмами. Но в отличие от изначально внутренних ритмов их продолжительность может не совпадать с точной цифрой — 24 часа — на 15-20 минут, и в связи с этим такие ритмы называют циркадными (в переводе — близкие к суткам).

Эти ритмы помогают организму чувствовать время, и эту способность называют «биологическими часами». Они помогают птицам при перелетах ориентироваться по солнцу и вообще ориентируют организмы в более сложных ритмах природы.

Фотопериодизм, хотя и наследственно закреплен, проявляется лишь в сочетании с другими факторами, например температурой: если в день X холодно, то растение зацветает позже, или в случае с вызреванием — если холод наступает раньше дня X, то, скажем, картофель дает низкий урожай, и т. п. В субтропической и тропической зоне, где длина дня по сезонам года меняется мало, фотопериод не может служить важным экологическим фактором — на смену ему приходит чередование засушливых и дождливых сезонов, а в высокогорье главным сигнальным фактором становится температура.

Так же, как на растениях, погодные условия отражаются на пойкилотермных животных, а гомойотермные отвечают на это изменениями в своем поведении: изменяются сроки гнездования, миграции и др.

Человек научился использовать описанные выше явления. Длину светового дня можно изменять искусственно, тем самым изменяя сроки цветения и плодоношения растений (выращивание рассады еще в зимний период и даже плодов в теплицах), увеличивая яйценоскость кур, и др.

Развитие живой природы по сезонам года происходит в соответствии с биоклиматическим законом, который носит имя Хопкинса: сроки наступления различных сезонных явлений (фенодат) зависят от широты, долготы местности и ее высоты над уровнем моря. Значит, чем севернее, восточнее и выше местность, тем позже наступает вес

Европы на каждом градусе широты сроки сезонных событий наступают через три дня, в Северной Америке — в среднем через четыре дня на каждый градус широты, на пять градусов долготы и на 120 м высоты над уровнем моря.

Знание фенодат имеет большое значение для планирования различных сельхозработ и других хозяйственных мероприятий.

Вода в жизни организмов

Вода физиологически необходима любой протоплазме и с экологической точки зрения является лимитирующим фактором как в наземных, так и в водных местообитаниях, если там ее количество подвержено резким изменениям (приливы, отливы) или происходит ее потеря организмом в сильно соленой воде осмотическим путем.

В наземно-воздушной среде этот абиотический фактор характеризуется величиной количества осадков, влажности, иссушающими свойствами воздуха и доступной площадью водного запаса.

Количество атмосферных осадков обусловлено физико-географическими условиями и неравномерно распределено на земном шаре (рис. 2.4). Но для организмов важнейшим лимитирующим фактором является распределение осадков по сезонам года. В умеренных широтах даже при достаточном количестве годовых осадков их неравномерное распределение может привести к гибели растений от засухи или, наоборот, от переувлажнения. В тропической зоне организмам прихо



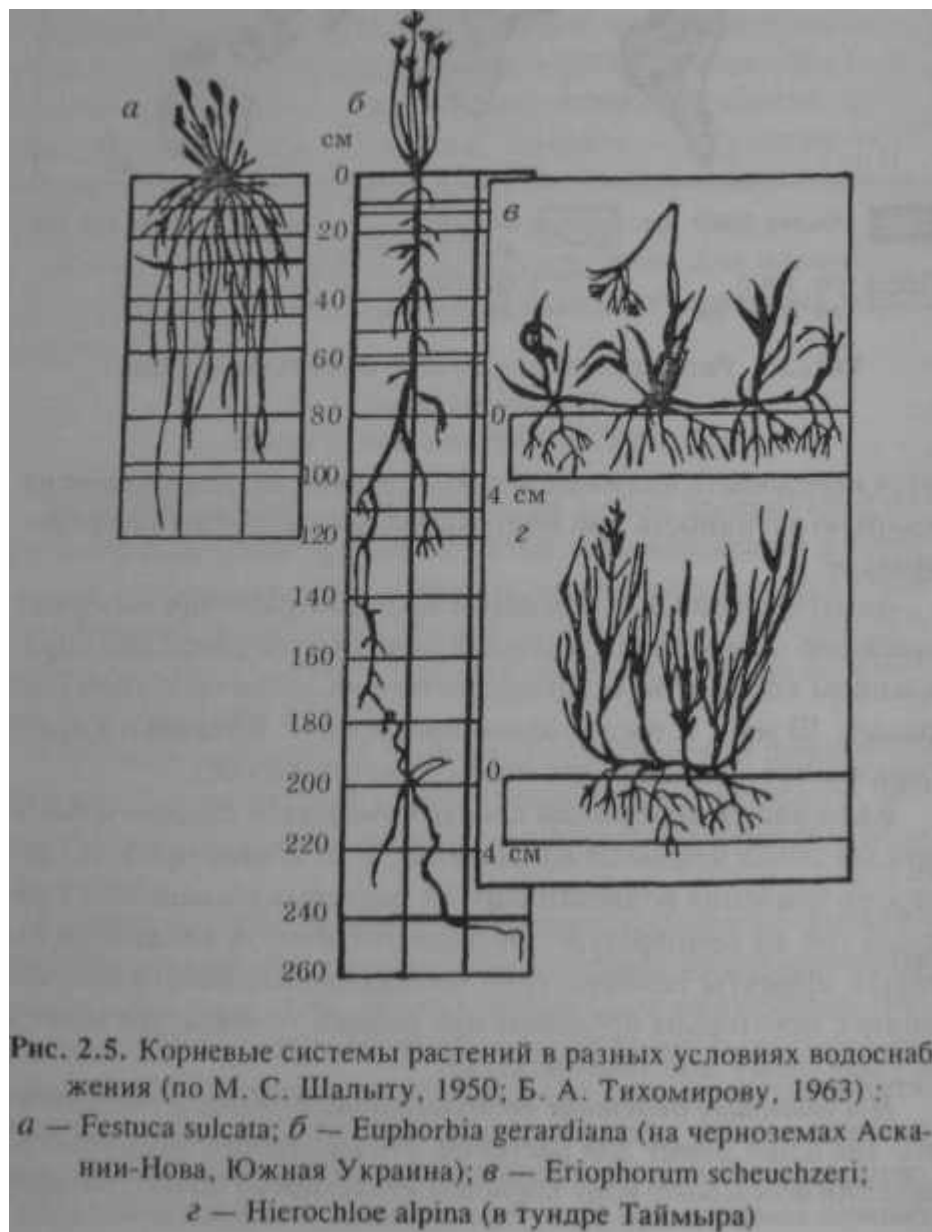
дится переживать влажные и сухие сезоны, регулирующие их сезонную активность при постоянной почти круглый год температуре.

Адаптированные к условиям пустыни растения содержат ингибитор прорастания, который вымывается лишь при определенном количестве осадков, достаточном для вегетации (например, 1С

прорастают. Начинается кратковременное «цветение пустыни» (обычно весной).

Влажность воздушной среды измеряется обычно в показателях относительной влажности, т. е. в виде процента реального давления водяного пара от давления насыщенного пара при той же температуре. Отсюда способность влажности изменять эффекты температуры: понижение влажности по сравнению с некоторым пределом при данной температуре ведет к иссушающему действию воздуха.

Иссушающее действие воздуха наиболее важное экологическое значение имеет для растений. Подавляющее большинство растений всасывает воду корневой системой из почвы. Иссушение почвы затрудняет всасывание. Адаптация растений к этим условиям — увеличение всасывающей силы и активной поверхности корней. Величина этой силы у корней умеренной зоны от 2 до 4-10* Па, а у растений сухих областей — до 6-10* Па. Как только выбрана доступная вода в данном объеме, корни растут далее вглубь и в стороны и корневая система может достигнуть, например, у злаков длины 13 км на 1000 см³ почвы (без корневых волосков) (рис. 2.5).



Вода расходуется на фотосинтез, всего около 0,5% всасывается клетками, а 97-99% ее уходит на транспирацию — испарение через листья. При недостатке воды и питательных веществ рост растений пропорционален транспирации, а ее эффективность будет наивысшей. Эффективность транспирации — это отношение прироста вещества (чистой продукции) к количеству транспирированной воды. Измеряется в граммах сухого вещества на 1000 см³ воды. Для большинства растений она равна двум, т. е. на получение каждого грамма живого вещества тратится 500 г воды, даже для большинства засухоустойчивых. Основная форма адаптации — не снижение транспирации, а прекращение роста в период засухи.

В нижних ярусах тропических дождевых лесов, где 100%-ная относительная влажность, есть растения с приспособлениями для потери воды, а в пустынях у некоторых растений водный баланс не нарушается даже в период непродолжительной засухи, ит. д. В зависимости от способов адаптации растений к влажности выделяют несколько экологических групп, например: гигрофиты — наземные растения, живущие в очень

условиях повышенной влажности (рис, папирус); мезофиты — переносят незначительную засуху (древесные растения различных климатических зон, травянистые растения дубрав, большинство культурных растений и др.); ксерофиты — растения сухих степей и пустынь, способные накапливать влагу в мясистых листьях и стеблях — суккуленты (алоэ, кактусы и др.), а также обладающие большой всасывающей силой корней и способные снижать транспирацию с узкими мелкими листьями — склерофиты;

Среди суккулентов наблюдается явление конвергенции — растения, относящиеся к разным видам, имеют практически одинаковую форму: у африканского молочая и кактуса шарообразная форма (рис. 2.6), обеспечивающая наименьшую поверхность испарения.

Доступный запас воды, т. е. такой воды, которую способна поглощать корневая система растений, зависит прежде всего от количества осадков в данном районе и водопроницаемости поверхностных отложений. Даже при большом количестве осадков высокая проницаемость песчаных и песчано-гравийных

отложений приведет к быстрой фильтрации воды в глубину, осушая почву.

В случае, если естественный источник не обеспечивает достаточный запас доступной влаги, прибегают к искусственным способам его пополнения — орошению с помощью устройства ирригационных систем.



Рис. 2.6. Конвергенция растений:
а — молочай пухлый; б — астрофитум козлорогий

У животных по отношению к воде выделяются свои экологические группы: гигрофилы (влаголюбивые) и ксерофилы (сухолобивые), а также промежуточная группа — мезофилы. Способы регуляции водного баланса у них поведенческие, морфологические и физиологические.

К поведенческим способам относятся перемещение в более влажные места, периодическое посещение водопоя, переход к ночному образу жизни и др. К морфологическим адаптациям — приспособления, задерживающие воду в теле: раковины наземных улиток, роговые покровы у рептилий, и др. Физиологические приспособления направлены на образование метаболической воды, являющейся результатом обмена веществ и позволяющей обходиться без питьевой воды. Она широко используется насекомыми и часто такими животными, как верблюд, овца, собака, которые могут выдержать потерю воды в количестве, соответственно, 27, 23 и 17%. Человек погибает уже при 10%-ной потере воды. Пойкилоте

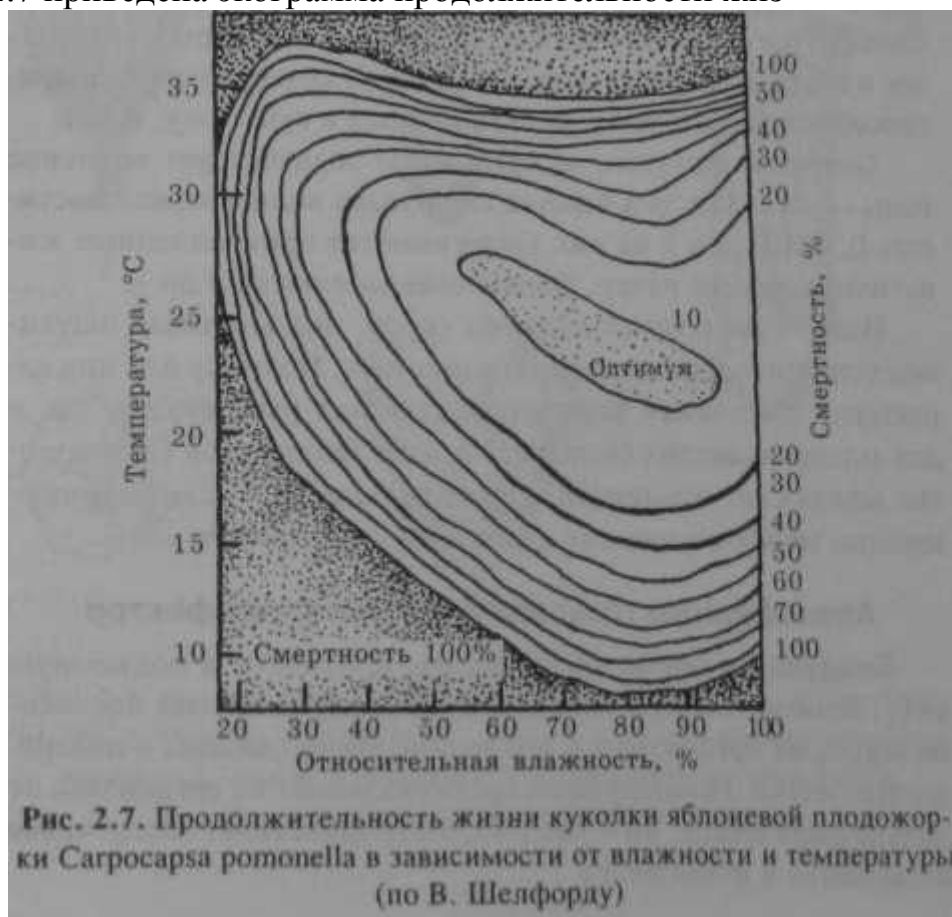
выносливы, так как им не приходится использовать воду на охлаждение, как теплокровным.

Совместное действие температуры и влажности

Температура и влажность, действуя в непрерывном единстве, определяют «качество» климата: высокая влажность в течение года сглаживает сезонные колебания температур — это морской климат, высокая сухость воздуха приводит к резким колебаниям температур — континентальный климат. Разнообразие климата на просторах России создает большое разнообразие экологических условий, и, как следствие, флора и фауна нашей страны отличаются широким видовым разнообразием и пока еще остаются одними из богатейших в мире.

Температура и влажность достаточно надежно оцениваются количественно, и поскольку они являются определяющими из всех внешних лимитирующих факторов, то с их воздействием легко коррелируется большинство экологических явлений в животном и растительном мире.

На рис. 2.7 приведена экограмма продолжительности жиз-



ни насекомого — яблоневой плодовой мушки. Кривые соединяют точки с одинаковой продолжительностью жизни или соответствуют равным смертям. Как видно из рисунка, смертность ничтожна при температуре 24 °С и 70%-ной относительной влажности. Такие экограммы можно построить для любых вредных насекомых в данной местности, например, комаров, хлопкового долгоносика и т. п. По этим данным можно прогнозировать их активность и направление борьбы биологическими методами — экологически наиболее

Водная среда

Здесь основные экологические факторы — течения и волнения в реках, морях, океанах, действующие практически постоянно. Они могут косвенно влиять на организм, изменяя ионный состав и минерализацию воды, тем самым изменяя состав и концентрацию питательных веществ, а также оказывать и прямое действие, вызывающее адаптации животных и растений к течению. Например, рыбы в спокойных реках имеют сплюснутое с боков тело (лещ, плотва), а в быстрых — округлое в сечении (форель), водоросли также морфологически приспособлены к течениям, прикрепляются к субстрату, и т. п.

Особенно ощутимо на организмы воздействует волнение воды — на скалистых берегах сила удара волны может достигать 0,3 МПа, но и на них удерживаются прикрепленные животные (усоногие рачки, брюхоногие моллюски и др.).

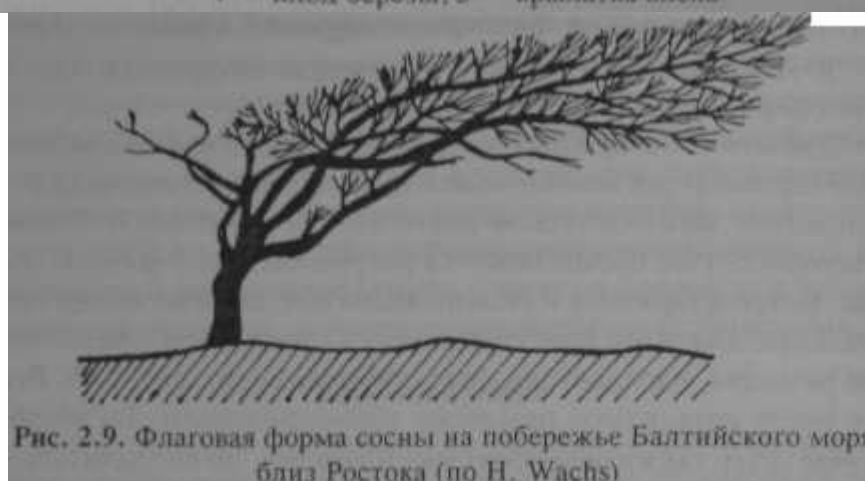
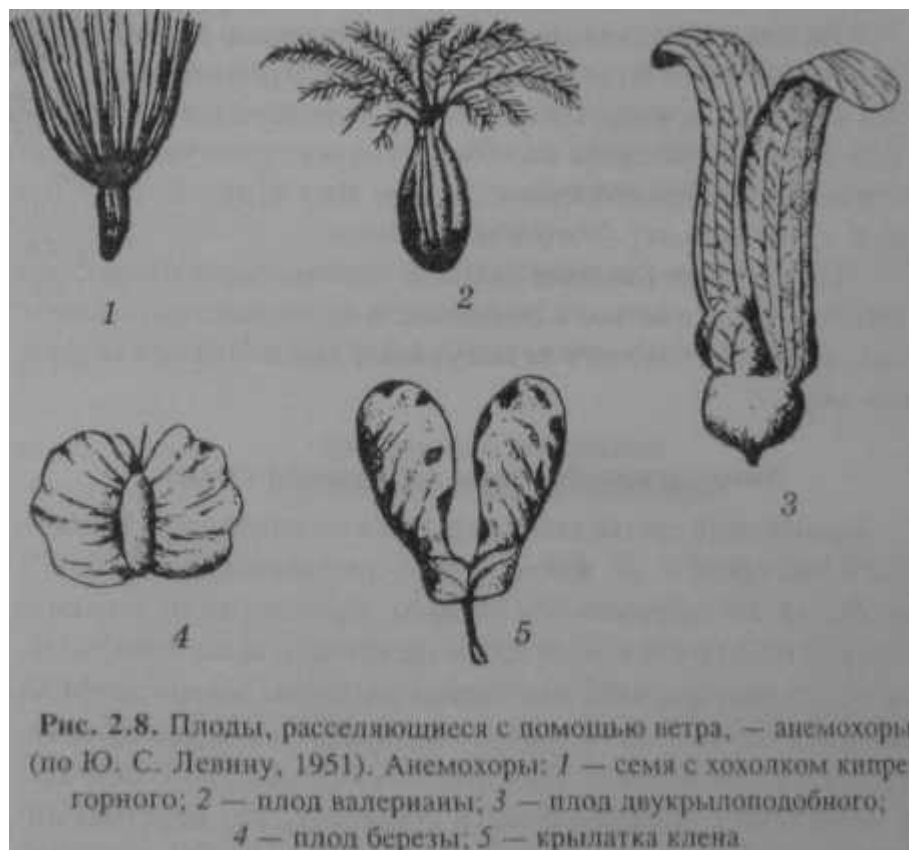
Вода — достаточно плотная среда, оказывающая ощутимое сопротивление движению животных. Поэтому для них характерна обтекаемая форма тела, как для рыб (акула), так и для млекопитающих (дельфин) и даже моллюсков (головоногие моллюски: осьминоги, каракатицы и др.). Самые совершенные морфологические адаптации у дельфина.

Атмосферные газы как экологический фактор

Воздушная среда имеет малые плотности и подъемную силу, незначительную опорность. Поэтому в ней нет постоянно живущих организмов и все ее обитатели связаны с поверхностью земли. Но воздушная среда оказывает на организмы не только физическое, но и химическое воздействие, обеспечивая их дыхание и фотосинтез.

Физически* факторы воздушной среды К этим факторам относятся движение воздушных масс и атмосферное давление,

Движение воздушных масс может быть в виде их пассивного перемещения конвективной природы или в виде ветра -вследствие циклонической деятельности атмосферы Земли. В первом случае обеспечивается расселение спор, пыльцы, семян, микроорганизмов и мелких животных, которые имеют специальные для этого приспособления — анемохоры: очень мелкие размеры, парашютовидные придатки и др. (рис. 2.8). Всю эту массу организмов называют аэропланктоном. Во втором случае ветер также переносит аэропланктон, но на значительно большие расстояния, при этом может перенести и загрязняющие вещества в новые зоны, и т. п.



Ветер, подобно течениям в реках, может оказывать и прямое воздействие на растения, например на их рост (рис. 2.9), угнетающее действие на активность животных, например птиц.

Низкая сопротивляемость воздуха движению различных тел в ходе эволюции была использована для перемещения многими животными, вплоть до рептилий. Сейчас около 75% наземных видов различными способами (мускульные усилия, планирование) приспособлены к полету. Для птиц, летучих мышей и других полет — это поиск добычи.

Атмосферное давление оказывает весьма существенное экологическое воздействие в особенности на позвоночных животных, которые из-за этого не могут жить выше 6000 м над уровнем моря.

Химические факторы воздушной среды

Химический состав атмосферы весьма однороден: азота — 78,8%, кислорода — 21, аргона — 0,9; углекислого газа — 0,03% по об

данным, концентрации диоксида углерода (CO_2) и кислорода (O_2) в значительной степени лимитирующие факторы даже в наземных условиях: содержание CO_2 находится где-то в минимуме, а кислорода — в максимуме толерантности растений по этим факторам (Ю. Одум, 1986). Тем не менее пока в приземной части атмосферы нет перетока кислорода или избытка диоксида углерода (хотя по CO_2 есть данные об увеличении ее содержания).

В почвах и подстилающих их породах, вплоть до уровня грунтовых вод (в зоне аэрации) углекислого газа уже 10%, а кислород становится лимитирующим фактором для аэробов-редуцентов, что приводит к замедлению разложения отмершей органики.

В воде кислорода в 20 раз меньше, чем в атмосфере, и здесь он является лимитирующим фактором. Источники его — диффузия из атмосферного воздуха и фотосинтез водных растений (водорослей), а растворению способствуют понижение температуры, ветер и волнения воды. Лимитирующее действие CO_2 в воде выражено не явно, но известно, что высокое его содержание ведет к гибели рыб и других животных.

При растворении CO_2 в воде образуется слабая угольная кислота H_2CO_3 , легко образующая карбонаты и бикарбонаты. Карбонаты — источник питательных веществ для построения раковин и костной ткани и хороший буфер для поддержания водородного показателя (pH) водной среды на нейтральном уровне.

Важность последнего обстоятельства состоит в том, что для гидробионтов интервал толерантности по pH столь узок, что даже незначительные отклонения от оптимума приводят организм к гибели. Это связано с нарушением очень тонкой системы ферментной регуляции в организме.

Поскольку величина pH пропорциональна количеству CO_2 в воде, то ее измерение позволяет судить о скорости общего метаболизма водной экосистемы (гидроэкосистемы).

Биогенные вещества как экологические факторы

Биогенные соли и элементы, как это показал еще Ю. Ли-бих в XIX в., являются лимитирующими факторами и ресурсами среды для организмов. Одни из элементов требуются организмам в относительно больших количествах, поэтому их называют макроэлементами, другие тоже жизненно необходимы организмам, но в очень малых, как говорят, следовых количествах — их называют биогенными микроэлементами. Растения получают их, как правило, из почвы, реже — из воды, а животные и человек — с пищей.

Биогенные макроэлементы

Первостепенное значение среди них имеют фосфор и азот в доступной для организмов форме. Фосфор — это важнейший и необходимый элемент протоплазмы, а азот входит во все белковые молекулы.

Основной источник азота — атмосферный воздух, а фосфора — лишь горные породы и отмершие организмы. Азот фиксируется большинством растительных и гетеротрофных организмов и включается в биологический круговорот. Фосфора в организме содержится в г.

больше, чем в исходных природных источниках, и именно поэтому так велика его лимитирующая роль. Ю. Одум (1975) приводит пример с желтком яйца утки, в одном грамме которого фосфора содержится больше в $9 \cdot 10^6$ раз, чем в одном грамме воды реки Колумбии, из которой птица получает пищу.

Недостаток фосфора по своему влиянию на продуктивность биоты стоит на втором месте после воды.

Лишь немногим по своему значению этим элементам уступают калий, кальций, сера и магний. Калий входит в состав клеток, играет важнейшую роль в осмотических процессах, в работе нервной системы животных и человека, способствует росту растений, и т. д. Кальций является составной частью раковин и костей животных, необходим растениям, и т. д. Сера входит в состав некоторых аминокислот, коферментов, витаминов, обеспечивает хемосинтез, и др. Магний — необходимая часть молекул хлорофилла, входит в состав рибосом растений и животных и др.

Биогенные микроэлементы

Биогенные микроэлементы входят в состав ферментов и нередко бывают лимитирующими факторами. Для растений в первую очередь необходимы: железо, марганец, медь, цинк, бор, кремний, молибден, хлор, ванадий и кобальт. Если в этом наборе, например, нехватка Mn, Fe, Cl, Zn и V, то не будет полноценным процесс фотосинтеза, а если не будет Mo, B, Co и Fe, то нарушится азотный обмен, и т. п. Эти же микроэлементы необходимы животным и человеку. Их недостаток (или избыток при загрязнении) вызывает болезни.

Граница между макро- и микроэлементами довольно условна: например, натрия животным требуется во много раз больше, чем растениям, для которых натрий часто вносят в список микроэлементов.

Естественные геофизические поля как экологические факторы

Свойство геофизических полей литосферы оказывать влияние на состояние биоты (включая человека) отражают геофизическую экологическую функцию литосферы. Геофизические ритмы воздействовали на живые организмы на протяжении всей истории существования биоты, т. е. они являются первичными периодическими экологическими факторами. Адаптации к таким факторам организмов (см. гл. 2, § 2) весьма совершенны, и поэтому «жизненные процессы в биоте оказались целиком подчиненными этим ритмам» (Трофимов, Зилинг, 2002).

Известно прямое воздействие магнитного поля Земли на эволюцию животных и человека. Например, сопоставление размеров их скелетов с вариациями магнитного поля показало, что размеры скелета животных и человека увеличиваются в периоды уменьшения интенсивности магнитного поля в 8000-летнем цикле.

В настоящее время благодаря космическим полетам уже хорошо известно о влиянии гравитационного поля на организмы. При значительном уменьшении силы тяжести уменьшается двигательная активность

выводимой из организма жидкости, содержание азота и калия, и в то же время возрастает содержание в организме воды, натрия, кальция и фосфора. При изменении знака гравитационного поля все изменения в организме происходят в обратном порядке.

На земной поверхности на протяжении всего геологического времени существования биосферы средняя температура темпера-турного поля Земли поддерживалась в пределах от 0 до 40 °С. Можно указанные цифры считать пределами толерантности биоты Земли. Тем не менее даже понижение или повышение существующей сейчас средней температуры на поверхности Земли всего на 3-4°С, может привести в первом случае — к оледенению и резкому сокращению количества свободной воды, во втором — к затоплению огромных пространств и сокращению места проживания биоты, которая приспособлена к «сухопутной» жизни.

В приземной части атмосферы природное электромагнитное поле содержит так называемое электростатическое поле, которое в значительной части генерируется литосферой. Оно влияет на содержание положительных и отрицательных ионов воздуха (аэроионов), оказывающих на организмы физиологическое воздействие. При оптимальных дозах отрицательных аэроионов (ионов кислорода воздуха) обычен положительный эффект, например, увеличивается прорастание семян растений, усиливается жизнедеятельность всех других организмов. Положительные аэроионы обычно оказывают негативное влияние на организм (Трофимов, Зилинг, 2002).

Электромагнитные поля являются универсальным носителем информации в биосфере. По сравнению с звуковой, световой или химической информацией, они распространяются при любой погоде и на любые расстояния, на них реагируют любые биосистемы, они могут поступать из космоса на Землю. С усложнением биосистем у них появляется способность накапливать слабые сигналы и воспринимать ту информацию, которую они несут.

Естественное радиоактивное поле Земли, или поле ионизирующего излучения, наблюдается на поверхности и в приповерхностной части литосферы и образуется за счет излучения радионуклидов, входящих в состав горных пород, и радиоактивными газами — радоном-222 и радоном-220 (тороном). В разных частях поверхности Земли естественный фон варьирует в пределах от 2 до 20 мЗв. Радиационное излучение выше указанного уровня может рассматриваться как мутагенный фактор.

§ 5. Эдафические факторы и их роль в жизни растений и почвенной биоты
Эдафические (от греч. edaphos — почва) факторы — почвенные условия произрастания растений. Они делятся на химические — реакция почвы, солевой режим почвы, элементарный химический состав почвы, обменная способность и состав обменных Катионов; физические — водный, воздушный и тепловой режимы, плотность и мощность почвы, ее гранулометрический состав, структура и др.; биологические — растительные и животные организмы, населяющие почву (Хрусталева-Матвеева, 1996). Из них важнейшими экологическими факторами

температура, структура и пористость, реакция почвенной среды, засоленность.

Состав и структура почв

Почва — особое естественно-историческое образование, возникшее в результате изменения поверхностного слоя литосферы совместным воздействием воды, воздуха и живых организмов. Порода, из которой образовалась почва, называется материнской. Исходные минералы и структура породы разрушаются, создаются новые минералы и другая структура, обеспечивающие накопление разложившейся органики. В результате формируется почва — геологическое тело, отличающееся от всех похожих на нее глинистых и песчаных образований тем, что обладает плодородием; дает жизнь растениям и, следовательно, пищу животным и человеку.

Плодородие почвы — ее способность удовлетворять потребность растений в питательных веществах, воздухе, биотической и физико-химической среде, включая тепловой режим, и на этой основе обеспечивать урожай сельскохозяйственных культур, а также биогенную продуктивность диких форм растительности.

Электромагнитные поля являются универсальным носителем информации в биосфере. По сравнению со звуковой, световой или химической информацией, они распространяются в любой среде обитания с максимальной скоростью, при любой погоде и на любые расстояния, на них реагируют любые биосистемы, они могут поступать из космоса на Землю. С усложнением биосистем у них появляется способность накапливать слабые сигналы и воспринимать ту информацию, которую они несут.

Различают искусственное и естественное плодородие. Искусственное плодородие — результат агрономического воздействия на почву, а естественное плодородие, или просто почвенное плодородие, обусловлено естественными экологическими факторами почвы.

Почва состоит из твердой, жидкой и газообразной компонент и содержит живые макро- и микроорганизмы (растительные и животные).

Твердая компонента преобладает в почве и представлена минеральной и органической частями. Больше всего минералов первичных, оставшихся от материнской породы, меньше — вторичных, образовавшихся в результате разложения первичных, — это глинистые минералы коллоидных размеров, а также минералы-соли: карбонаты, сульфаты, галоиды и др., выпадающие в осадок из почвенных вод. Процентное содержание в почве способных легко растворяться в воде минералов-солей характеризует ее степень засоления. Органическая часть представлена гумусом — сложным органическим веществом, образовавшимся в результате физико-химического разложения отмершей органики. Гумус играет ключевую роль в плодородии почвы благодаря питательным веществам, которые он содержит, в том числе и биогенным элементам. Содержание гумуса в почвах колеблется от десятых долей процента до 20-22 %. Самые богатые гумусом почвы — черноземы, они же и самые плодородные.

Почвенная биота представлена фауной и флорой. Фауна: дождевые черви, мокрицы, земляные клещи, нематоды и др. перераспределяют гумус и биогенные элементы, повышая ее плодородие. Огромную роль играют дождевые черви, вес которых может превышать вес пасущегося на лугу скота. На гектар черноземной пашни до пяти миллионов особей. Они, по мнению Ч. Дарвина, пропускают через свой кишечник за несколько лет весь пахотный слой. Флора — это грибы, бактерии, водоросли и др., которые перерабатывают органику до исходных неорганических составляющих (деструкторы).

Жидкая компонента почв, вода, может быть свободной, связанной, капиллярной и парообразной. Свободная вода перемещается по порам под действием силы тяжести, связанная адсорбируется поверхностью частиц и образует на них пленку, капиллярная удерживается в тонких порах под действием меи исковых сил, а парообразная находится в той части пор, которая свободна от воды. Наиболее доступной для корневой системы растений являются свободная и капиллярная формы воды, труднодоступная — связанная (пленочная) вола, а парообразная влага большой роли не играет. Отношение массы всей воды в почве к массе ее твердой компоненты, обычно выраженное в процентах, именуют влажностью почвы.

Всю жидкую компоненту почв называют почвенным раствором. Он может содержать нитраты, бикарбонаты, фосфаты, сульфаты и другие соли, а также водорастворимые органические кислоты, их соли, сахара, но преимущественно в свободной и капиллярной воде, в связанной воде вещества труднорастворимы. Концентрация раствора зависит от влажности почвы.

Состав и концентрация почвенного раствора определяют реакцию среды, показателем которой является величина рН. Наиболее благоприятной для растений и почвенных животных является нейтральная среда ($\text{pH} = 7$).

Структура и пористость определяют доступность для растений и животных питательных веществ. Частицы почв, связанные между собой силами молекулярной природы, образуют структуру почвы. Между ними образуются пустоты, называемые порами. Пористость — это доля объема пор в объеме почвы, которая может достигать 50% и более.

Строение почв в вертикальном разрезе

Почвообразование происходит сверху вниз, с постепенным затуханием интенсивности процесса. В умеренной зоне он затухает на глубинах 1,5-2,0 м. Этой величиной и определяется мощность (толщина) почв в умеренной зоне. Изменяется не только интенсивность, но и характер почвообразовательного процесса, что отражается в почвенном профиле (рис. 2.10), в нем выделяются три горизонта: перегнойно-аккумулятивный Л(А), вымывания (В) и материнская порода (С).

На рис. 2.10 приведено более детальное подразделение горизонта «А», который определяет плодородие почв. Мощность



Рис. 2.10. Обобщенный почвенный профиль

его от нескольких до десятков сантиметров, в нем аккумулированы, в основном в гумусовом горизонте А₁, питательные вещества для корневой системы растений и почвенная биота, но уже в горизонте А₂ происходит выщелачивание и вымывание солей, органических коллоидов и т. п., которые переносятся, вымываются в горизонт В — иллювиальный. Здесь органические вещества перерабатываются редуцентами в минеральные формы и происходит накопление карбонатов, гипса, глинистых минералов и др. Этот горизонт постепенно переходит в материнскую породу (С).

Важнейшие экологические факторы почв

Эти факторы можно разделить на физические и химические. К физическим относятся влажность, температура, структура и пористость.

Влажность, а точнее доступная влажность для растений, зависит от сосущей силы корневой системы растений и от физического состояния самой воды. Практически недоступна часть пленочной воды, прочно связанная с поверхностью частицы. Легко доступна свободная вода, но она довольно быстро уходит в глубокие горизонты, и прежде всего из крупных пор — быстро движущаяся вода, а затем из мелких — медленно движущаяся вода, связанная и капиллярная влага удерживается в почве длительное время.

Иными словами, доступность влаги зависит от водоудерживающей способности почв. Сила удерживающей способности тем выше, чем почва глинистее и чем она суше. При очень низкой влажности если и остается, то только недоступная для растений прочно связанная вода, и растение погибает, а гигрофильные животные (дождевые черви и др.) перебираются в более влажные глубокие горизонты и там впадают в «спячку» до выпадения дождей, однако многие членистоногие приспособлены к активной жизни даже при предельной сухости почвы.

Температура почвы зависит от внешней температуры, но, благодаря низкой теплопроводности почвы, температурный режим довольно стабилен и уже на глубине 0,3 м амплитуда колебания температуры менее 2 °С (Новиков, 1979), что важно для почвенных животных — нет необходимости перемещаться вверх-вниз в поисках более комфортной температуры. Суточные колебания ощутимы до глубины 1 м. Летом температура почвы ниже, а зимой — выше, чем воздуха.

Структура и пористость почвы обеспечивают ее хорошую аэрацию. В ней активно перемещаются черви, особенно в глинистой, суглинистой и песчаной, увеличивая пористость. В плотных почвах затрудняется аэрация и кислород может стать лимитирующим фактором, однако большинство почвенных организмов способны жить и в плотных глинистых почвах.

Почвенные горизонты также являются средой жизни млекопитающих, например грызунов. Они живут в норах, глубина которых может даже несколько превышать мощность почвенного горизонта.

Важнейшими экологическими факторами являются и химические, такие как реакция среды и засоленность.

Реакция среды — очень важный фактор для многих животных и растений. В сухом климате преобладают нейтральные и щелочные почвы, во влажных районах — кислые. Многие злаки дают лучший урожай на нейтральных и слабощелочных почвах (ячмень, пшеница), каковыми обычно являются черноземы.

Засоленными называют почвы с избыточным содержанием водорастворимых солей (хлоридов, сульфатов, карбонатов). Они возникают вследствие вторичного засоления почв при испарении грунтовых вод, уровень которых поднялся до почвенных горизонтов. Среди засоленных почв выделяют солончаки и солонцы, в последних преобладают карбонаты натрия. Почвы эти щелочные — pH, соответственно, равен восьми и девяти.

Флора и фауна засоленных почв очень специфичны. Растения здесь весьма устойчивы не только к концентрации, но и к составу солей, но разные растения приспособлены по-разному. Солеустойчивые растения называют галофитами. Один из галофитов так и называется — солерос и может выдерживать концентрацию солей свыше 20%. В то же время дождевые черви даже при невысокой степени засоления длительный срок выдержать его не могут. Засоление почв приводит к падению урожайности сельскохозяйственных культур.

Экологические индикаторы

Организмы, по которым можно определить тот тип физической среды, где они росли и развивались, являются индикаторами среды. Например, таковыми могут быть галофиты. Адаптируясь к засолению, они приобретают определенные морфологические признаки, по которым можно определить, что данная почва засолена, и даже примерную степень засоления.

Это касается не только галофитов, но и жизненных форм растений относительно влаги (гигрофиты, ксерофиты и т. д.), по которым можно оценить влияние этих условий на пастбищный потенциал.

применение геоботанических методов для поисков полезных ископаемых по растениям-индикаторам, которые способны накапливать в себе химические элементы полезного ископаемого и т. п.

По организмам-и или кагорам можно судить, например, о загрязнении среды*, исчезновение лишайников на стволах деревьев свидетельствует об увеличении содержания сернистого газа в воздухе; качественный и количественный составы фитопланктона свидетельствует о степени загрязнения водной среды, и т. д.

§ 6. Ресурсы живых существ как экологические факторы

«Ресурсы живых существ — это по преимуществу вещества, из которых состоят их тела, энергия, вовлекаемая в процессы их жизнедеятельности, а также места, где протекают те или иные фазы их жизненных циклов» (Бигон и др., 1989).

Зеленое растение создается из неорганических молекул и ионов — вода, углекислый газ, кислород, биогенные вещества—и солнечной радиации в результате фотосинтеза. Неорганические компоненты здесь можно рассматривать как пищевой ресурс, а свет — как ресурс энергетический. Сами растения являются пищевым ресурсом травоядных животных, травоядные — ресурс для хищников, те и другие — пищевой ресурс для паразитов, а после гибели — для деструкторов.

Перераспределение вещества и энергии между консументами происходит при конкурентной борьбе за пищевые ресурсы, что вынуждает, например, животных охранять свои места охоты. Такие места, а также территории, где организмы размножаются, проходят стадии своего развития по типу метаморфоза ит. п., относят к ресурсам среды для определенного вида организмов, популяций и биоценозов.

Классификация ресурсов

Ресурсы живых существ можно разделить на незаменимые и взаимозаменяемые. Незаменимые ресурсы — это когда один не в состоянии заменить другой, который в свою очередь становится жестким лимитирующим фактором.

Ресурсы могут выступать лимитирующим фактором, поскольку никто не отменял закона толерантности при использовании компонентов среды как ресурсов. Здесь в полной мере, в особенности относительно высших растений, действует закон независимости факторов ВР. Вильямса, причем каждый из ресурсов (CO_2 , H_2O , K, S, P, N и др.) добывается независимо от других и зачастую своим особым способом.

При высокой ресурсной обеспеченности незаменимые ресурсы вызывают явление ингибирования — они становятся токсичными, превращаясь в лимитирующие факторы, выходящие за верхний предел толерантности к ним организмов. Например, в результате загрязнения почв создается избыток калия, кадмия ит. п. для растений, при вырубке леса — избыток света для тенелюбивых растений, и др.

Взаимозаменяемые ресурсы — это когда любой из ресурсов можно заменить другим, при этом они могут быть и раз-

взаимозаменяемость — это еще не значит равноданность. Они могут быть взаимодополняющими и антагонистическими.

У плотоядных животных практически любую поедаемую ими пищу, т. е. добычу, можно заменить другой в том же объеме: одну косулю — несколькими зайцами, зайца — десятками мелких грызунов, и т. п. Но взаимозаменяемые ресурсы могут быть взаимодополняющими, если при совместном потреблении обоих ресурсов в совокупности их требуется меньше, чем при раздельном потреблении. Например, чтобы получить одни и те же калории при питании, можно съесть отдельно определенный объем риса, или, тоже отдельно, определенный объем бобов. Но если их употреблять совместно, то совмещенный объем съеденного риса и бобов будет меньше при тех же калориях.

Однако может быть и наоборот: при совместном потреблении ресурсов для поддержания жизни организмов обоих ресурсов расходуется больше, чем при раздельном потреблении. Такие ресурсы называются антагонистическими. Такое бывает, если, например, один ресурс содержит одно токсичное соединение, а второй — другое, тогда поедание обоих ресурсов более неблагоприятным образом сказывается на росте организмов, чем если бы они питались одним из ресурсов.

Экологическое значение незаменимых ресурсов

В результате морфологических и физиологических адаптации возникает некое соответствие между организмом и средой, но оно еще не гарантирует выживания организма в этой среде, если он не сможет найти свое место в сложной цепи биологических взаимодействий как на внутривидовом, так и на межвидовом уровнях. Первое испытание — это конкуренция на внутривидовом уровне за ресурсы.

Единственным ресурсом энергии для зеленых растений является свет. Лучистая солнечная энергия — это единственный из ресурсов, который действует в одном направлении, а остальные (вода, углекислый газ, биогенные вещества) используются многократно, вовлекаемые в биологический круговорот веществ. Важнейшее значение для популяций растений имеет распределение этой энергии, где первейшую роль играет листовой полог леса или посевов полей сельскохозяйственных культур, состоящий из ярусов свето- и тенелюбивых растений. Количество солнечной энергии, которое используется растением на фотосинтез, должно быть пропорционально освещенной площади листьев. А эта площадь — величина переменная, зависящая от формы и расположения листьев, а также высоты солнца над горизонтом и интенсивности солнечного излучения.

Но даже при благоприятных условиях, при ярком солнечном освещении, интенсивность фотосинтеза может не достигать максимума (Бигон и др., 1989). Максимальные же значения эффективного использования лучистой энергии у растений составляют 3-4,5% у морских микроскопических водорослей, 1-3% — в тропических лесах, 0,6-1,2% — в лесах умеренного пояса и 0,6% — в посевах сельскохозяйственных культур. На таких значениях

эффективности использования световых ресурсов и держится вся энергетика экосистемы.

Диоксид углерода также незаменимый ресурс в фотосинтезе, но проблем с его недостатком не возникает.

Более того, избыток CO_2 может интенсифицировать фотосинтез даже при некоторой недостаточной освещенности, например в нижних ярусах густого леса, где его содержание несколько повышенное.

Вода — это не только компонент фотосинтеза, но и незаменимая составляющая клеточной протоплазмы. Для подавляющего большинства растений основной источник воды — почва. Во многих случаях вода становится лимитирующим фактором из-за ограниченных ее количеств в почве, но она может быть лимитирующей и при максимальном водонасыщении почвы. Большинство растений гибнет при подтоплении как вследствие отсутствия аэрации корневой системы, так и вследствие «отравления» сероводородом, выделяемым анаэробными бактериями. Однако ряд высших растений с корневой системой в виде трубчатых корней способны жить в этих почвах, так как по такой трубчатой системе осуществляется доступ воздуха к корневой системе.

Минеральные ресурсы — это извлекаемые растением из почвы биогенные микро- и макроэлементы. Без них рост растений, т. е. образование органических молекул, невозможен. Минеральные ресурсы «добываются» корневой системой растений, их доступность неразрывно связана с доступностью воды, а наличие и количественный состав зависят от содержания биогенных веществ в почве.

Кислород в наземных сообществах не является пока лимитирующим ресурсом, но растворимость в воде у него значительно меньше, чем у углекислого газа, поэтому в водной среде кислород является лимитирующим ресурсом. Для всех существ, кроме анаэробов, кислород — незаменимый ресурс.

Гидробионты, чтобы выжить в условиях лимитирующего действия кислорода, должны либо постоянно поддерживать ток воды через жабры (рыбы), либо иметь очень большую поверхность тела (ракообразные), либо обладать способностью к медленному дыханию (личинки некоторых насекомых), либо возвращаться на поверхность, чтобы сделать вдох (хиты, дельфины и др.).

Экологическое значение пищевых ресурсов

Пищевые ресурсы — это сами организмы. Автотрофные (фото- и хемосинтезирующие) организмы становятся ресурсами для гетеротрофов, принимая участие в пищевой цепи, где каждый предшествующий потребитель превращается в пищевой ресурс для следующего потребителя.

Питательная ценность растений и животных различна. Важнейшее отличие растительной пищи в том, что растительные клетки окружены стенками, состоящими из целлюлозы, лигнина и других веществ, представляющих собой волокна, неусвояемые многими животными.

наличие этих стенок — основная причина высокого содержания углерода в растениях — потенциального источника больших количеств энергии. Эта энергия доступна лишь животным, обладающим целлюлазами, способными расщеплять целлюлозу и лигнин: некоторые бактерии, многие грибы, улитки и др.

Травоядным животным для того, чтобы переварить растительную пищу, необходимо ее тщательно пережевывать (жвачные животные), а птицы перетирают ее в своем мускулистом желудке. Плотоядным же вообще жевать ничего не нужно, так как в мясе жертвы все компоненты, необходимые им для жизни, содержатся в готовом к усвоению виде, поэтому корм можно и целиком заглотнуть.

В пищеварительном тракте травоядных животных, рубце, поселяются микроорганизмы, обладающие способностью разлагать целлюлозу, которые помогают им переварить растительный корм. Кроме того, при разложении растений многие микробы извлекают из них питательные вещества (азот и др.), а уже микробную клетку животному легче усвоить. По этой же причине животные-детритофаги поедают растительный детрит, обильно заселенный микроорганизмами.

Различные ткани и органы растений отличаются по своей питательной ценности. Поэтому мелкие фитофаги (насекомые и др.) специализируются на поедании мелких частей растения, обычно это семена, вегетативные почки и листья.

В отличие от растений состав тела различных фитофагов достаточно однообразен и ничем не отличается от такового плотоядных, т. е. мясо гусеницы, трески, земляных червей, креветок и оленя по содержанию белков, углеводов, жиров, воды и минеральных солей в одном грамме ничем не отличается. Особой сложности в усвоении готовой пищи у плотоядных нет, но их больше заботит, как добывать пищу.

Ограждение пищевых ресурсов

Потребителю (хищнику) необходимо отыскать, изловить, умертвить и съесть добычу. Но это сделать нелегко, так как пищевые ресурсы нередко ограждены от потребителя.

Любой организм стремится оградить себя от своего потребителя. Эти «средства защиты» есть и у растений и у животных. Они подразделяются на физические, химические, морфологические и поведенческие. С другой стороны, эти средства оказывают воздействие и на организмы-потребители — наиболее приспособленные «пожиратели» выживают в большем количестве, разрабатывая все более изощренные средства нападения, а «пожираемые» разрабатывают все новые и новые средства защиты. В результате возникает эволюционное давление одного организма на другой и эволюция каждого частично зависит от эволюции другого. Такие явления называют сопряженной эволюцией, или коэволюцией.

Сопряженной эволюции между растениями не бывает, так как они «питаются» одинаковыми атомами, не может ее быть и между детритофагами

и мертвой органикой, а вот от внешних врагов у растений хорошо развита механическая защита — колючки, шипы, скорлупа ореха и др.

Наиболее уязвимы семена, когда они находятся на материнском растении, но если они рассыплются — сохранность резко увеличивается. Этот способ сохранности семян широко используется в дикой природе. Однако это противоречит требованиям человека к сельхозкультурам, и человек путем селекции отобрал те злаки, которые способны удерживать семена, поэтому культурные злаки для семеноядных птиц просто находка.

Кроме описанной выше физической организмы способны создавать и химическую защиту в виде ядовитых веществ, которые предохраняют их от поедания. Они могут действовать как токсиканты, или просто препятствовать пищеварению, или только отпугивать животных, особенно — насекомых.

Химические средства в ряде случаев могут не только защитить растение, а даже сделать его более привлекательным для фитофагов. Многие насекомые-фитофаги специализируются на растениях одного или нескольких видов — тех, чью химическую защиту они преодолели. Это очень важный шаг в коэволюции растений и фитофагов — возникновение устойчивости к химическим средствам защиты растений. Такие процессы наблюдаются и при искусственной химической защите растений от «вредных» насекомых, которая достаточно быстро теряет свою эффективность (известна адаптированность их к ДДТ и т. п.).

Для животных наиболее характерны такие морфологические виды защиты, которые базируются на различного рода «обманах» (криптицизм, мимикрия и т. п.). Достаточно разнообразна у них поведенческая защита: прячутся в норы, притворяются мертвыми, прячутся в раковины, панцири, сворачиваются в клубок, угрожающе ведут себя и т. д. Но самая обычная поведенческая реакция животного — это бегство от хищника, которое приносит и наибольший успех жертве. Среди животных распространена и механическая защита: иглы у ежа, гребни и шипы у коловраток, дафний, раковина моллюска и др. Прибегают они и к химической защите — «чернильное облако» каракатицы, и др.

Пространство как ресурс

Растения и животные конкурируют в занимаемом ими пространстве прежде всего за ресурсы, а не за некую площадь, где они могут размножаться. Пространство может стать и лимитирующим ресурсом, если при избытке пищи оно не сможет вместить в свои геометрические размеры все организмы, которые могли бы успешно жить в этом пространстве за счет избытка его ресурсов. Например, скальная поверхность может быть настолько плотно заселена мидиями, что другим моллюскам, потенциально способным еще прокормиться на этой площади, места уже не остается. Ряд животных стремится к «за-

хвату» определенной территории, где они смогут обеспечить себя пищей, и таким образом она становится ресурсом.

Кроме того, потенциальными ресурсами для животных являются гнездовые участки и убежища.

Таким образом, пищевой ресурс — «любой потребленный компонент среды, который может быть «отнят» одним организмом у другого» (Гиляров, 1990). Это способно вызвать внутривидовую конкуренцию. Регулируются данные явления уже на популяционном уровне и изучаются в популяционной экологии.

Контрольные вопросы

1. Что такое среда обитания и какие среды заселены организмами? Понятие об экологических факторах.
2. Как называют совокупность факторов неорганической среды? Дайте характеристику этих факторов.
3. Как называют совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на жизнедеятельность других?
4. В чем заключаются внутривидовые и межвидовые взаимоотношения? Адаптационные процессы, значение при этом периодических и непериодических факторов.
5. Как называются генетические изменения в организме, являющиеся источником адаптации?
6. Как называются экологические факторы, ограничивающие развитие организма? Законы минимума Ю. Либиха и толерантности В. Шелфорда.
7. В чем сущность совокупного и изолированного действия экологических факторов? Закон В. Р. Вильямса.
8. Что понимается под диапазоном толерантности организма?
9. Как влияет температура на жизнь растений и животных? Общий закон биологической стойкости.
10. Какое значение имеет свет для жизни на Земле?
11. Как отражаются погодные условия на растениях и животных? Биоклиматический закон Хопкинса.
12. Какие важнейшие экологические группы растений и животных выделяют в зависимости от способов адаптации их к влаге?
13. Какие вы знаете основные экологические факторы водной среды? Дайте им характеристику.
14. В чем заключается влияние на организмы физических и химических факторов воздушной среды?
15. Биологические макро- и микроэлементы как экологические факторы.
16. Что понимают под эдафическими факторами? Экологические факторы почв.
17. Что такое ресурсы живых существ, как они классифицируются и в чем их экологическое значение?

ГЛАВА 3

популяции

«Популяция — любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и

времени от других аналогичных совокупностей одного и того же вида» (Гиляров, 1990).

Популяция — именно та «ячейка» биоты, которая является основой ее существования: в ней происходит самовоспроизводство живого вещества, она обеспечивает выживание вида благодаря наследственности адаптационных качеств, она дает начало новым популяциям и процессам видообразования, т. е. является элементарной единицей эволюционного процесса, тогда как вид есть его качественный этап.

Известно, что важнейшими являются количественные характеристики, которые позволяют решить большинство проблем качественного характера. Выделяют две группы количественных показателей — статические и динамические.

§ 1. Статические показатели популяций

Статические показатели характеризуют состояние популяции на данный момент времени.

К статическим показателям популяций относятся их численность, плотность и показатели структуры. Численность — это поголовье животных или количество растений, например деревьев, в пределах некоторой пространственной единицы — ареала, бассейна реки, акватории моря, области, района и т. д. Плотность — число особей, приходящихся на единицу площади, например, плотность населения — количество человек, приходящееся на один квадратный километр, или для гидробионтов — это количество особей на единицу объема, на литр или кубометр. Показатели структуры: половой — соотношение полов, размерный — соотношение количества особей разных размеров, возрастной — соотношение количества особей различного возраста в популяции.

Численность тех или иных животных определяется различными методами. Например, подсчетом с самолета или вертолета при облетах территории. Численность гидробионтов определяют путем отлавливания их сетями (рыбы), для микроскопических (фитопланктон, зоопланктон) применяют специальные мерные емкости.

Численность человеческой популяции определяется путем переписи населения всего государства, его административных подразделений и т. п. Знание численности и структуры населения (этнической, профессиональной, возрастной, половой и т. п.) имеет большое экономическое и экологическое значение.

Плотность популяции определяется без учета неравномерности распределения особей на площади или в объеме, т. е. получаем среднюю плотность животных, деревьев, людского населения на единицу площади или микроскопических водорослей в единице объема.

Каждое животное соблюдает баланс энергии, затрачиваемой на охрану территории, добывание пищи и получаемой от съедания пищи. При сокращении количества корма животные расширяют свою территорию (а человек, например, «поднимает целину»). Такое поведение животных называют территориальным поведением. Чем крупнее

шая ему нужна площадь на добычу пищи, поэтому чем больше размеры тела особи, тем меньше плотность популяции.

Территориальные границы могут быть весьма подвижны. Достаточно надежно определяются границы у немигрирующих животных (грызуны, моллюски), которые создают так называемые локальные популяции. У подвижных границы трудно определить, например у лося, а тем более у птиц, которые легко мигрируют и расселяются на больших территориях. Ограничивают возможность расселения как биотические, так и абиотические факторы. Из биотических факторов среды таковыми являются прежде всего пресс хищников и конкурентов, нехватка пищевых ресурсов, а влияние абиотических определяется толерантностью популяции к факторам среды.

Пресс хищников особенно силен, когда в коэволюции «хищник — жертва» равновесие смещается в сторону хищника и ареал жертвы сужается. Конкурентная борьба тесно связана с нехваткой пищевых ресурсов, она может быть и прямой борьбой, например, хищников за пространство как ресурс, но чаще всего это просто вытеснение вида, которому на данной территории пищи не хватает, видом, которому этого же количества пищи вполне достаточно. Это уже межвидовая конкуренция.

Важнейшим условием существования популяции или ее экотипа является их толерантность к факторам (условиям) среды. Толерантность у разных особей и к разным частям спектра разная, поэтому толерантность популяции значительно шире, чем у отдельных особей (рис. 2.3). Но из этого правила могут быть исключения, зависящие от того, какую стадию жизненного цикла проходит особь: наибольшая толерантность у покоящейся особи.

Итак, свойства популяции уже значительно отличаются от свойств отдельных особей, что особенно наглядно проявляется в динамике популяций.

§ 2. Динамические показатели популяций

Динамические показатели характеризуют процессы, протекающие в популяции за какой-то промежуток (интервал) времени. Основными динамическими показателями (характеристиками) популяций являются рождаемость, смертность и скорость роста популяций.

Рождаемость, или скорость рождаемости, — это число особей, рождающихся в популяции за единицу времени. При рассмотрении экосистем пользуются другим динамическим по-

казателем — продукцией — суммой прироста массы всех особей (независимо от того, сколько они прожили) из множества популяций биогенного сообщества за определенный промежуток времени.

Смертность, или скорость смертности, —* это число особей, погибших в популяции в единицу времени. Но убыль или прибыль организмов в популяции зависит не только от рождаемости и смертности, но и от скорости иммиграции и эмиграции, т. е. от количества особей, прибывших и убывших в популяции в единицу времени. Увеличение численности, прибыль зависит от количества отрожденных (рожденных за какой-то период времени) и

иммигрировавших особей, а уменьшение, убыль численности — от гибели (смертности в широком смысле) и эмиграции особей.

Явления иммиграции и эмиграции на численность влияют несущественно, поэтому ими при расчетах можно пренебречь. Рождаемость, или скорость рождаемости, выражают отношением:

$$\Delta N_n / \Delta t,$$

где ΔN_n — число особей (яиц, семян и т. п.), родившихся (отложенных, продуцированных и т. д.) за некоторый промежуток времени Δt . Но для сравнения рождаемости в различных популяциях пользуются величиной *удельной рождаемости*: отношением скорости рождаемости к исходной численности (N):

$$\Delta N_n / N \Delta t.$$

За бесконечно малый промежуток времени ($\Delta t \rightarrow 0$) мы получим *мгновенную удельную рождаемость*, которую обозначают латинской буквой « b ». Эта величина имеет размерность «единица времени⁻¹» и зависит от интенсивности размножения особей: для бактерий — час, для фитопланктона — сутки, для насекомых — неделя или месяц, для крупных млекопитающих — год.

Смертность — величина, обратная рождаемости, но измеряется в тех же величинах и вычисляется по аналогичной фор-

муле. Если принять, что ΔN_m — число погибших особей (независимо от причины) за время Δt , то *удельная смертность*:

$$\Delta N_m / N \Delta t,$$

а при $\Delta t \rightarrow 0$ имеем *мгновенную удельную смертность*, которую обозначают буквой «d».

Величины рождаемости и смертности по определению могут иметь только положительное значение либо равное нулю.

Скорость изменения численности популяции, т. е. ее чистое увеличение и уменьшение, можно представить и как изменение ΔN за Δt , а при $\Delta t \rightarrow 0$ можно ее определить как *мгновенную скорость изменения численности*, которая может быть рассчитана как

$$r = b - d.$$

Анализ уравнения показывает, что если $b = d$, то $r = 0$, и популяция находится в *стационарном* состоянии; если же $b \neq d$, то r может быть величиной положительной ($b \geq d$) и мы имеем численный рост популяции, или отрицательной ($b \leq d$), что говорит о снижении численности на данном отрезке времени. Эта формула важна как раз для определения смертности, которую трудно измерить непосредственно, а определить r достаточно просто непосредственными наблюдениями, тогда $d = b - r$.

§ 3. Продолжительность жизни

Продолжительность жизни вида зависит от условий (факторов) жизни. Различают физиологическую и максимальную продолжительность жизни.

Физиологическая продолжительность жизни — это такая продолжительность жизни, которая определяется только физиологическими возможностями организма. Теоретически она

возможна, если допустить, что в период всей жизни организма на него не оказывают влияние лимитирующие факторы.

Максимальная продолжительность жизни — это такая продолжительность жизни, до которой может дожить лишь малая доля особей в реальных условиях среды. Эта величина варьирует в широких пределах: от нескольких минут у бактерий до нескольких тысячелетий у древесных растений (секвойя), т. е. от 10^3 до 10^9 секунд. Обычно, чем крупнее растение или животное, тем больше их продолжительность жизни, хотя бывают и исключения (летучие мыши доживают до 30 лет, это дольше, например, жизни медведя).

Смертность и рождаемость у организмов весьма существенно изменяется с возрастом. Только увязав смертность и рождаемость с возрастной структурой популяции, удастся вскрыть механизмы общей смертности и определить

структуру продолжительности жизни. Такую информацию можно получить с помощью таблиц выживания.

Таблицы выживания, или еще их называют «демографическими таблицами», содержат сведения о характере распределения смертности по возрастам. Демография изучает размещение, численность, состав и динамику народонаселения, а эти таблицы она использует для определения ожидаемой продолжительности жизни человека. Таблицы выживания бывают динамические и статические.

Динамические таблицы строятся по данным прямых наблюдений за жизнью когорты, т. е. большой группы особей, отрожденных в популяции за короткий промежуток времени относительно общей продолжительности жизни изучаемых организмов, и регистрации возраста наступления смерти всех членов данной когорты. Такие таблицы требуют длительного наблюдения, измеряемого (для разных животных) месяцами или годами. Но практически невозможно такую таблицу сделать для долго живущих животных или для человека — для этого может потребоваться более 100 лет. Поэтому используют другие таблицы — статические.

Статические таблицы выживания составляются по данным наблюдений за относительно короткий промежуток времени за смертностью в отдельных возрастных группах. Зная числен-

Таблица 3.1

Статическая демографическая таблица женского населения Канады на 1980 г. (no Krebs, 1985)

Возрастная группа	Количество человек в каждой возрастной группе	Число умерших в каждой возрастной группе	Смертность в расчете на 1000 человек
0-1	173 400	1 651	9,52
1-4	685 900	340	0,50
5-9	876 600	218	0,25
10-14	980 300	234	0,24
15-19	1 164 100	568	0,49
20-24	1 136 100	619	0,54
25-29	1 029 300	578	0,56
30-34	933 000	662	0,71
35-39	739 200	818	1,11
40-44	627 000	1 039	1,66
45-49	622 400	1 664	2,67
50-54	615 100	2 574	4,18
55-59	596 000	3 878	6,51
60-64	481 200	4 853	10,09
65-69	413 400	6 803	16,07
70-74	325 600	8 421	2,6

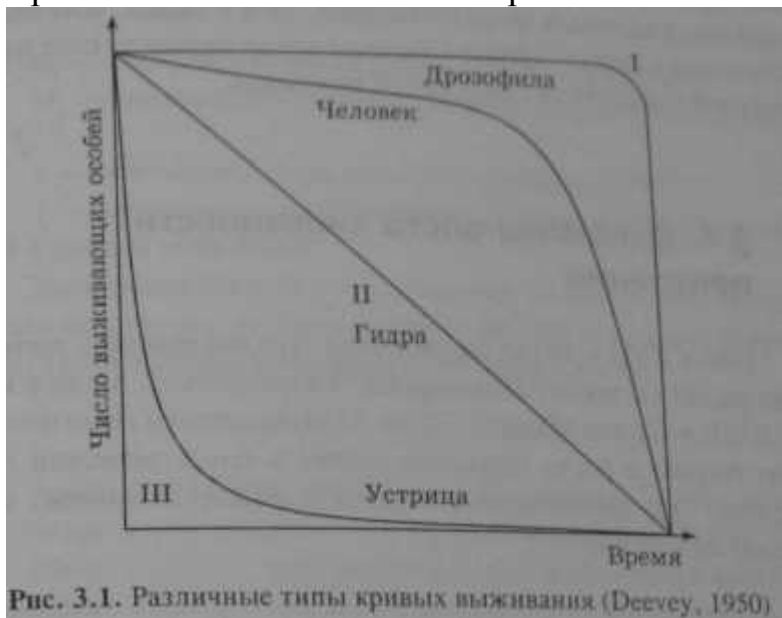
75-79	235 100	10 029	42,66
80-84	149 300	10 824	72,50
85 и больше	199 200	18 085	151,70

ность этих групп (сосуществующих когорт), можно рассчитать смертность, специфическую для каждого возраста (табл. 3.1, Гиляров, 1990).

Такие таблицы представляют собой как бы временной срез через популяцию. Если в популяции не происходит существенных изменений в смертности и рождаемости, то статические и динамические таблицы совпадают.

Данные таблиц выживания позволяют построить кривые выживания, или кривые (второе название) дожития, так как отражается зависимость количества доживших до определенного возраста особей от продолжительности этого интервала с самого момента отрождения организмов.

Выделяют три типа основных кривых выживания (рис. 3.1), к которым в той или иной мере приближаются все известные кривые.



Кривая I типа, когда на протяжении всей жизни смертность ничтожно мала, резко возрастаая в конце ее, характерна для насекомых, которые обычно гибнут после кладки яиц (ее и называют «кривой дрозофилы»), к ней приближаются кривые выживания человека в развитых странах, а также некоторых крупных млекопитающих.

Кривая III типа — это случаи массовой гибели особей в начальный период жизни. Гидробионты и некоторые другие организмы, не заботящиеся о потомстве, выживают за счет огромного числа личинок, икринок, семян и т. п.

Моллюски, прежде чем закрепиться на дне, проходят личиночную стадию в планктоне, где личинки гибнут в огромных количествах, поэтому кривую III называют еще «кривой устрицы».

Кривая II типа (диагональная) характерна для видов, у которых смертность остается примерно постоянной в течение всей жизни

смертности не столь уж редкое явление среди организмов. Встречается оно среди рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений*

Реальные кривые выживания часто представляют собой некоторую комбинацию указанных выше «основных типов». Например, у крупных млекопитающих, да и у людей, живущих в отсталых странах, кривая I вначале круто падает за счет повышенной смертности сразу после рождения.

§ 4. Динамика роста численности популяции

Еще в XVII в. было установлено, что численность популяций растет по закону геометрической прогрессии, а уже в конце XVIII в. Томас Мальтус (1766-1834) выдвинул свою известную теорию о росте народонаселения в геометрической прогрессии. Эта закономерность роста выражается кривой, изображенной на рис. 3.2.

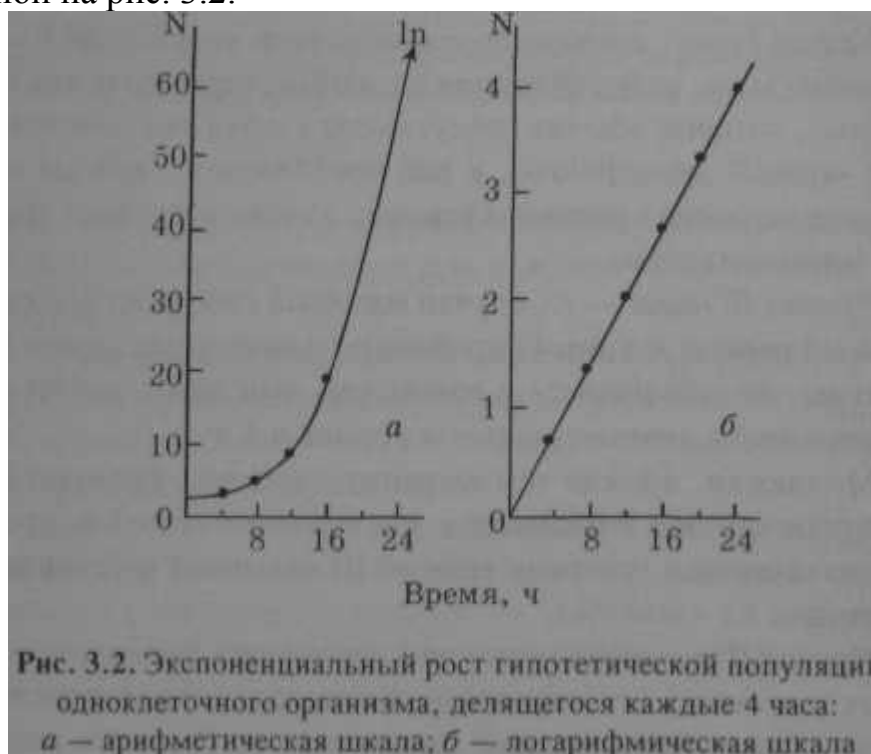


Рис. 3.2. Экспоненциальный рост гипотетической популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 часа: а — арифметическая шкала; б — логарифмическая шкала

На современном математическом языке эта кривая отрази* ет экспоненциальный рост численности организмов и описывается уравнением*

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

где: N_t — численность популяции в момент времени t ;
 N_0 — численность популяции в начальный момент времени t_0 ;
 e — основание натурального логарифма (2,7182);
 r — показатель, характеризующий темп размножения особей в данной популяции.

Экспоненциальный рост возможен только тогда, когда r имеет постоянное численное значение, так как скорость роста популяции пропорциональна самой численности:

$$\Delta N / \Delta t = rN, \text{ а } r = \text{const.}$$

Если численность отложить в логарифмическом масштабе то кривая приобретает вид прямой линии (рис. 3.2 б).

Таким образом, экспоненциальный рост численности популяции — это рост численности ее особей в неизменяющихся условиях.

Условия, сохраняющиеся длительное время постоянными, невозможны в природе. Если бы это было не так, то, например, обычные бактерии могли бы дать такую массу органического вещества, которая могла бы покрыть весь земной шар слоем толщиной в 2 метра за 2 часа.

Однако такого в природе не происходит, так как существует множество ограничивающих факторов. Но есть примеры, когда при замедлении роста, т. е. при снижении r , экспоненциальный рост сохраняется, может он возникать и на коротких отрезках жизни популяций.

Чтобы иметь полную картину динамики численности популяции, а также рассчитать скорость ее роста, необходимо знать величину так называемой чистой скорости воспроизводства (R_0), которая показывает, во сколько раз увеличивается численность популяции за одно поколение, за время его жизни T .

$$R_0 = N_t / N_0,$$

где N_t — численность нового поколения;
 N_0 — численность особей предшествующего поколения;
 R_0 — чистая скорость воспроизводства, показывающая также, сколько вновь родившихся особей приходится на одну особь поколения родителей. Если $R_0 = 1$, то популяция стационарная, численность ее сохраняется постоянной.

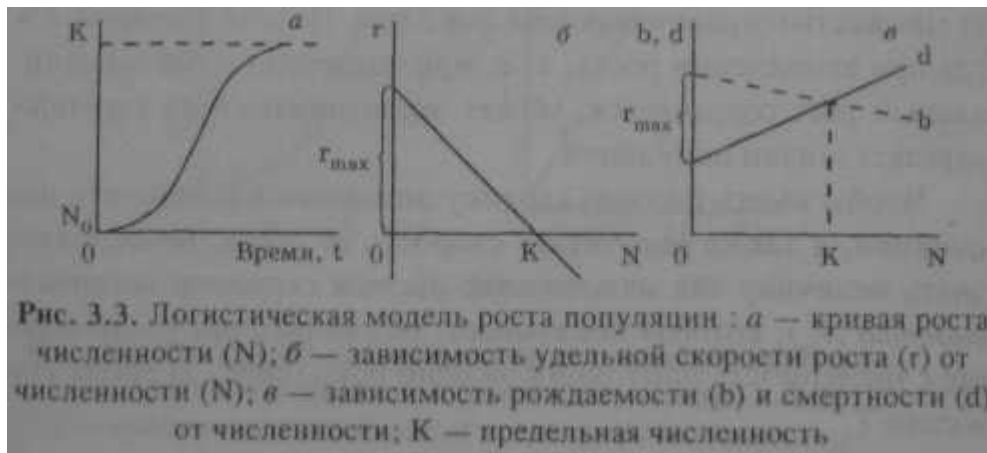
Скорость роста популяции обратно пропорциональна длительности жизни поколения

$$r = \ln R_0 / T,$$

отсюда ясно, что чем раньше происходит размножение организмов, тем больше скорость роста популяции. Это в равной степени относится и к популяции человека, отсюда важность значения этой закономерности в демографической политике любого государства.

Воздействие экологических факторов на скорость роста популяции может довести численность популяции до стабильной ($r=0$), либо ее уменьшить, т. е. экспоненциальный рост замедляется или останавливается полностью и J-образная кривая экспоненциального роста как бы останавливается и выполаживается, превращаясь в так называемую S-образную кривую (рис. 3.3).

В природе так и происходит: экспоненциальный рост наблюдается какое-то достаточно короткое время, после чего ог-



раничивающие факторы его стабилизируют и дальнейшее развитие популяции идет по логистической модели, что и описывается S-образной, или логистической кривой роста популяции.

В основе логистической модели (рис. 3.3) лежит простое допущение, что скорость роста популяции (r) линейно снижается по мере роста численности вплоть до нуля при некой численности K . Итак, при начальной численности N_0 (близкой к нулю) скорость роста имеет максимальное значение r_{max} , а при $N = K$ $r_n = 0$. В результате решения уравнения логистической кривой получаем зависимость:

$$N_t = K / (1 + e^{a \cdot r_{max} \cdot t})$$

где N_t — численность популяции в момент времени t ;
 e — основание натурального логарифма;
 a — постоянная интегрирования.

Величину K называют еще емкостью среды в отношении особей данной популяции. Здесь речь идет о биологической емкости среды — степени способности природного или при-родно-антропогенного окружения обеспечивать нормальную жизнедеятельность (дыхание, питание, размножение, отдых и т. п.) определенному числу организмов и их сообществ без заметного нарушения самого окружения (Реймерс, 1990).

Однако плато на S-образной кривой далеко не всегда бывает гладким, потому что колебания численности происходят постоянно, что отражается в виде колебаний кривой вокруг асимптоты K (рис. 3.4), эти колебания называются флуктуа-циями численности, которые могут быть сезонными и годовыми. Первые обусловлены абиотическими факторами, вторые, плюс к этому, еще и внутренними, биотическими. Колебания, вызванные биотическими факторами, называют осцилляциями (рис. 3.5). Они отличаются высокой регуляцией и их даже называют циклами. Многие факторы, природные и антропогенные, вызывающие флуктуации, в значительной мере можно учесть, введя в формулу поправочные коэффициенты. Такие формулы позволяют прогнозировать реальный рост популяции животных и подобные процессы в демографии людского населения.



Рис. 3.4. Преобразование J-образной кривой роста численности популяции в S-образную кривую при ограничивающем воздействии лимитирующих факторов (по Т. Миллеру, 1993)



Рис. 3.5. Изменение численности рыси и зайца — классический пример циклических колебаний популяции

В настоящее время уже достаточно примеров, подтверждающих логистическую модель как на чисто природных объектах, так и на природно-антропогенных. Например, А. М. Гиляров (1990) приводит сведения о размножении северных оленей, ин-тродуцированных (вселенных в местообитания, где они раньше не проживали) на острове Берингова моря. С небольших когорт, состоящих из нескольких десятков особей, в течение ряда лет рост численности по экспоненциальному закону приводил к возникновению популяции оленей, состоящей из нескольких тысяч голов. Затем наблюдалось резкое падение численности тоже до нескольких десятков голов за короткое время — 1-3 года. Причина — полное уничтожение пищевых ресурсов, которыми обладали эти острова.

§ 5. Экологические стратегии выживания

Экологическая стратегия выживания — стремление организмов к выживанию. Экологических стратегий выживания множество. Например, еще в 30-х гг. А. Г. Роменский (1938) среди растений различал три основные типа стратегий выживания, направленных на повышение вероятности выжить и оставить после себя потомство: виоленты, пациенты и эксплеренты.

Виоленты (силовики) — подавляют всех конкурентов, например, деревья, образующие коренные леса.

Пациенты — виды, способные выжить в неблагоприятных условиях («тенелюбивые», «солелюбивые» и т. п.).

Эксплеренты (наполняющие) — виды, способные быстро появляться там, где нарушены коренные сообщества, — на вырубках и гарях (осины), на отмелях и т. д.

Все многообразие экологических стратегий заключено между двумя типами эволюционного отбора, которые обозначаются константами-логистического уравнения: г-стратегия и К-стратегия. Тип г-стратегия, или г-отбор, определяется отбором, направленным прежде всего на повышение скорости роста популяции и, следовательно, таких качеств, как высокая плодовитость, ранняя половозрелость, короткий жизненный цикл, способность быстро распространяться на новые местообитания и пережить неблагоприятное время в покоящейся стадии. К-стратегия (или К-отбор) направлена на повышение выживаемости в условиях уже стабилизировавшейся численности. Это отбор на конкурентоспособность, повышение защищенности от хищников и паразитов, повышение вероятности выживаемости каждого потомка, на развитие более совершенных внутривидовых механизмов численности (Гиляров, 1990).

Очевидно, что каждый организм испытывает на себе комбинацию г- и К-отбора, но г-отбор преобладает на ранней стадии развития популяции, а К-отбор уже характерен для стабилизированных систем. Но все-таки оставляемые отбором особи должны обладать достаточно высокой плодовитостью и достаточно развитой способностью выжить при наличии конкуренции и «прессе» хищников. Конкуренция г- и К-отбора позволяет выделять разные типы стратегий и ранжировать виды по величинам г и К в любой группе организмов.

§ 6. Регуляция плотности популяции

Логистическая модель роста популяции предполагает наличие некоей равновесной (асимптотической) численности и плотности. В этом случае рождаемость и смертность должны быть равны, т. е. если $b \cdot d$, то должны действовать факторы, изменяющие либо рождаемость, либо смертность.

Факторы, регулирующие плотность популяции, делятся на зависимые и независимые от плотности. Зависимые изменяются с изменением плотности, а независимые остаются постоянными при ее изменении. Практически, первые — это биотические, а вторые — абиотические факторы.

Влияние независимых от плотности факторов хорошо прослеживается на сезонных колебаниях численности планктонных водорослей. Например, в системе Манычских водохранилищ (Северное Предкавказье) диатомовые водоросли дают два «пика» численности — весной (конец апреля) и осенью (конец сентября), а в остальное время действуют (точнее, преобладают) зависимые от плотности факторы — конкурентная борьба на выживание с бурно развивающимися летом зелеными и сине-зелеными водорослями.

Непосредственно от плотности может зависеть и смертность в популяции. Такое явление происходит с семенами растений, когда зависимая от плотности (т. е. регулирующая) смертность происходит на стадии проростков. Смертность, зависимая от плотности, может регулировать численность и высокоразвитых организмов: довольно часто гибнут птенцы птиц, если их слишком много, а ресурсов не хватает.

Помимо выше описанной регуляции существует еще сальмо-регуляция, при которой на численности популяции сказывается изменение качества особей. Различают саморегуляцию фенотипическую и генотипическую.

Фенотипы — совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе онтогенеза на основе данного генотипа. Дело в том, что при большой скученности (плотности) образуются разные фенотипы за счет того, что в организмах происходят физиологические изменения в результате так называемой стресс-реакции (дистресс), вызываемой неестественно большим скоплением особей. Например, у самок грызунов происходит воспаление надпочечников, что ведет к сокращению рождаемости. Кроме того, нехватка пищи заставляет особей эмигрировать на новые участки, что приводит к большой их гибели в пути и на новых участках, в новых условиях, т. е. повышается смертность и сокращается численность.

Генотипические причины саморегуляции плотности популяций связаны с наличием в ней по крайней мере двух разных генотипов, возникших в результате рекомбинации генов.

При этом возникают особи, способные размножаться с более раннего возраста и более часто, и особи с поздней половозрелостью и значительно меньшей плодовитостью. Первый генотип менее устойчив к стрессу при высокой плотности и доминирует в период подъема пика численности, а второй — более устойчив к высокой скученности и доминирует в период депрессии.

Примером подтверждающим воздействие генотипических изменений, являются известные с незапамятных времен насекомые — саранча. У саранчевых имеются две разнокачественные группы — одиночная и стадная формы, которые морфологически существенно отличаются. В благоприятные по влажности годы преобладают особи одиночной формы и популяция находится в равновесии. В результате же нескольких подряд засушливых лет создаются условия для развития особей стадной фазы.

У стадной формы вылупившиеся из яиц молодые особи (нимфы) быстро двигаются, лучше обеспечены водой и запасами питательных веществ и, хотя у них плодовитость меньше, за счет лучшей выживаемости, более быстрого развития и ярко выраженной способности собираться в группы, процесс размножения идет очень быстро и с нарастающей скоростью.

Образовавшиеся огромные стаи переносятся ветром на огромные расстояния. Так, мигрирующие очень быстро стаи красной саранчи в Центральной Африке могут занимать площадь, в 1500 раз превышающую области обитания одиночной фазы. Если во время миграции будет найдено место, благоприятное по условиям для размножения, размер стаи может увеличиться до невероятных значений. Стая красной саранчи, совершившая налет в Сомали в 1957 г., состояла из 1,6- 10ю особей, и масса ее достигала 50 тыс. т. Если учесть, что за день одна саранча съедает столько, сколько весит сама, то нетрудно представить колоссальные масштабы бедствия. Именно такие нашествия насекомых рассматривались как одно из стихийных бедствий на Международном экологическом конгрессе в Иокогаме (1994).

Циклические колебания можно также объяснить саморегуляцией. Климатические ритмы и связанные с ними изменения в пищевых ресурсах заставляют популяцию вырабатывать какие-то механизмы внутренней регуляции.

Так, у мышевидных грызунов Евразии и Северной Америки один период колебаний, состоящий из стадии подъема численности, пика, спада и депрессии, длите* три-четыре года, иногда пять-шесть лет, а у зайцев — около десяти лет. Одной из известных гипотез такой цикличности является так называемая трофическая (пищевая), утверждающая, что эти циклы зависят не столько от количества пищи, сколько от ее качества (см. рис. 3.5).

Таким образом, саморегуляция обеспечивается механизмами торможения роста численности. Таких гипотетических механизмов три: 1) при возрастании плотности и повышенной частоте контактов между особями возникает стрессовое состояние, уменьшающее рождаемость и повышающее смертность; 2) при возрастании плотности усиливается миграция в новые местообитания, краевые зоны, где условия менее благоприятны и повышается смертность; 3) при возрастании плотности происходят изменения генетического состава популяции — замена быстро размножающихся на медленно размножающихся особей. Это свидетельствует о важнейшей роли популяции как в генетико-эволюционном смысле, так и в чисто экологическом, как элементарной единицы эволюционного процесса, и об исключительной важности событий, протекающих на этом уровне биологической организации, для понимания как существующих опасностей, так и «возможностей управления процессами, определяющими само существование видов в биосфере» (Яблоков, Остроумов, 1983).

контрольные вопросы

1. Каково место популяций в биоте Земли?
2. Что отражают статические показатели популяции?

3. Почему толерантность популяции к факторам среды значительно шире, чем у особи, и каково экологическое значение этого явления?
 4. Что отражают динамические показатели популяции?
 5. Что понимается под продолжительностью жизни вида? «Демографические таблицы» и кривые выживания.
 6. Каковы экологические причины, вызывающие рост численности популяции по экспоненте и по логистической кривой?
 7. В чем суть экологической стратегии выживания?
 8. Как классифицируются экологические факторы, регулирующие плотность популяции?
 9. Какие экологические причины вызывают саморегуляцию плотности популяции?
 10. В чем причины таких стихийных экологических бедствий, как «нашествие» саранчи?
- 1 %

ГЛАВА 4

БИОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА

Когда речь идет об экосистемах, под биотическим сообществом понимается биоценоз, поскольку сообщество представляет собой население биотопа — места жизни биоценоза.

Биоценоз — это надорганизменная система, состоящая из трех компонентов: растительности, животных и микроорганизмов. В такой системе отдельные виды, популяции и группы видов могут заменяться соответственно другими без особого ущерба для содружества, а сама система существует за счет уравнивания сил антагонизма между видами. Стабильность сообщества определяется количественной регуляцией численности одних видов другими, а его размеры зависят от внешних причин — от величины территории с однородными абиотическими свойствами, т. е. биотопа. Функционируя в непрерывном единстве, биоценоз и биотоп образуют биогеоценоз, или экосистему. Границы биоценоза совпадают с границами биотопа и, следовательно, с границами экосистемы. Биотическое сообщество (биоценоз) — это более высокий уровень организации, чем популяция, которая является его составной частью. Биоценоз обладает сложной внутренней структурой. Выделяют видовую и пространственную структуры биоценозов.

1. Видовая структура биоценоза

Для существования сообщества важна не только величина численности организмов, еще важнее видовое разнообразие, которое является основой биологического разнообразия в живой природе. Согласно Конвенции о биологическом разнообразии Конференции ООН по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро, 1992), под биоразнообразием понимается разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем.

Разнообразие в рамках вида является основой стабильности в развитии популяций, разнообразие между видами и, следовательно, популяциями — основа существования биоценоза как основной части экосистемы.

Видовая структура биоценоза характеризуется видовым разнообразием и количественным соотношением видов, зависящих от ряда факторов. Главными лимитирующими факторами являются температура, влажность и недостаток пищевых ресурсов. Поэтому биоценозы (сообщества) экосистем высоких широт, пустынь и высокогорий наиболее бедны видами. Здесь могут выжить организмы, жизненные формы которых приспособлены к таким условиям. Богатые видами биоценозы — тропические леса, с разнообразным животным миром и где трудно найти даже два рядом стоящих дерева одного вида.

Обычно бедными видами природные биоценозы считаются, если они содержат десятки и сотни видов растений и животных, богатые — это несколько тысяч или десятки тысяч видов. Богатство видового состава биоценозов определяется либо относительным, либо абсолютным числом видов и зависит от возраста сообщества: молодые, только начинающие развиваться — бедны видами по сравнению со зрелыми или климаксными сообществами.

Видовое разнообразие — это число видов в данном сообществе или регионе, т. е. имеет более конкретное содержание и является одной из важнейших как качественных, так и количественных характеристик устойчивости экосистемы. Оно взаимосвязано с разнообразием условий среды обитания. Чем больше организмов найдут к данному биотопу подходящие для себя условия по экологическим требованиям, тем больше видов в нем поселится.

Видовое разнообразие в данном местообитании называют (α -разнообразием, а сумму всех видов, обитающих во всех местообитаниях в пределах данного региона, — (γ -разнообразием. Показателями для количественной оценки видового разнообразия, индексами разнообразия обычно служит соотношение между числом видов, значениями их численности, биомассы, продуктивности и т. п., или отношение числа видов к единице площади.

Важным показателем является коэффициент соотношения числа видов между собой. Одно дело, когда среди ста особей содержится пять видов в соотношении 96:1:1:1:1, и другое, если они соотносятся как 20:20:20:20:20. Последнее соотношение явно предпочтительнее, так как первая группировка значительно однообразнее.

Наиболее благоприятные условия для существования множества видов характерны для переходных зон между сообществами, которые называют экотонами, а тенденцию к увеличению здесь видового разнообразия называют краевым эффектом.

Экотон богат видами прежде всего потому, что они попадают сюда из всех приграничных сообществ, но, кроме того, он может содержать и свои характерные виды, которых нет в таких сообществах. Ярким примером этого является лесная «опушка», на которой пышнее и богаче растительность, гнездится значительно больше птиц, больше насекомых и т. п., чем в глубине леса.

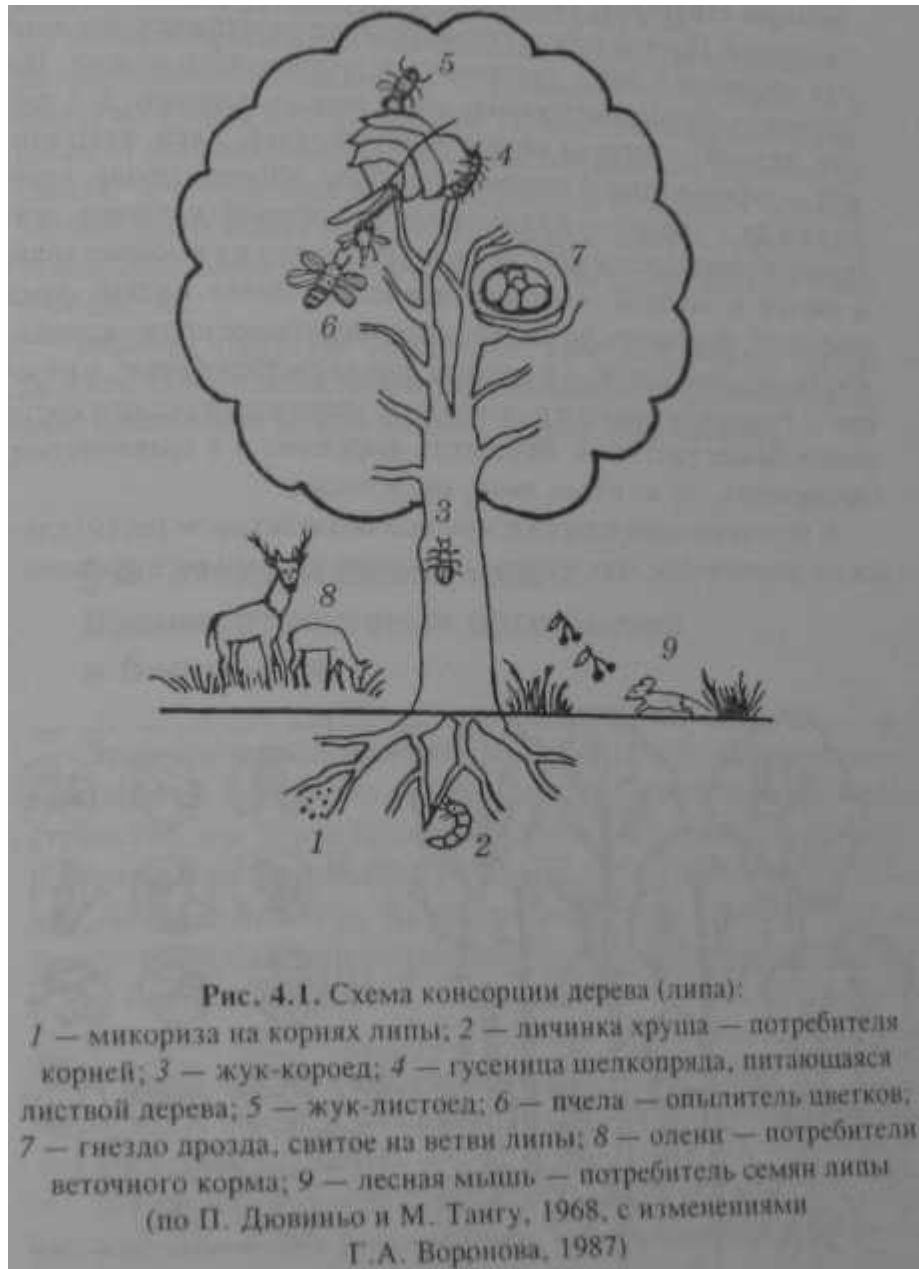
Виды, которые преобладают по численности, называют доминантными, или просто — доминантами данного сообщества. Но и среди них есть такие, без которых другие виды существовать не могут. Их называют эдификаторами (лат. — строители). Они определяют микросреду (микроклимат) всего сообщества и их удаление грозит полным разрушением биоценоза. Как правило, эдификаторами выступают растения — ель, сосна, кедр, ковыль и лишь изредка — животные (сурки).

«Второстепенные» виды — малочисленные и даже редкие — тоже очень важны в сообществе. Их преобладание —■ это гарантия устойчивого развития сообществ. В наиболее богатых биоценозах практически все виды малочисленны, но чем беднее видовой состав, тем больше видов доминантов. При определенных условиях могут быть «вспышки» численности отдельных доминантов.

Для оценки разнообразия используют и другие показатели, которые значительно дополняют вышеуказанные. Обилие вида — число особей данного вида на единицу площади или объема занимаемого ими пространства. Степень доминирования — отношение (обычно в процентах) числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки.

Однако оценка биоразнообразия биоценоза в целом по численности видов будет неправильной, если мы не учтем размеры организмов. Ведь в биоценоз входят и бактерии, и макроорганизмы. Поэтому необходимо организмы объединять в группировки, близкие по размерам. Здесь можно подходить и с точки зрения систематики (птицы, насекомые, сложноцветные и т. п.), экологоморфологической (деревья, травы, мхи и т. п.), либо вообще по размерам (микрофауна, мезофауна и макрофауна почв или илов и т. п.). Кроме того, следует иметь в виду, что внутри биоценоза существуют еще и особые структурные объединения — консорции. Консор-ция — группа разнородных организмов, поселяющихся на теле или в теле особи какого-либо определенного вида — центрального члена консорции, способного создавать вокруг себя определенную микросреду. Другие члены консорции могут создавать более мелкие консорции и т. д., т. е. можно выделить консорции первого, второго, третьего и т. д. порядка. Отсюда ясно, что биоценоз — это система связанных между собой консорции.

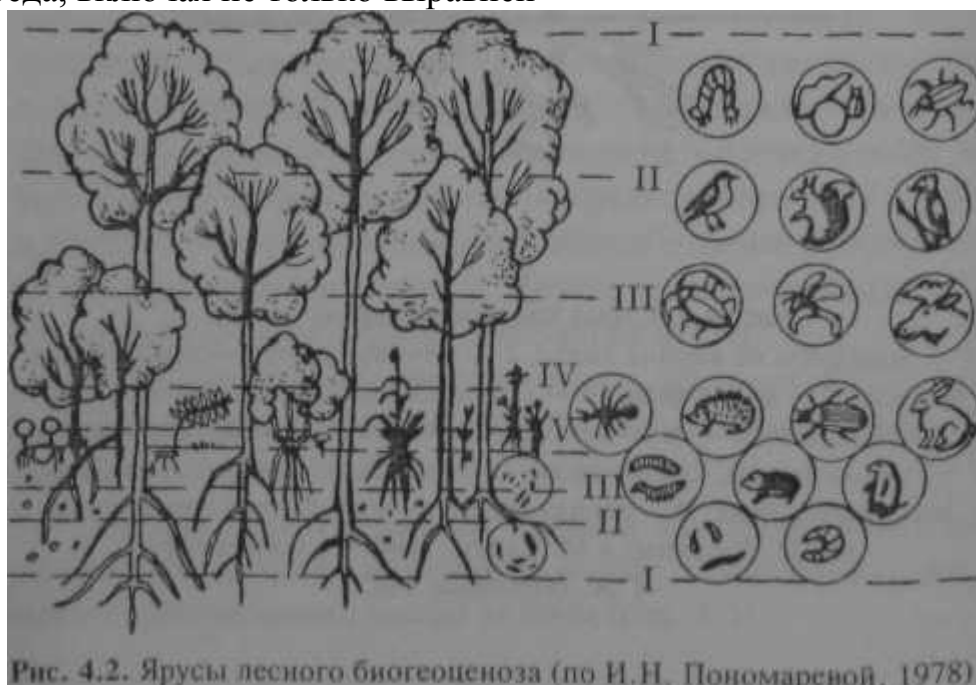
Чаще всего центральными членами консорции являются растения. Возникают консорции на основе тесных разноплановых взаимоотношений между видами (рис. 4.1).



§ 2. Пространственная структура биоценоза

Виды в биоценозе образуют и определенную пространственную структуру, особенно в его растительной части — фитоценозе. Прежде всего четко определяется вертикальное ярусное строение в лесах умеренного и тропического поясов. Например, в широколиственных лесах можно выделить 5-6 ярусов: первый — деревья первой величины (дуб, липа, вяз); второй — деревья второй величины (рябина, яблоня, груша, черемуха и др.); третий — подлесок кустарниковый (крушина, жимолость, бересклет и др.); четвертый состоит из высоких трав, а пятый и шестой, соответственно, из более низких трав (рис. 4.2). Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток — в верхних ярусах светолюбивые, в нижних — теневыносливые и в самом низу улавливают остаток света тенелюбивые растения. Ярусность выражена и в травянистых сообществах, но не столь явно, как в лесах.

В вертикальном направлении под воздействием растительности изменяется микросреда, включая не только выравнен-



нос и повышение температуры, но и изменение газового состава за счет изменения направления потоков углекислого газа ночью и днем, выделения сернистых газов хемосинтезирующими бактериями и т. п. Изменения микросреды способствуют образованию определенной ярусности фауны — от насекомых, птиц и до млекопитающих (см. рис. 4.2),

Помимо ярусности в пространственной структуре биоценоза наблюдается мозаичность — изменение растительности и животного мира по горизонтали. Площадная мозаичность зависит от разнообразия видов, количественного их взаимоотношения, от изменчивости ландшафтных и почвенных условий. Мозаичность может возникнуть и искусственно — в результате вырубки лесов человеком. На вырубках формируется новое сообщество.

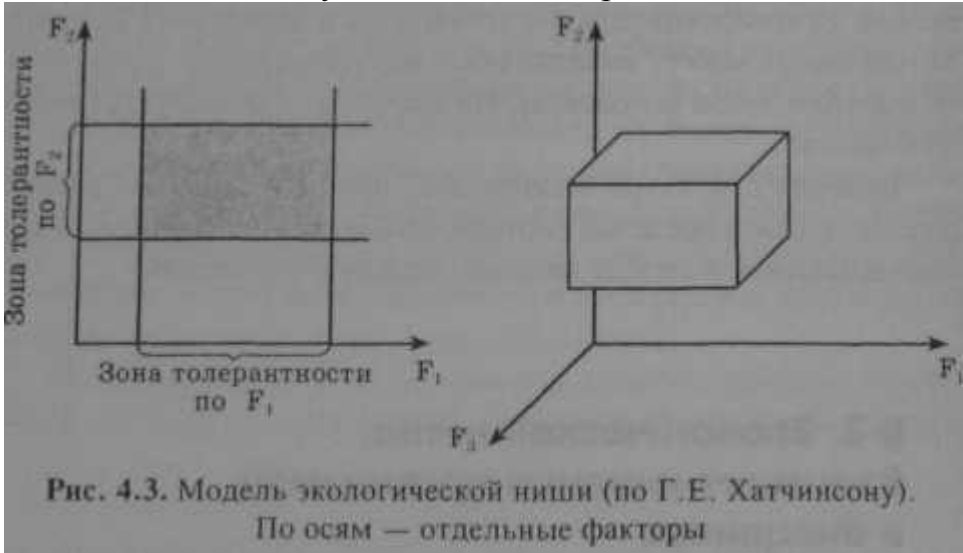
Видовая структура биоценозов, пространственное распределение видов в пределах биотопа, во многом определяется взаимоотношениями между видами, между популяциями.

§ 3. Экологическая ниша. Взаимоотношения организмов в биоценозе

Экологическая ниша — место вида в природе, преимущественно в биоценозе, включающее как положение его в пространстве, так и функциональную его роль в сообществе, отношение к абиотическим условиям существования (Хрусталев, Матишов, 1996). Важно подчеркнуть, что эта ниша не просто физическое пространство, занимаемое организмом, но и его место в сообществе, определяемое его экологическими функциями. Ю. Одум (1975) образно представил экологическую нишу как занятие, «профессию» организма в той системе видов, к которой он принадлежит, а его местообитание — это «адрес» вида.

Знание экологической ниши позволяет ответить на вопросы, как, где и чем питается вид, чьей добычей он является, каким образом и где он отдыхает и размножается (Дажо, 1975).

Модель экологической ниши, предложенная Г.Е. Хатчинсоном* довольно проста: достаточно на ортогональных проекциях отложить значения интенсивности различных факторов, а из точек пределов толерантности восстановить перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет соответствовать экологической нише данного вида (рис. 4.3). Экологическая ниша — это область комбинаций таких значений факторов среды, в пределах которой данный вид может существовать неограниченно долго.



Например, для существования наземного растения достаточно определенного сочетания температуры и влажности, и в этом случае можно говорить о двумерной нише. Для морского животного уже необходимо кроме температуры еще как минимум два фактора — соленость и концентрация кислорода — тогда уже следует говорить о трехмерной нише (рис. 4.3), и т. д. На самом деле этих факторов множество и ниша многомерна.

Экологическую нишу, определяемую только физиологическими особенностями организмов, называют фундаментальной, а ту, в пределах которой вид реально встречается в природе, — реализованной.

Реализованная ниша — это та часть фундаментальной ниши, которую данный вид, популяция в состоянии «отстоять» в конкурентной борьбе. Конкуренция, по Ю. Одуму (1975, 1986), — отрицательные взаимодействия двух организмов, стремящихся к одному и тому же (табл. 4.1). Межвидовая конку* ренция — это любое взаимодействие между популяциями, которое вредно сказывается на их росте и выживании. Конкуренция проявляется в виде борьбы видов за экологические ниши.

Классификация биотических взаимодействий популяций двух видов приведена в табл. 4.1.

Таблица 4.

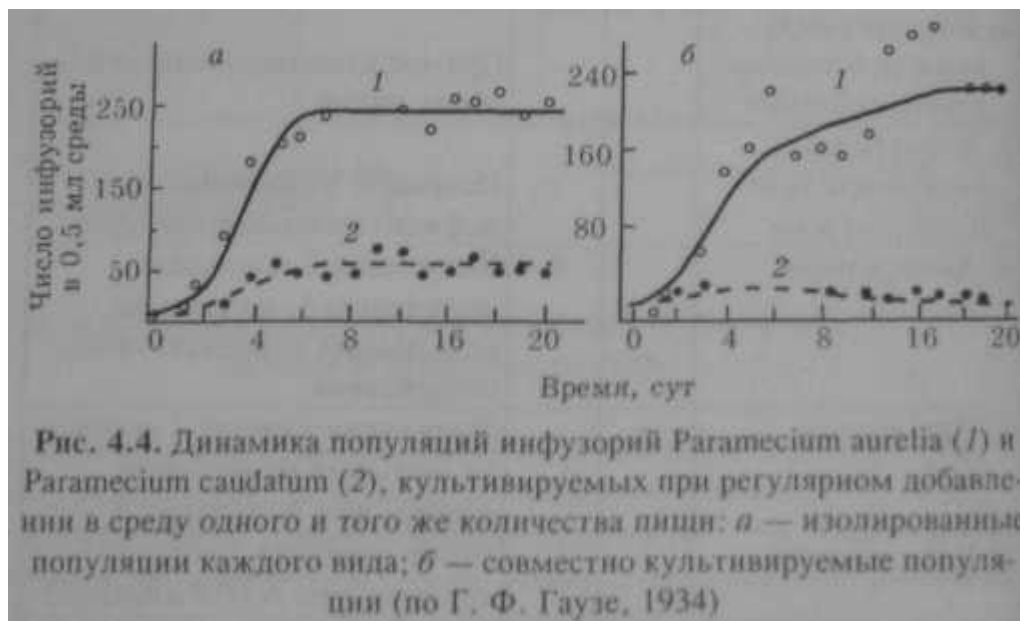
Классификация биотических взаимодействий популяций двух видов (по Ю. Одуму, 1986)

Тип взаимодействия	Виды		Общий характер взаимодействия
	1	2	

1. Нейтрализм	0	0	и одна популяция не влияет 1 на другую
2. Конкуренция, непосредственное взаимодействие	-	-	Прямое взаимное подавление 1 боих видов 1
3. Конкуренция, взаимодействие из-за ресурсов	-	-	Непрямое подавление при дефиците внешнего ресурса
4. Аменсализм	-	0	Популяция 2 подавляет популяцию 1, но сама не испытывает отрицательного воздействия
5. Паразитизм	+	-	Популяция-паразит 1 состоит из меньших по величине особей, чем популяция 2
6. Хищничество	+	-	Особи хищника 1 обычно крупнее, чем особи жертвы 2
7. Комменсализм	+	0	Популяция 1, комменсал, получает пользу от объединения; популяции 2 это объединение безразлично
8. Протокооперация	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов, но не обязательно
9. Мутуализм	+	+	Взаимодействие благоприятно для обоих видов и обязательно

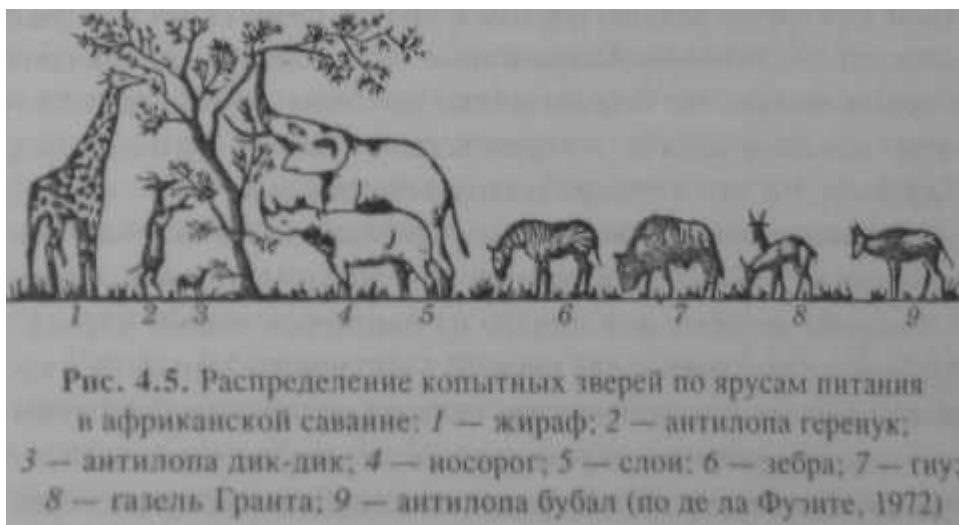
В таблице 4.1 «0» означает, что популяция не испытывает никакого влияния при взаимодействии видов; «4-» — что она получает пользу от взаимодействия видов; «~» — что она испытывает отрицательное влияние такого взаимодействия.

Не существует двух различных видов, занимающих одинаковые экологические ниши, но есть близкородственные виды, часто настолько сходные, что им требуется, по существу, одна и та же ниша. В этом случае, когда ниши частично перекрываются, возникает особо жесткая конкуренция, но в конечном итоге нишу занимает один вид. Явление экологического разобщения близкородственных (или сходных по иным признакам) видов получило название принципа конкурентного исключения, или принципа Гаузе, в честь ученого, доказавшего его существование экспериментально в 1934 г. (рис. 4.4).



Г.Ф. Гаузе экспериментально исследовал конкуренцию двух видов инфузорий: *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*. Их культивировали отдельно и вместе, используя строго дозированную бактериальную пищу. При раздельном культивировании их численность росла по обычной S-образной кривой, при совместном — побеждали в конкурентной борьбе *P. aurelia* (рис. 4.4). Поражение *P. caudatum* объясняется тем, что она плохо переносила накопление в среде продуктов метаболизма бактерий и размножалась медленнее. Но при смене пищи, например при замене ее на дрожжи, побеждала уже *P. caudatum*, так как в благоприятных для обоих видов условиях она имела преимущество за счет способности к более быстрому размножению и увеличению своей численности.

Межвидовая конкуренция за ресурсы может касаться пространства, пищи, биогенных веществ и т. п. Именно уменьшение ресурсов приводит к ситуациям, когда мы имеем дело лишь с отрицательными взаимодействиями. Результатом межвидовой конкуренции может быть либо взаимное приспособление двух видов, либо популяция одного вида замещается популяцией другого вида, а первый вынужден переселиться на другое место или перейти на другую пищу. Если виды живут в разных местах, то говорят, что они занимают разные экологические ниши, если же они живут в одном месте, но потребляют разную пищу, то говорят об их несколько различающихся экологических нишах. Процесс разделения популяциями видов пространства и ресурсов называется дифференциацией экологических ниш (рис. 4.5). На рис. 4.2 также видна дифференциация ниш по ярусам леса.



Главный результат дифференциации ниш — снижение конкуренции. Например, тенелюбивые растения не конкурирую! со светолюбивыми, менее остра конкуренция за ресурсы, численность доминирующего вида, например, регулируется хищниками, и т. п. Иными словами, есть множество обстоятельств при которых разные ■иды-антагонисты могут сосуществовать. И тем не менее это отрицательные взаимодействия, поскольку взаимовлияние видов остается и не позволяет полностью раскрыть свои возможности каждому из них.

Нейтрализм — это такая форма биотических взаимоотношений, когда сожительство двух видов на одной территории не влечет за собой ни положительных, ни отрицательных последствий для них. В этом случае виды не связаны непосредственно друг с другом и даже не контактируют между собой. Например, белки и лоси, обезьяны и слоны и т. п. Отношения нейтральности характерны для богатых видами сообществ.

Аменсализм — это биотические отношения, при которых происходит торможение роста одного вида (аменсаля) продуктами выделения другого. Такие отношения обычно относят к прямой конкуренции и называют антибиозом. Наиболее хорошо они изучены у растений, которые применяют различные ядовитые вещества в борьбе с конкурентами за ресурсы, и данное явление называют аллелопатией.

Аменсализм весьма распространен в водной среде. Например, сине-зеленые водоросли, вызывая цветение воды, тем самым отравляют водную фауну, а иногда даже скот, который приходит на водопой. Аналогичные «способности» проявляют и другие водоросли. Они выделяют пептиды, хинон, антибиотики и другие вещества, которые ядовиты даже в малых дозах. Называют эти яды эктокринными веществами.

Хищничество и паразитизм: отношения хищник — жертва и паразит — хозяин являются результатом прямых пищевых связей, которые для одного из партнеров имеют отрицательные последствия, а для другого — положительные. Все варианты пищевых экологических связей можно отнести к этим типам взаимодействия (в том числе и корова, поедающая траву). Любой гетеротрофный организм в сообществе поедания другого гетеро- или автотрофа.

Хищниками называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют. Для хищников характерно охотничье поведение. Изобилие насекомых, их малые размеры и легкодоступность превращают деятельность плотоядных хищников, обычно птиц, в простое «собираательство»

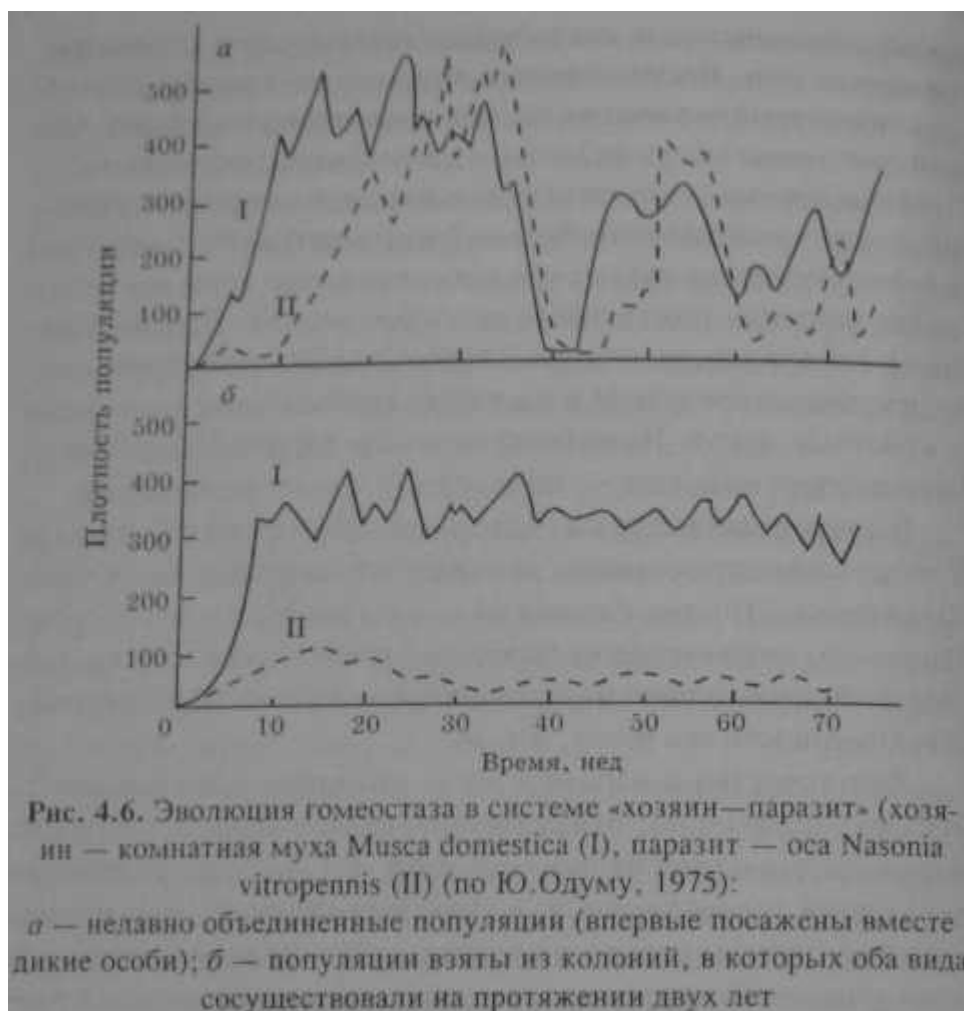
добычи, подобно тому как собирают семена, зерна птицы, питающиеся ими. Насекомоядные хищники по способу овладения пищей приближаются к пастьбе травоядных животных. Некоторые птицы могут питаться и насекомыми, и семенами.

Паразитизм — это такая форма пищевой связи между видами, когда организм-потребитель (коисумент) использует тело живого хозяина не только как источник пищи, но и как место своего обитания (постоянного или временного). Паразиты намного мельче своего хозяина. Паразитические отношения имеют насекомые-вредители и растения, кровососущие насекомые и животные, и т. п. Насекомые-паразиты часто бывают разносчиками эпидемий: вши — тифа, клещи — энцефалита, и др.

В природе существуют системы, состоящие из одного вида и нескольких других видов, являющихся по отношению к нему паразитами. Это так называемые паразитарные комплексы. Например, чтобы успешно бороться с вредителями культурных растений, необходимо изучать состав и плотность комплекса, закономерности его роста, и т. п.

Хищничество и паразитизм — это пример взаимодействия двух популяций, отрицательно сказывающееся на росте и выживании одной из них (см. табл. 4.1, п. 5, 6). Подобные популяции развиваются, т. е. эволюционируют, синхронно, и по мере длительности их взаимодействия коэволюция может привести к снижению степени отрицательного взаимодействия или устранить его вообще, поскольку сильное подавление популяции жертвы или хозяина популяцией хищника или паразита может привести к уничтожению одной из них или обеих.

На рис. 4.6 приводится пример эволюции гомеостаза двух насекомых в системе «хозяин—паразит», которые помещались в клетку, состоящую из 30 пластиковых камер, соединенных друг с другом трубочками, замедлявшими расселение паразита. На рис. 4.6а видны резкие подъемы и спады плотности популяций, так как в этом случае дикие особи недавно посажены вместе. На рис. 4.6 б популяции взяты из колоний, в которых они просуществовали совместно в течение двух лет и здесь уже отмечается более стабильное равновесие, резкие спады отсутствуют, так как у хозяина появляется адаптивная



устойчивость, о чем свидетельствует сильное снижение рождаемости у паразита.

Итак, наиболее жесткая конкуренция проявляется тогда, когда контакт между популяциями установлен недавно, например, вследствие изменений, произошедших в экосистеме под влиянием деятельности человека. Именно поэтому непродуманное вмешательство человека в структуру биоценоза нередко приводит к эпидемическим вспышкам.

Таким образом, при длительном контакте паразитов и хищников с их жертвами влияние на них весьма умеренно, нейтрально или даже благоприятно, а наибольшее повреждающее действие оказывают новые паразиты и хищники. Отсюда вывод; «...необходимо избегать создания новых отрицательных и мимодейств ими. а если они возникли, старайся по возможности сдерживать их» (Ю. Одум, 1975).

К положительным видам взаимодействия Ю. Одум от* носит комменсализм, кооперацию и мутуализм (см. табл. 4,1), Многие экологи считают, что в стабильных экосистемах отрицательные и положительные взаимодействия должны находиться в равновесии.

Комменсализм, кооперацию и мутуализм можно рассматривать как стадии последовательного совершенствования положительных взаимодействий в ходе эволюции,

Комменсализм — это наиболее простой тип положительных взаимодействий (см, табл. 4.1). Комменсалы — организмы, которые поселяются в жилищах других организмов, не причиняя им зла и не принося добра. Для тех животных, у которых они «квартируют», комменсалы безразличны. В океанах и морях в каждой раковине есть организмы, которые получают там укрытие, но они абсолютно безобидны для «владельца» згой раковины.

Протокооперация — это следующий шаг к более тесной интеграции, когда оба организма получают преимущества от объединения, хотя такое сосуществование не обязательно для их выживания. Например, крабы и кишечнополостные: краб «сажает» себе на спину кишечнополостное, которое маскирует и защищает его (имеет стрекательные клетки), но, в свою очередь, оно получает от краба кусочки пищи и использует его как транспортное средство.

Мутуализм (симбиоз) — следующий этап развития зависимости двух популяций друг от друга. Объединение происходит между весьма разными организмами и наиболее важные мутуалистические системы возникают между автотрофами и гетеротрофами. Примером может служить сотрудничество между бактериями, фиксирующими азот, и бобовыми растениями; симбиоз между копытными и бактериями, обитающими в их рубце, и др. Широко известным примером мутуализма является симбиоз водоросли и гриба — лишайники. Функциональная и морфологическая связь этих организмов настолько тесна, что лишайники практически составляют единый организм. Ю. Одум (1975), образно говоря, призывает к тому, чтобы «модель лишайника», прошедшая путь к гармоническому взаимодействию двух различных видов, через паразитизм водоросли, стала символичной для человека, который должен установить мутуалистические отношения с природой, поскольку он является гетеротрофом, зависящим от имеющихся ресурсов. В противном случае «он, подобно «неразумному» и «неприспособленному» паразиту, может довести эксплуатацию своего «хозяина» до такой степени, что погубит себя».

К сказанному о межвидовой борьбе в биоценозе следует добавить, что в 90-х гг. XX в. английские и канадские ученые пришли к выводу, что в лесах деревья и кустарники, наоборот, — помогают друг другу благодаря действию законов всеобщей поддержки. Информация, которая обеспечивает такое взаимодействие, передается под землей благодаря грибку микориза, имеющемуся на корнях всех растений.

Из приведенной характеристики биоценозов ясно, что их устойчивость (гомеостаз) зависит прежде всего от изменений в структуре сообществ, от динамики видового разнообразия, от изменений в трофической цепи и, в известной мере, от регуляции биоценоза с помощью аллелохимических факторов и др.

Контрольные вопросы

1. Что понимается под биоразнообразием?

2. Почему видовое разнообразие является основой биологического разнообразия в живой природе?

3. Что такое экотон и каковы причины краевого эффекта?
4. Какие существуют показатели оценки биоразнообразия биологических сообществ?
5. Как отражается биоразнообразие в пространственной структуре биоценоза?
6. Что такое экологическая ниша?
7. В чем причина конкурентной борьбы за экологическую нишу и суть принципа Гаузе?
8. Почему дифференциация ниш ведет к снижению конкуренции?
9. В чем состоят отрицательные взаимодействия между видами? Кoeволюция системы «хищник-жертва» или «паразит—хозяин».
10. В чем состоят положительные взаимодействия между видами?
11. Почему, по мнению Ю. Одума, человек должен установить мутуалистические отношения с природой?

ГЛАВА 5

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

§ 1. Концепция экосистемы

«Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями, представляет собой экологическую систему, или экосистему» (Ю. Одум, 1986).

Главным предметом исследования при экосистемном подходе в экологии становятся процессы трансформации вещества и энергии между биотой и физической средой, т. е. возникающий биогеохимический круговорот веществ в экосистеме в целом (рис. 5.1). Это позволяет дать обобщенную интегрированную оценку результатов жизнедеятельности сразу многих отдельных организмов многих видов, так как по биогеохимическим функциям, т. е. по характеру осуществляемых в природе процессов превращения вещества и энергии, организмы более однообразны, чем по своим морфологическим признакам и строению. Например, все высшие растения потребляют одни и те же вещества, все они используют свет и благодаря фотосинтезу образуют близкие по составу органические вещества и выделяют кислород.

В настоящее время концепция экосистемы — одно из наиболее важных обобщений биологии — играет весьма важную роль в экологии. Во многом этому способствовали два обстоятельства, на которые указывает Г.А. Новиков (1979): во-первых, экология как научная дисциплина созрела для такого рода

обобщений и они стали жизненно необходимы, а во-вторых, сейчас как никогда остро встали вопросы охраны биосферы и теоретического обоснования природоохранных мероприятий, котор

всего на концепцию биотических сообществ — экосистем. Кроме того, как считает ГЛ. Новиков, распространению идеи экосистемы способствовала гибкость самого понятия, так как к экосистемам можно относить биотические сообщества любого масштаба с их средой обитания — от пруда до Мирового океана и от пня в лесу до обширного лесного массива, например тайги. В связи с этим выделяют: микроэкосистемы (подушка лишайника и т. п.); мезоэкосистемы (пруд, озеро, степь и др.); макроэкосистемы (континент, океан) и, наконец, глобальную экосистему (биосфера Земли), или экосферу, — интеграцию всех экосистем мира.

Типичным примером экосистемы может быть подушка лишайника на стволе дерева. Выше мы уже приводили пример классического мутуализма, к которому пришли грибы и водоросли через паразитизм последних. Здесь продуценты — сим-биотические водоросли, консументы — различные мелкие чле-



нистоногие и др. Гифы грибов и большинство микроскопических животных выступают также и в роли редуцентов, живущих за счет тканей отмерших водорослей.

Замкнутость круговорота в такой системе невелика: часть продуктов распада выносится за пределы лишайника дожде* вы ми водами, часть животных мигрирует в другие местообитания.

Границы этой экосистемы очерчены границами лишайника, но ее существование будет достаточно стабильным, если вынос будет компенсироваться поступлением вещества. Но есть экосистемы, в которых внутренний круговорот вещества вообще малоэффективен — реки, склоны гор, — здесь стабильность поддерживается только перетоком вещества извне. Многие системы достаточно автономны — пруд

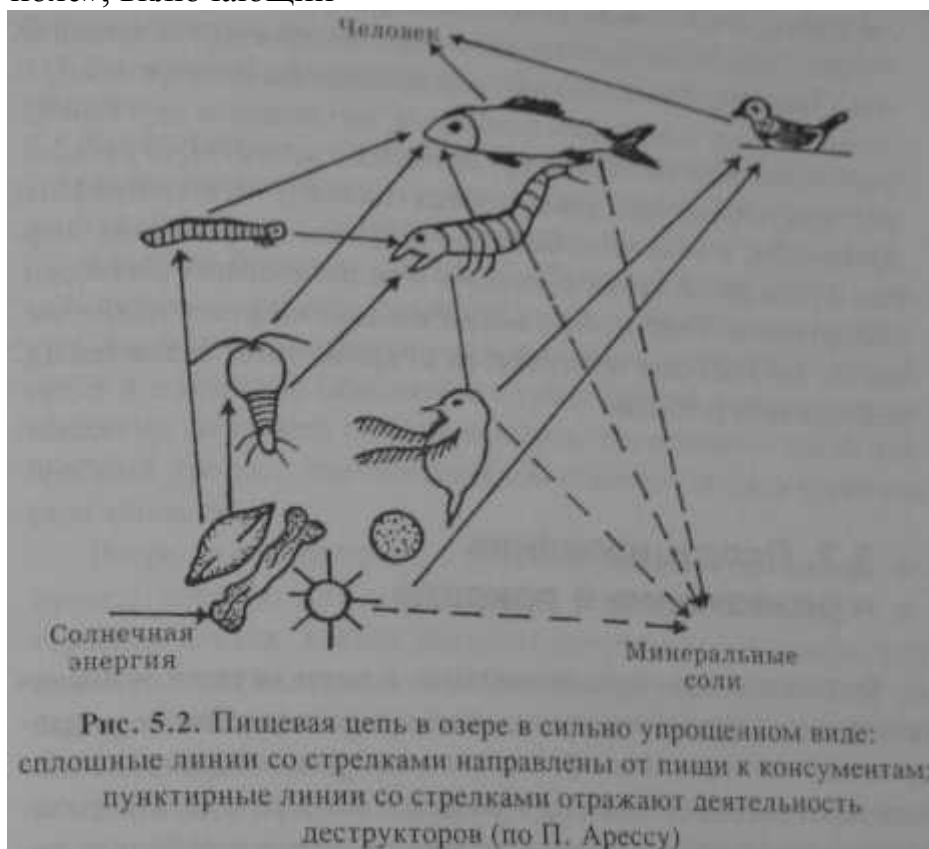
др. Но даже биосфера Земли часть веществ отдает в космос и получает вещества из космоса.

Таким образом, природные экосистемы — это открытые системы: они должны получать и отдавать вещества и энергию.

Запасы веществ, усвояемые организмами, и прежде всего продуцентами, в природе неограничены. Если бы эти вещества не использовались многократно, а точнее, не были бы вовлечены в этот вечный круговорот, то жизнь на Земле была бы вообще невозможна. Такой «бесконечный» круговорот (рис. 5.1) биогенных компонентов возможен лишь при наличии функционально различных групп организмов, способных осуществлять и поддерживать поток веществ, извлекаемых ими из окружающей среды.

Для поддержания круговорота веществ в экосистеме необходимы неорганические молекулы в усвояемой для продуцентов форме, консументы, питающиеся продуцентами и другими консументами, а также редуценты, восстанавливающие органические вещества снова до неорганических молекул для питания продуцентов (рис. 5.2).

С точки зрения пищевых взаимодействий организмов, трофическая структура экосистемы делится на два яруса: 1) верхний — автотрофный ярус, или «зеленый пояс», включающий



фотосинтезирующие организмы, создающие сложные органические молекулы из неорганических простых соединений, и 2) нижний — гетеротрофный ярус, или «коричневый пояс» почв и осадков, в котором преобладает разложение отмерших органических веществ снова до простых минеральных образований. Однако, чтобы разобраться в сложных биологических взаимодействиях в экосистеме, с

компонентов, об экологической роли которых мы уже говорили выше: 1) неорганические вещества (C, N, CO₂, H₂O, P, O и др.), участвующие в круговоротах; 2) органические соединения (белки, углеводы, липиды, гумусовые вещества и др.), связывающие биотическую и абиотическую части; 3) воздушную, водную и субстратную среду, включающую абиотические факторы; 4) про-

дукторы — автотрофные организмы, в основном зеленые растения, способные производить пищу из простых неорганических веществ; 5) консументы, или фаготрофы (пожиратели), — гетеротрофы, в основном животные, питающиеся другими организмами или частицами органического вещества; 6) редуценты, или сапротрофы (питающиеся гнилью), — гетеротрофные организмы, в основном бактерии и грибы, получающие энергию путем разложения отмершей или поглощения растворенной органики. Сапротрофы высвобождают неорганические элементы питания для продуцентов и, кроме того, являются пищей для консументов.

§ 2. Продуктирование и разложение в природе

Фотосинтезирующие организмы, и лишь отчасти хемосинтезирующие, создают органические вещества на Земле — продукцию — в количестве 100 млрд т/год и примерно такое же количество веществ должно превращаться в результате дыхания растений в углекислый газ и воду. Однако этот баланс неточен, так как известно, что в прошлые геологические эпохи создавался избыток органического вещества, в особенности 300 млн лет тому назад, что выразилось в накоплении в осадочных породах угля. Человечество использует это энергетическое сырье.

Избыток образовался вследствие того, что в соотношении O₂/CO₂ баланс сместился в сторону CO₂ и заметная часть продуцированного вещества, хотя и очень небольшая, не расходовалась на дыхание и не разлагалась, а фосфор и калий (окаменевала) и сохранялась в осадках. Сдвиг баланса в сторону повышения содержания кислорода около 100 млн лет назад сделало возможным эволюцию и существование высших форм ЖИЗНИ.

Без процессов дыхания и разложения, так же как и без фотосинтеза, жизнь на Земле была бы невозможна.

Дыхание — это процесс окисления, который еще в древности справедливо сравнивали с горением. Благодаря дыханию как бы «сгорает» накопленное при фотосинтезе органическое вещество.

Итак, дыхание — процесс гетеротрофный, приблизительно уравнивающий автотрофное накопление органического вещества. Различают аэробное, анаэробное дыхание и брожение.

Аэробное дыхание — процесс, обратный фотосинтезу, где окислитель — газообразный кислород — присоединяет водород. Анаэробное дыхание происходит обычно в бескислородной среде и в качестве окислителя служат другие неорганические вещества, например сера. И наконец, брожение

такой анаэробный процесс, где окислителем становится само органическое вещество.

Посредством процесса аэробного дыхания организмы получают энергию для поддержания жизнедеятельности и построения клеток. Бескислородное дыхание — это основа жизнедеятельности сапрофагов (бактерии, дрожжи, плесневые грибы, простейшие). Аэробное дыхание превосходит, и значительно, анаэробное в скорости.

Если поступление детрита (частичек отмершей органики) в почву или в донный осадок происходит в больших количествах, то бактерии, грибы, простейшие быстро расходуют кислород на его разложение, которое резко замедляется, но не останавливается вследствие «работы» организмов с анаэробным метаболизмом.

Итак, в целом можно утверждать, что происходит некоторое отставание гетеротрофного разложения от продуцирования во времени. И, как было подчеркнуто выше, такое соотношение наблюдается на уровне биосферы. «Отставание гетеротрофной утилизации продуктов автотрофного метаболизма есть, следовательно, одно из важнейших свойств экосистемы» (Ю. Одум, 1975). Однако в результате деятельности человека это свойство находится под угрозой и прежде всего из-за непомерного потребления кислорода огромными двигателями и другими аппаратами, которое может привести к снижению продукции.

Разложение детрита путем его физического размельчения и биологического воздействия и доведение его еа-профагами до образования гумуса, гумификация, идет относительно быстро. Однако последний этап, минерализация гумуса, — процесс медленный, обуславливающий запаздывание разложения по сравнению с продуцированием,

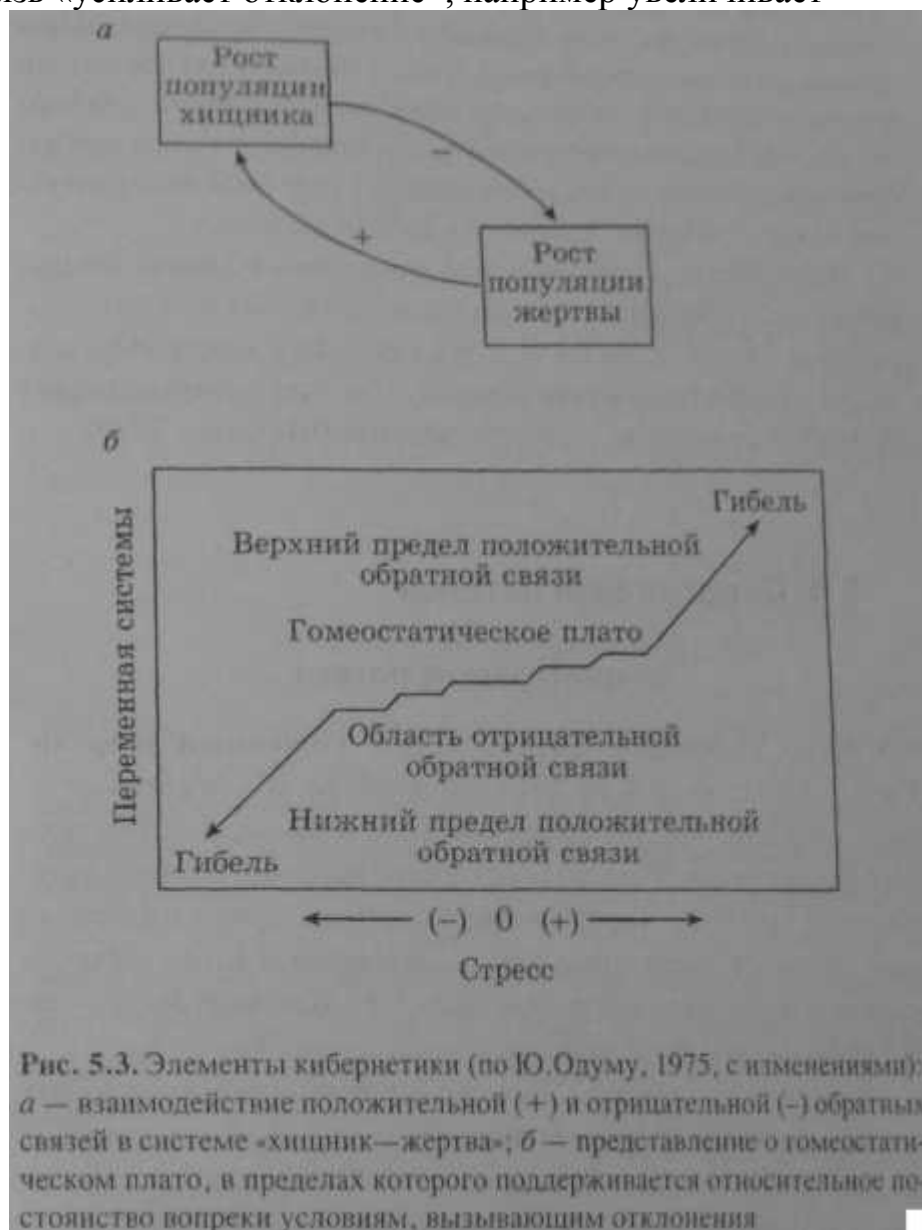
Кроме биотических факторов в разложении принимают участие и абиотические (пожары, которые можно считать «агентами разложения»). Но если бы мертвые организмы не разлагались гетеротрофными микроорганизмами и сапрофагами, для которых они служат пищей, все питательные вещества оказались бы в мертвых телах и никакая новая жизнь не могла бы возникать.

§ 3. Гомеостаз экосистемы

Гомеостаз — способность биологических систем — организма, популяции и экосистемы — противостоять изменениям и сохранять равновесие. Исходя из кибернетической природы экосистем гомеостатический механизм — это обратная связь. Например, у пойкилотермных животных изменение температуры тела регулируется специальным центром в мозге, куда постоянно поступает сигнал обратной связи, содержащий данные об отклонении от нормы, а от центра поступает сигнал, возвращающий температуру к норме. В механических системах аналогичный механизм называют сервомеханизмом, например, термостат управляет печью.

Для управления экосистемами не требуется регуляция извне — это саморегулирующаяся система. Саморегулирующийся гомеостаз на экосистемном уровне обеспечен множеством управл

Один из них — субсистема «хищник—жертва» (рис. 5.3). Между условно выделенными кибернетическими блоками управление осуществляется посредством положительных и отрицательных связей. Положительная обратная связь «усиливает отклонение*», например увеличивает



чрезмерно популяцию жертвы. Отрицательная обратная связь «уменьшает отклонение», например, ограничивает рост популяции жертвы за счет увеличения численности популяции хищников. Эта кибернетическая схема (рис. 5.3 а) отлично иллюстрирует процесс коэволюции в системе «хищник—жертва», так как в этой «связке» развиваются и взаимные адаптационные процессы (см. рис. 3*5). Если в эту систему не вмешиваются другие факторы (например, человек уничтожил хищника), то результат саморегуляции будет описываться гомеостатическим плато (рис. 536) ~ областью отрицательных связей, а при нарушении системы начинают преобладать обратные положительные связи, что может привести к гибели системы.

Наиболее устойчивы крупные экосистемы и самая стабильная из них — биосфера, а наиболее неустойчивы молодые экосис

тем, что в больших экосистемах создается саморегулирующий гомеостаз за счет взаимодействия круговоротов веществ и потоков энергии (Ю. Одум, 1975).

§ 4. Энергия экосистемы

Энергетические потоки

Жизнь на Земле существует за счет солнечной энергии. Свет — единственный на Земле пищевой ресурс, энергия которого, в соединении с углекислым газом и водой, рождает процесс фотосинтеза. Фотосинтезирующие растения создают органическое вещество, которым питаются травоядные животные, ими питаются плотоядные и т. д., в конечном итоге растения «кормят» весь остальной живой мир, т. е. солнечная энергия через растения как бы передается всем организмам.

Энергия передается от организма к организму, создающих пищевую, или трофическую цепь: от автотрофов, продуцентов (создателей) к гетеротрофам, консументам (пожирателям) и так 4-6 раз с одного трофического уровня на другой.

Трофический уровень — это место каждого звена в пищевой цепи. Первый трофический уровень — это продуценты, все остальные — консументы. Второй трофический уровень — это растительноядные консументы; третий — плотоядные консументы, питающиеся растительноядными формами; четвертый — консументы, потребляющие других плотоядных, и т. д. Следовательно, можно и консументов разделить по уровням: коми** менты первого, второго, третьего и т. д. порядков (рис. 5.4)

Четко распределяются по уровням лишь консументы, специализирующиеся на определенном виде пищи. Однако есть ли лы, которые питаются мясом и растительной пищей (Человек, медведь и др.), которые MOiyr включаться в пищевые цепи на любом уровне.

Пища, поглощаемая консументом, усваивается не полно* стью — от 12 до 20% у некоторых растительноядных, до 75% и более у плотоядных. Энергетические затраты связаны прежде всего (рис. 5.5) с поддержанием метаболических процессов, которые называют тратой на дыхание, оцениваемой общим количеством CO_2 , выделенного организмом. Значительно меньшая часть идет на образование тканей и некоторого запаса питательных веществ, т. е. на рост. Остальная часть пищи выделяется в виде экскрементов. Кроме того, значительная часть энергии рассеивается в виде тепла при химических реакциях в организме и особенно при активной мышечной работе. В конечном итоге вся энергия, использованная на метаболизм, превращается в тепловую и рассеивается в окружающей среде. Таким образом, большая часть энергии при переходе с одного трофического уровня на другой, более высокий, теряется.



Приблизительно потери составляют около 90%. на каждый эле* дуютии уровень передается не более 10% энергии от предыду* щего уровня. Так, если калорийность продуцента 1000 Дж, то при попадании в тело фитофага остается 100 Дж, в теле хищника уже 10 Дж, а если этот хищник будет съеден другим, то на его долю останется лишь 1 Дж, т. е. 0,1 % от калорийности растительной пищи.

Однако такая строгая картина перехода энергии с уровня на уровень не совсем реальна, поскольку трофические цепи экосистем сложно переплетаются, образуя трофические сети. Но конечный тот: рассеивание и потеря энергии, которая, чтобы существовала жизнь, должна возобновляться.



Нельзя забывать еще и мертвую органику, которой питаются значительная часть гетеротрофов. Среди них есть и сапрофаги и сапрофиты (грибы), использующие энергию, заключенную в детрите. Поэтому различают два вида трофических цепей: цепи выедания или пастбищные, которые начинаются с поедания фотосинтезирующих организмов, и детритные цепи разложения, которые начинаются с остатков отмерших растений, трупов и экскрементов животных.

Таким образом, входя в экосистему, поток лучистой энергии разбивается на две части, распространяясь по двум видам трофических сетей, но источник энергии общий — солнечный свет.

Принцип биологического накопления

В круговорот веществ в экосистеме часто добавляются вещества, попадающие сюда извне. Они концентрируются в трофических цепях и накапливаются в них, т. е. происходит их биологическое накопление. Это явление наглядно видно на примере концентрирования радионуклидов и пестицидов в трофических цепях.

Наиболее известна способность к биологическому накоплению у ДДТ — вещества, ранее широко применявшегося для борьбы с вредными насекомыми и запрещенного к применению в настоящее время. Ю. Одум (1975) приводит пример того, как недоучет закономерностей

накопления, обусловленного экологическими процессами, привел к гибели птиц, питающихся гидробионтами, хотя опыляли комаров на болотах Лонг-Айленда (п-ов Флорида), давая концентрацию ДДТ значительно ниже дозы, смертельной для рыб и других животных. Он объясняет это тем, что ядовитые осадки адсорбировались на детрите, концентрировались в тканях редуцентов (детритофагов) и мелкой рыбы, а дальше — в хищниках, таких как рыбацкие птицы. Благодаря многократному поглощению с начала детритной цепи яд накапливался в жировых отложениях рыб и птиц. И даже если его доза ниже смертельной и птицы не погибали сами, то ДДТ препятствовал образованию яичной скорлупы: тонкая скорлупа ломалась еще до того, как разовьется птенец. Такие явления могут привести к уничтожению целых популяций хищных птиц, например скопы.

Таким образом, принципы биологического накопления надо учитывать при любых поступлениях загрязнений в среду.

§ 5. Биологическая продуктивность экосистем

Продуктивность экологической системы — это скорость, с которой продуценты усваивают лучистую энергию в процессе фотосинтеза и хемосинтеза, образуя органическое вещество, которое затем может быть использовано в качестве пищи.

Уровни производства органического вещества

Различают разные уровни продуцирования, на которых создается первичная и вторичная продукция. Органическая масса, создаваемая продуцентами в единицу времени, называется первичной продукцией, а прирост за единицу времени массы консументов — вторичной продукцией.

Первичная продукция подразделяется как бы на два уровня — валовую и чистую продукцию. Валовая первичная продукция — это общая масса валового органического вещества, создаваемая растением в единицу времени при данной скорости фотосинтеза, включая и траты на дыхание.

Растения тратят на дыхание от 40 до 70% валовой продукции. Меньше всего ее тратят планктонные водоросли — около 40% от всей использованной энергии. Та часть валовой продукции, которая не израсходована «на дыхание», называется чистой первичной продукцией; она представляет собой величину прироста растений и именно эта продукция потребляется консументами и редуцентами.

Вторичная продукция не делится уже на валовую и чистую, так как консументы и редуценты, т. е. все гетеротрофы, увеличивают свою массу за счет первичной продукции, т. е. используют ранее созданную продукцию.

Рассчитывают вторичную продукцию отдельно для каждого трофического уровня, так как она формируется за счет энергии, поступающей с предшествующего уровня.

Все живые компоненты экосистемы — продуценты, консументы и редуценты — составляют общую биомассу (живой вес) сообщества в целом или его отдельных частей, тех или иных групп организмов. Биомассу обычно выражают через сырой и сухой вес, но можно выразить и в энергетических

единицах — в калориях, джоулях и т. п., что позволяет выявить связь между величиной поступающей энергии и, например, средней биомассой.

На образование биомассы расходуется не вся энергия, но та энергия, которая используется, создает первичную продукцию и может расходоваться в разных экосистемах по-разному. Если скорость ее изъятия консументами отстаёт от скорости прироста растений, то это ведет к постепенному приросту биомассы продуцентов и возникает избыток мертвого органического вещества. Последнее приводит к заторфовыванию болот, зарастанию мелких водоемов, созданию большого запаса подстилки в таежных лесах и т. п.

В стабильных сообществах практически вся продукция тратится в трофических сетях и биомасса остается постоянной.

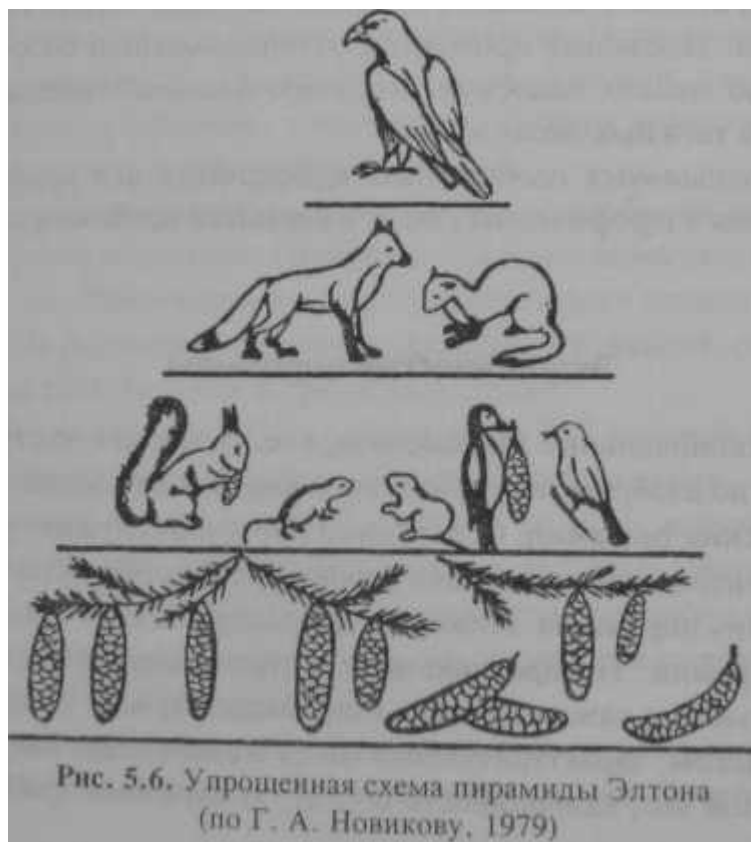
Экологические пирамиды

Функциональные взаимосвязи, т. е. трофическую структуру, можно изобразить графически, в виде так называемых экологических пирамид. Основанием пирамиды служит уровень продуцентов, а последующие уровни питания образуют этажи и вершину пирамиды. Известны три основных типа экологических пирамид: 1) пирамида чисел, отражающая численность организмов на каждом уровне (пирамида Элтона); 2) пирамида биомассы, характеризующая массу живого вещества. — общий сухой вес, калорийность и т. д.; 3) пирамида продукции

или энергии), имеющая универсальный характер, показывает изменение первичной продукции (или энергии) на последовательных трофических уровнях.

Пирамида чисел отображает отчетливую закономерность, обнаруженную Элтоном: количество особей, составляющих последовательный ряд звеньев от продуцентов к консументам, неуклонно уменьшается (рис. 5.6). В основе этой закономерности лежит, во-первых, тот факт, что для уравнивания массы большого тела необходимо много маленьких тел; во-вторых, от низших трофических уровней к высшим теряется количество энергии (от каждого уровня до предыдущего доходит лишь 10% энергии) и, в-третьих, обратная зависимость метаболизма от размера особей (чем мельче организм, тем интенсивнее обмен веществ, тем выше скорость роста их численности и биомассы).

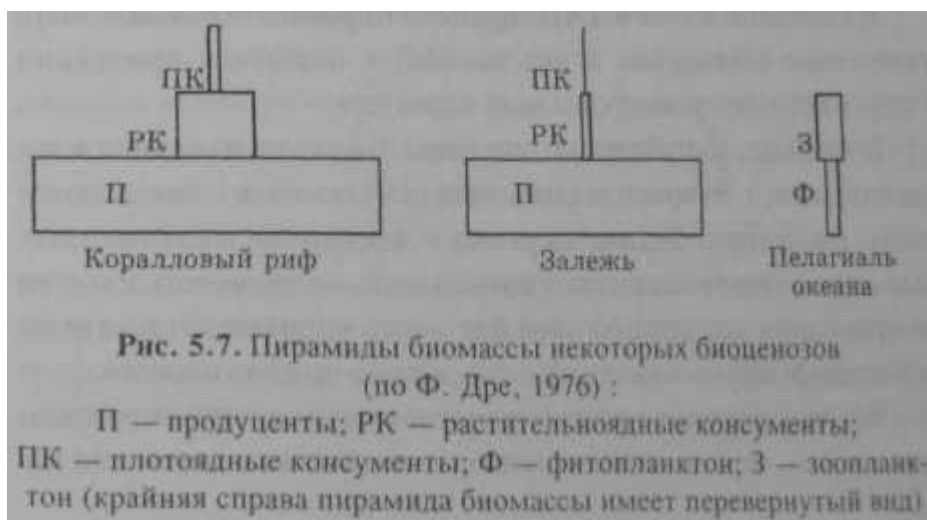
Однако пирамиды численности будут сильно различаться по форме в разных экосистемах, поэтому численность лучше



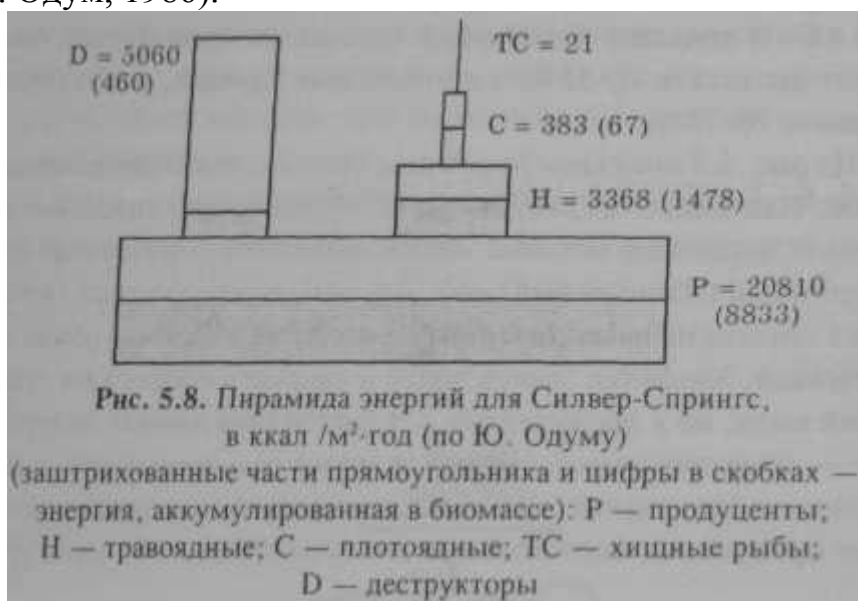
приводить в табличной форме, а вот биомассу — в графической. Она четко указывает на количество всего живого вещества на данном трофическом уровне, например, в единицах массы на единицу площади — г/м^2 или на объем — г/м^3 и т. д.

В наземных экосистемах действует следующее правило пирамиды биомасс: суммарная масса растений превышает массу всех травоядных, а их масса превышает всю биомассу хищников. Это правило соблюдается, и биомасса всей цепочки изменяется с изменениями величины чистой продукции, отношение годового прироста которой к биомассе экосистемы невелико и колеблется в лесах разных географических зон от 2 до 6%. И только в луговых растительных сообществах она может достигать 40-55 %, а в отдельных случаях, в полупустынях — 70-75%.

На рис. 5.7 показаны пирамиды биомасс некоторых биоценозов. Как видно из рисунка, для океана приведенное выше правило пирамиды биомасс недействительно — она имеет перевернутый (обращенный) вид. Для экосистемы океана характерна тенденция накопления биомассы на высоких уровнях у хищников. Хищники живут долго и скорость оборота их поколений мала, но у продуцентов — у фитопланктонных водорослей — оборачиваемость может в сотни раз превышать запас биомассы. Это значит, что их чистая продукция и здесь превышает продукцию, поглощенную консументами, т. е. через уро-



вень продуцентов проходит больше энергии, чем через всех кои-сументов. Отсюда понятно, что еще более совершенным отражением влияния трофических отношений на экосистему должно быть правило пирамиды продукции (или энергии): на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени (или энергии), больше, чем на последующем. Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в трофических цепях. На рис. 5.8 показана пирамида энергий (Ю. Одум, 1986).



В конечном итоге все три правила пирамид отражают энергетические отношения в экосистеме, а пирамида продукции (энергии) имеет универсальный характер.

В природе, в стабильных системах биомасса изменяется незначительно, т. е. природа стремится использовать полностью валовую продукцию. Знание энергетики экосистемы и количественные ее показатели позволяют точно учесть возможность изъятия из природной экосистемы того или иного количества растительной и животной биомассы без подрыва ее продуктивности.

Человек получает достаточно много продукции от приполных систем тем не менее основным источником пищи для не-

го является сельское хозяйство. Создав агроэкосистемы, человек стремится получить как можно больше чистой продукции растительности, но ему необходимо тратить половину растительной массы на выкармливание травоядных животных, птиц и т. д., значительная часть продукции идет в промышленность и теряется в отбросах, т. е. и здесь теряется около 90% чистой продукции и только около 10% непосредственно используется на потребление человеком.

В природных экосистемах энергетические потоки также изменяются по своей интенсивности и характеру, но этот процесс регулируется действием экологических факторов, что проявляется в динамике экосистемы в целом.

§ 6. Динамика экосистемы

Экосистема испытывает те же динамические процессы, что и ее популяции и сообщества: цикличность, смену популяций и биоценозов, и др.

Цикличность

Суточная, сезонная и многолетняя периодичность внешних условий и проявление внутренних (эндогенных) ритмов организмов, флуктуации популяций достаточно синхронно отражается в цикличности всего сообщества — биоценоза.

Суточные циклы наиболее резко выражены в условиях климата высокой континентальности, где значительная разница между дневными и ночными температурами. Например, в песчаных пустынях Средней Азии в жаркий полдень многие животные прячутся в норы или ведут ночной образ жизни летом, а некоторые — зимой переходят на дневной (змеи, пауки и др.). Однако суточные ритмы наблюдаются во всех географических зонах, и даже в тундре в полярный день растения закрывают и открывают свои цветки в соответствии с этими ритмами.

Сезонная цикличность выражается и том, что на определенный период из биоценоза «выпадают» группы животных и даже целые популяции, впадающие в спячку, в период диапаузы или оцепенений, при исчезновении однолетних трав, опадении листвы и т. п. Это в слабой форме выражено даже во влажных тропических лесах.

Многолетняя цикличность проявляется благодаря флуктуациям климата. Многолетняя периодичность в изменении численности биоценоза, вызванная резко неравномерным выпадением осадков по годам, с периодическим повторением засух, хорошо иллюстрируется повторением массовых размножений животных, например саранчовых (налеты саранчи).

Многолетняя цикличность может быть связана с особенностями развития растений — эдификаторов. Например, в буковых лесах сомкнутые кроны многолетних деревьев угнетают растительность нижних ярусов, но, как только бук упадет, начинают бурно расти молодые деревья и крона восстанавливается. Так происходит обновление букового леса, на которое в естественных условиях требуется цикл в 250 лет.

Экологическая сукцессия

Ю. Одум (1986) под экологической сукцессией понимает вообще весь процесс развития экосистемы. Более конкретное о

явлению Н. Ф. Реймерс (1990): «Сукцессия — последовательная смена биоценозов, преемственно возникающая на одной и той же территории (биотопе) под влиянием природных факторов (в том числе и внутренних противоречий самих биоценозов) или воздействия человека». Изменения в сообществе в результате сукцессии носят закономерный характер и обусловлены взаимодействием организмов между собой и с окружающей абиотической средой.

Экологическая сукцессия происходит в определенный отрезок времени, в который изменяется видовая структура сообщества и абиотическая среда его существования вплоть до кульминации его развития — возникновения стабилизированной системы. Такую стабилизированную экосистему называют климак-

сом. В этом состоянии система находится тогда, когда в ней на единицу энергии приходится максимальная биомасса и максимальное количество симбиотических связей между организмами (К). Одум, 1975). Однако к этому состоянию система проходит через ряд стадий развития, первые из которых часто называют стадией первых поселенцев. Поэтому в более узком смысле сукцессия — это последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе.

Стабильность сообщества может быть длительной лишь в том случае, если изменения среды, вызванные одними организмами, точно компенсируются деятельностью других, с противоположными экологическими требованиями. Это условие нарушается при нарушении круговорота веществ, и тогда часть популяций, которые не могут выдержать конкуренции, вытесняются другими, для которых эти условия благоприятны, и го-меостаз восстанавливается.

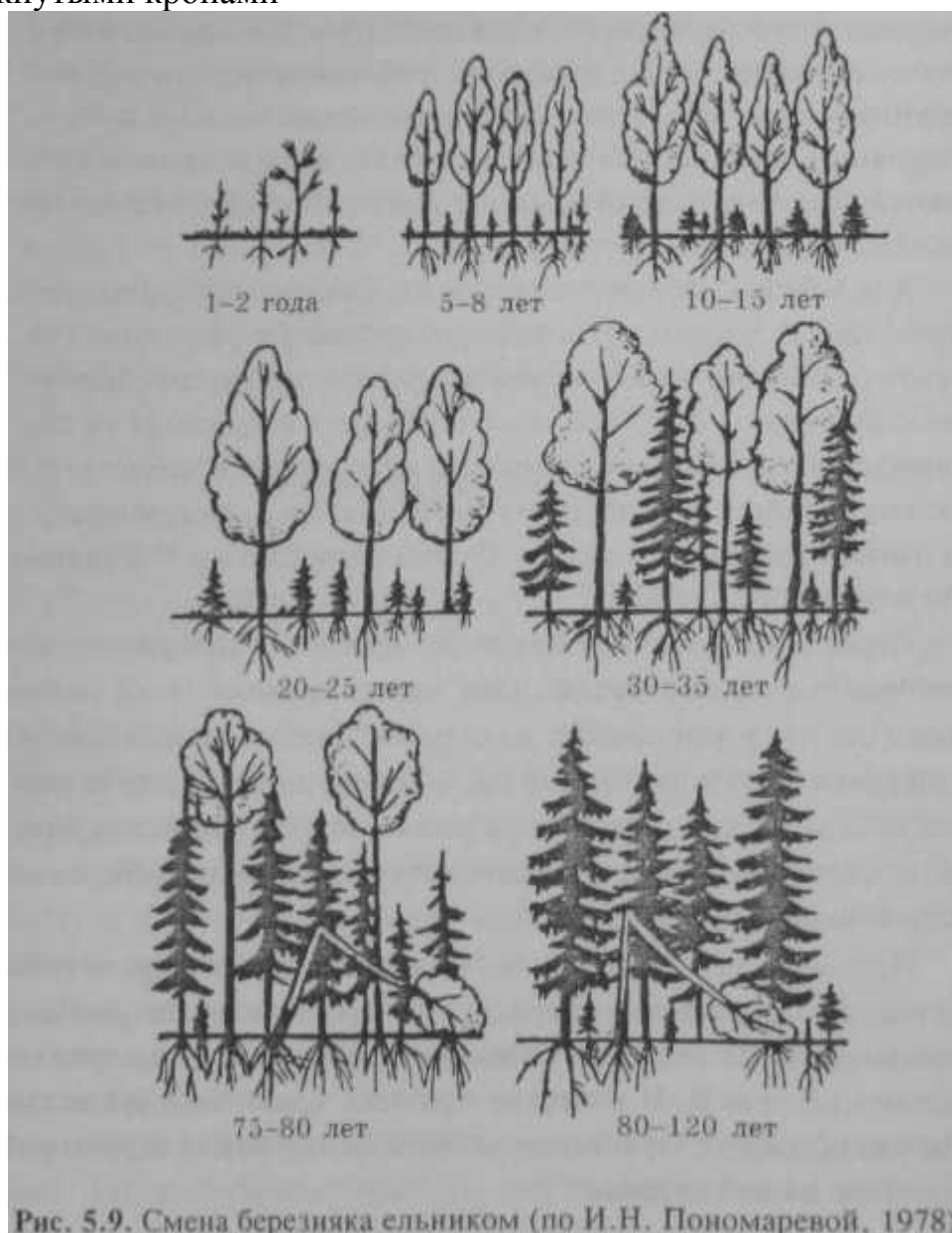
Для возникновения сукцессии необходимо свободное пространство. В зависимости от первоначального состояния субстрата различают первичную и вторичную сукцессии. Первичная сукцессия — формирование сообществ начинается на первоначально свободном субстрате, а вторичная сукцессия — это последовательная смена одного сообщества, существовавшего на данном субстрате, другим, более совершенным для данных абиотических условий.

Первичная сукцессия позволяет проследить формирование сообществ с самого начала. Она может возникнуть на склоне после оползня или обвала, на образовавшейся отмели при отступлении моря и изменении русла рекой, на обнаженных эоловых песках пустыни, не говоря уже об антропогенных нарушениях: свежая лесосека, намывная полоса морского побережья, искусственные водохранилища.

Первыми, как правило, на свободное пространство начинают внедряться растения посредством перенесенных ветром спор и семян либо за счет вегетативных органов оставшихся по соседству растений. В качестве примера первичной сукцессии обычно приводят зарастание еловым лесом новых территорий на севере нашей страны.

Ельник — это последняя климаксовая стадия развития экосистемы в климатических условиях Севера, т. е. уже коренной

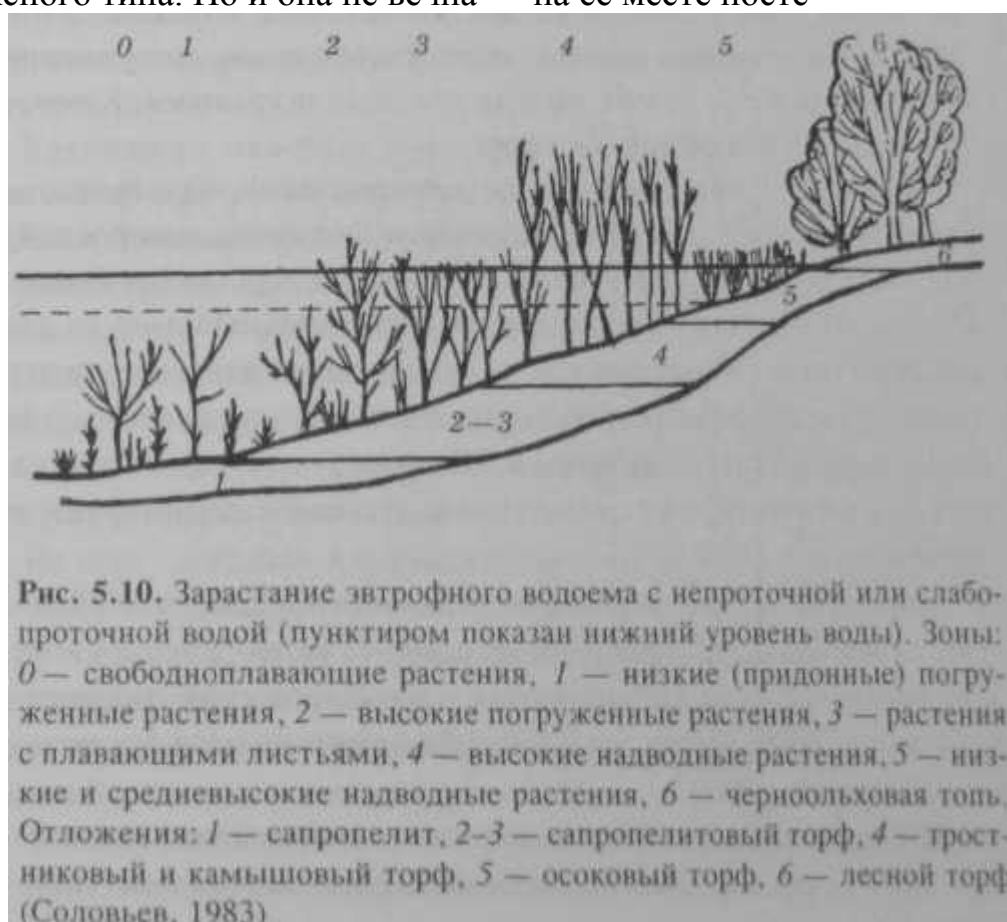
здесь развиваются березняки, ольховники, осинники, под пологом которых растут ели. Постепенно они перерастают березу и вытесняют ее, захватывая пространство (рис. 5.9), Семена обеих древесных пород легко переносятся ветром, но, если даже они прорастут одновременно, береза растет намного быстрее — к 6-10 годам ель едва достигает 50-60 см, а береза — 8-10 м. Под уже сомкнутыми кронами



берез возникает свой микроклимат, обилие опала листьев способствует формированию особых почв, поселяются многие животные, появляется разнообразный травянистый покров, создаются консорции березы с окружающей средой. А ель продолжает расти в столь благоприятной обстановке, и, наконец, береза не выдерживает конкуренции с ней за пространство и свет и вытесняется елью.

Классическим примером природной сукцессии является «старение» озерных экосистем — эвтрофикация. Она выражается в зарастании озер растениями от берегов к центру. Здесь наблюдается ряд стадий запарастания — от начальных — дальние от берега до достигнутых

показаны и описаны на рис. 5.10. В конечном итоге озеро превращается в торфяное болото, представляющее собой устойчивую экосистему климаксного типа. Но и она не вечна — на ее месте посте-



пенно может возникнуть лесная экосистема уже благодаря наземной сукцессионной серии в соответствии с климатическими условиями местности.

Эвтрофикация водоема в значительной степени определяется привносом извне биогенных элементов. В природных условиях биогены сносятся с площади водосбора. Такая эвтрофикация имеет черты первичной прогрессивной сукцессии.

Вторичная сукцессия является, как правило, следствием деятельности человека. В частности, описанная выше смена растительности при формировании ельника чаще происходит в результате вторичной сукцессии, возникающей на вырубках ранее существовавшего леса (ельника). Вторичная сукцессия заканчивается стабильной стадией сообщества через 150-250 лет, а первичная длится 1000 лет.

Вторичная, антропогенная сукцессия проявляется также и в эвтрофикации. Бурное «цветение» водоемов, особенно искусственных водохранилищ, есть результат их обогащения биогенами, обусловленного деятельностью человека. «Пусковым механизмом» процесса обычно является обильное поступление фосфора, реже — азота, иногда углерода и кремния. Ключевую роль обычно играет фосфор.

При поступлении биогенов резко возрастает продуктивность водоемов за счет роста численности и биомассы водорослей, и прежде всего сине-зеленых — цианей, из царства дробянок. Многие из них могут фиксировать молекулярный азот из атмосферы, тем самым снижая лимитирующее действие азота, а некоторые способны освобождать фосфор из продуктов метаболизма различных водорослей. Обладая этим и рядом других подобных качеств, они захватывают водоем и доминируют в биоценозе.

Биоценоз практически полностью перерождается. Наблюдаются массовые заморы рыб. «В особо тяжелых случаях вода приобретает цвет и консистенцию горохового супа, неприятный гнилостный запах: жизнь аэробных организмов исключена» (Соловьев, 1987).

Последовательный ряд постепенно и закономерно сменяющих друг друга в сукцессии сообществ называется сукцессионной серией. Она наблюдается в природе не только в лесах, болотах и озерах (см. рис. 5.9; 5.10), но и на стволах отмирающих деревьев и в пнях, где происходит закономерная смена сапрофитов и сапрофагов, в лужах и прудах и т. д. Иными словами, сукцессии разномасштабны и иерархичны, так же как и сами экосистемы.

Сукцессионные процессы и климакс

Первые переселенцы, которые приживаются на новом участке, — это организмы, которые толерантны к абиотическим условиям нового для них местообитания. Не встречая особого сопротивления среды, они чрезвычайно быстро размножаются (саранча, эфемерная растительность и т. п.), т. е. на ранних этапах в эволюции экосистемы преобладает *r*-стратегия (рост численности). Но постепенно за счет достаточно быстрой смены и увеличения количества популяций возрастает видовое разнообразие и начинает повышаться значение *K*-фактора (ограничитель роста).

Увеличение видового разнообразия приводит к усложнению связей внутри сообщества, умножению симбиотических связей, снижению чрезмерной рождаемости и доминирования массовых видов, и т. д. Наконец действия *r*- и *K*-факторов уравниваются и сообщество развивающейся серии становится стабильным, или климаксным, — «это самоподдерживающееся сообщество, находящееся в равновесии с физическим местообитанием» (Ю. Одум, 1975). Развивающееся сообщество преобразует и само местообитание.

На первых этапах для растительных форм первостепенное значение имеют почвенные биогенные элементы. Но черпать их из запасов почв до бесконечности невозможно и по мере истощения этих запасов разложение отмершей органики становится основным источником питания минеральными веществами биогеохимического круговорота.

Однако такой круговорот возможен лишь в автотрофной системе, черпающей энергию от солнца. Другое дело — аетердтрофная сукцессия* когда приток мертвого органического вещества не восполняет запасы, т. е. первичная продукция равна нулю, и участвуют в сукцессии только гетеротрофные организмы. В этом случае количество энергии не добавляется, а уменьшается, и система прекращает свое существование. Все организмы погибают или, в лучшем случае, переходят в

Характерным примером такой сукцессии является сукцессия в гниющих стволах деревьев, в трупах животных, фекалиях и на вторичных стадиях обработки сточных вод. Такая модель сукцессии должна ассоциироваться, по мнению Ю. Одума (1975), с эксплуатацией человеком залежей горючих полезных ископаемых.

На ранних стадиях сукцессионной серии чистой продукции получается значительно больше, и при ее изъятии человеком сукцессия только приостанавливается, но основа продуктивности на этих этапах не подрывается. Другое дело в кли-максных сериях — здесь чистая продуктивность снижается и в принципе становится константой. В этом случае очень важно знать величину этой константы с тем, чтобы четко представлять себе ту величину чистой продукции, которую можно изъять из системы, сохранив ее способность к самовозобновлению.

Так, например, вырубку лесов надо вести на локальных участках, оставляя часть территории с коренными типами пород. Это сократит время восстановления фитоценозов, так как сукцессионные серии сократятся до нескольких десятилетий (30-50 лет). Сплошная рубка приведет к разрушению всей экосистемы, в том числе ее эдафической части. Восстановление лишь почв потребует тысячелетия. Более того, сукцессионная серия может пойти по пути формирования не прежнего лесного сообщества, а пустыни и болот или других малопродуктивных экосистем.

Таким образом, сообщество не может одновременно быть высокостабильным и давать большой выход чистой продукции, которую можно было бы изъять без вреда для самого биоценоза.

В почвенной биоте столь же активно протекают сукцессионные процессы. Они обусловлены разложением органического вещества и лежат в основе биологических круговоротов, и естественных регуляторов процессов, обеспечивающих плодородие почвы. Загрязнение почвенной среды и нарушение процессов образования гумуса снижают регуляторную способность почв и ведут к подрыву естественного плодородия, а следовательно, и к изменениям в экосистеме. Таким образом, эдафическая компонента может весьма существенно повлиять на ход экологической сукцессии при нарушении ее регуляторной функции.

Полнота сукцессии и видовое разнообразие возможны в случае надежной «работы» круговорота питательных веществ. Только в этом случае можно говорить о стабильности экосистемы, которая достигается в результате преобразования сообщества на основе длительной эволюции видов.

Полным биологическим разнообразием обладает биосфера, которая и является самой стабильной глобальной экосистемой — экосферой. Но биологическое разнообразие, обеспечивающее ее стабильность, — это прежде всего разнообразие стабильных природных экосистем, отличающихся видовым разнообразием естественной биоты.

§ 7. Системный подход
и моделирование в экологии

Системный подход в экологии обусловил формирование целого направления, ставшего ее самостоятельной отраслью — системной экологией. Системный подход — это направление в методологии познания объектов как систем. Система — это множество взаимосвязанных элементов, образующих определенную целостность, единство. Ее состав, структуру и свойства изучают посредством системного анализа, являющегося основой системного подхода и представляющего собой совокупность методологических средств, используемых для решения сложных научных проблем. В эту совокупность средств входит комплекс методов: от простых описательных, логических до весьма сложных математических. Технической основой системного анализа являются современные ЭВМ и информационные системы с широким использованием методов математического программирования, теории игр и т. д.

Основными системными принципами являются: целостность, структурность, взаимозависимость системы и среды, иерархичность, множественность описания каждой системы. Целостность — обобщенная характеристика системы, свойства которой несводимы к сумме свойств ее элементов и невыводимы из этих свойств (целостность организмов более полной будет в популяции, популяции — в биоценозе и т. д., и свойства каждой системы несводимы к свойствам нижестоящих). Структурность — установление структуры и взаимозависимости структурных элементов, обусловленности поведения системы ее структурой (структура биоценоза, трофическая структура экосистемы и установление измеримых связей между трофическими уровнями, и др.). Взаимозависимость системы и среды выражается в формировании и проявлении ее свойств в результате их взаимодействия (взаимодействие биоценоза и биотопа, популяций в биоценозе и т. п.). Иерархичность — это когда каждый компонент системы может рассматриваться как самостоятельная система, а сама исследуемая система является составной частью более широкой системы (уровни биологической организации, вплоть до глобальной системы — биосферы).

Экосистемы — это весьма сложные самоорганизующиеся и целенаправленные, со сложной иерархической структурой системы, требующие множественного описания каждой системы, что требует построения множества моделей, т. е. широкого использования методов моделирования при исследовании.

Построение обобщенных моделей, отражающих все факторы и взаимосвязи в системе, является центральной процедурой системного анализа. Понятие «модель» широко используется, например, на бытовом уровне; модель самолетов, кораблей, автомобилей и т. п. Если эти модели не действующие, то они отражают только морфологические особенности ку, если он раньше не видел оригинал, узнать этот оригинал по модели. Иными словами, лишь часть свойств объекта позволяет судить об объекте в целом, в данном случае — о форме объекта. Нечто похожее происходит и при научных исследованиях.

Традиционная схема научного исследования; исследователь — объект. Здесь исследователь получает информацию путем непосредственного изучения объекта. Например, биолог изучает видовой состав фитопланктона под микроскопом. Но такое возможно лишь на достаточно простых объектах, но не при исследовании целостной структуры экосистемы, взаимодействия ее компонентов и т. п. В этом случае необходимо моделирование, при котором работает схема: исследователь — модель — объект изучения.

Например, чтобы получить представление об энергетических потоках в экосистеме, необходимо представить себе модель в виде пирамиды энергий или хотя бы пирамиды Элтона и т. п. Здесь появляется промежуточный (вспомогательный) объект изучения — модель.

Модель — это вспомогательный объект, находящийся в определенном объективном соответствии с познаваемым оригиналом и способный замещать его на отдельных этапах познания. Моделирование — это разработка, исследование модели и распространение модельной информации на оригинал (Лиєпа, 1982). Достоинства моделирования проявляются там, где возможности традиционного подхода оказываются ограниченными. Именно такой областью познания является экология.

Модель должна соответствовать двум требованиям: 1) она должна отражать лишь те особенности оригинала, которые выступают в качестве предмета познания, и 2) она должна быть адекватна оригиналу (иначе представления о нем будут искажены). Сам процесс моделирования, по И.Я. Лиєпа (1982), можно разделить на четыре этапа: качественный анализ, математическая реализация, верификация и изучение моделей.

Первый этап моделирования — качественный анализ ж является основой любого объектного моделирования. На его основе формируются задачи и выбирается вид модели. Этот этап обязан обеспечить соответствие модели двум вышеуказанным требованиям. Вид модели выбирается исходя из способа построения, из характера самого объекта и др.

По способу построения все модели делят на два класса; материальные и абстрактные. Материальные модели по своей физической природе сходны с оригиналом. Они могут сохранить геометрическое подобие оригиналу (макеты, тренажеры, искусственные заменители органов и т. д.), подобие протекания физических процессов — физическое моделирование (гидрологическая модель — течение воды и т. п.) и могут быть природными объектами — прообразами оригинала, т. е. натурными моделями (метод пробных участков). Материальные модели используются обычно в технических целях и мало подходят для экологических проблем. Более подходящими для экологического моделирования являются абстрактные модели, представляющие собой описание оригинала в словесной форме или посредством символов и операций над ними, отражающих исследуемые особенности оригинала. Абстрактные модели подразделяются на три типа; вербальные, схематические и математические.

Вербальные модели — это формализованный вариант традиционного естественно-научного описания в виде текста, т.

(Федоров, Гильманов, 1980). Схематические модели разрабатываются в виде различного рода схем, рисунков, графиков и фотографий, основные их достоинства — наглядность, информативность и простота построения (трофические цепи, пирамида Элтона, схемы структуры, динамики и энергетики экосистем, воздействия экологических факторов, биохимических круговоротов и др.).

Вербальные и схематические модели — неотъемлемая часть качественного анализа математического моделирования» являющегося наиболее совершенным видом количественного исследования оригинала, позволяющая построить его математическую модель. «Математическая модель» — это математическое описание оригинала, отражающее его целостность, структуру, динамику, функционирование и взаимосвязи оригинала, внешних и внутренних факторов воздействия* (Лиспа, 1982), Это означает, что практически такая модель есть формула или система уравнений и неравенств. По своему характеру выделяют модели статические и динамические. Статическая модель отражает объект (систему), не изменяющий свое состояние во времени, а динамическая модель отражает объект (систему), изменяющий свое состояние во времени. Подавляющее большинство живых объектов и систем — это динамические системы и могут быть отражены только лишь динамическими моделями.

Второй этап моделирования — это математическая реализация логической структуры модели. С точки зрения технологии применения математических методов можно выделить модели аналитические и численные (компьютерские). Аналитическая модель — это построение теоретических концепций с применением строгого математического аппарата, обычно позволяющего вывести общую формульную зависимость. Компьютерские модели П. М. Брусиловский, Г. С. Розенберг (1981) делят на имитационные и самоорганизующиеся.

Имитационные модели отражают представления исследователя о взаимосвязях в экосистеме и как они реализуются. Наилучшие результаты эти модели дают при составлении прогноза изменений в экосистеме. Самоорганизующиеся модели относятся к классу регрессионных уравнений, в них широко используются вероятностно-статистические методы расчетов.

Третий этап моделирования предусматривает верификацию модели: проверку соответствия модели оригиналу. На данном этапе необходимо удостовериться, что выбранная модель отвечает второму требованию: адекватно отражает особенности оригинала. Для этого может быть проведена эмпирическая проверка — сравнение полученных данных с результатами наблюдений за оригиналом. Модель может быть признана высококачественной, если прогнозы оправдываются. При отсутствии эмпирических данных проводится теоретическая верификация — по теоретическим представлениям определяются область применения и прогностические возможности модели.

Четвертый этап моделирования — это экспериментирование с моделью и экологическая ин

информации. Основная цель этапа — выявление новых закономерностей и исследование возможностей оптимизации структуры и управление поведением моделируемой системы, а также пригодность модели для прогнозирования.

6 экологии математические модели экосистем В. Д. Федоров и Т. Г. Гильманов (1980) предлагают разделить на модели популяционного, биоценотического и экосистемного уровней. Популяционные модели описывают особенности отдельных популяций, отражают их свойства и внутренние закономерности: модели, позволяющие оценить динамику численности и возрастного состава популяций в зависимости от рождаемости и смертности, заданных как функции лишь от общей плотности и возрастного состава популяций. Модели биоценотического уровня задаются как системы уравнений, отражающих динамику биоценоза как функцию плотностей составляющих его популяций. Модели экосистемного уровня представляют собой системы уравнений, в число аргументов которых включены как внутренние переменные состояния, так и внешние факторы воздействия и целостные свойства экосистем. Модели данного уровня учитывают и роль обратных связей в функционировании систем.

При построении любой модели главная задача — создать модель достаточной полноты. Для этого необходимо стремиться учесть все существенные факторы, влияющие на рассматриваемые явления; уделить специальное внимание наличию в ней противоречивых элементов как одного из признаков полноты модели; учесть возможность появления неизвестных факторов, чтобы в случае необходимости дополнить модель новым элементом.

Биология — одна из первых наук, в которой приоритетное значение приобрел системный подход в изучении природы, впервые в научной форме использованный Ч. Дарвином. Особенно широко используются системные идеи в экологии. ИЦЦ новую, более высокую ступень идеи системного подхода поставлены в учении В.И. Вернадского о биосфере и ноосфере, где научному познанию предложен новый тип объектов — глобальные системы. Такой глобальной экосистемой и является биосфера, объединяющая на основе иерархического принципа все экосистемы Земли более низких уровней.

Контрольные вопросы

1. Что понимается под экосистемой?

2. Пищевые взаимоотношения организмов и трофическая структура экосистемы. Какие трофические системы являются проводниками энергетических потоков в экосистемах?

3. Какое экологическое значение имеют продуцирование и разложение в природе?

4. В чем состоит экологическое значение принципа биологического накопления?

5. Что такое продуктивность экосистемы и уровни ее проявления?

6. Что такое биомасса экосистемы и каковы экологические последствия ее неустойчивости?
7. Как отражается трофическая структура экосистем экологическими пирамидами численности? биомассы? продукции (энергии)?
8. Что такое цикличность экосистем, как и какими факторами она обусловлена?
9. Что такое сукцессия и причины ее возникновения?
10. В чем сущность первичной и вторичной сукцессии? Эв-трофирование.
11. Что понимается под сукцессионной серией и как возникает климаксное сообщество?
12. Почему сообщество не может одновременно быть высокоустойчивым и давать большой выход чистой продукции?
13. Что такое системная экология и на каких методах исследования она базируется? Дайте характеристику основных системных принципов.
14. Какие типы моделей используются при экологическом моделировании? Уровни математических моделей экосистем.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

Биосфера — это среда нашей жизни, это та природа, которая нас окружает, о которой мы говорим в разговорном языке. Человек — прежде всего своим дыханием, проявлением своих функций — неразрывно связан с этой «природой», хотя бы он жил в городе или в уединенном домике.

В. И. Вернадский

ГЛАВА 6

БИОСФЕРА — ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА ЗЕМЛИ

§ 1. Биосфера

как одна из оболочек Земли

Биосфера (греч. bios — жизнь, sphaira — шар, сфера) -сложная наружная оболочка Земли, населенная организмами, составляющими в совокупности живое вещество планеты. Это одна из важнейших геосфер Земли, являющаяся основным компонентом природной среды, окружающей человека.

Впервые термин «биосфера» был введен в науку геологом из Австрии Э. Зюссом в 1875 г. Он понимал под биосферой тонкую пленку жизни на земной поверхности. Роль и значение биосферы для развития жизни на нашей планете оказались настолько велики, что уже в первой трети XX в. возникло новое фундаментальное научное направление в естествознании —учение о биосфере, основоположником которого является великий русский ученый В.И. Вернадский.

Земля и окружающая ее среда сформировались в результате закономерного развития всей Солнечной системы. Около 4,7 млрд лет назад из рассеянного в протосолнечной системе газо-пылевого вещества образовалась планета Земля. Как и другие планеты. Земля получает энергию от Солнца, поступающую земной поверхности в виде электромагнитного

тепло — одно из главных слагаемых климата Земли, основа для развития многих геологических процессов. Огромный тепловой поток исходит из глубин Земли.

По новейшим данным, масса Земли составляет $6 \cdot 10^{21}$ т, объем — 1,083 1012 км³, площадь поверхности — 510,2 млн км². Размеры, а следовательно, и все природные ресурсы нашей планеты ограничены.

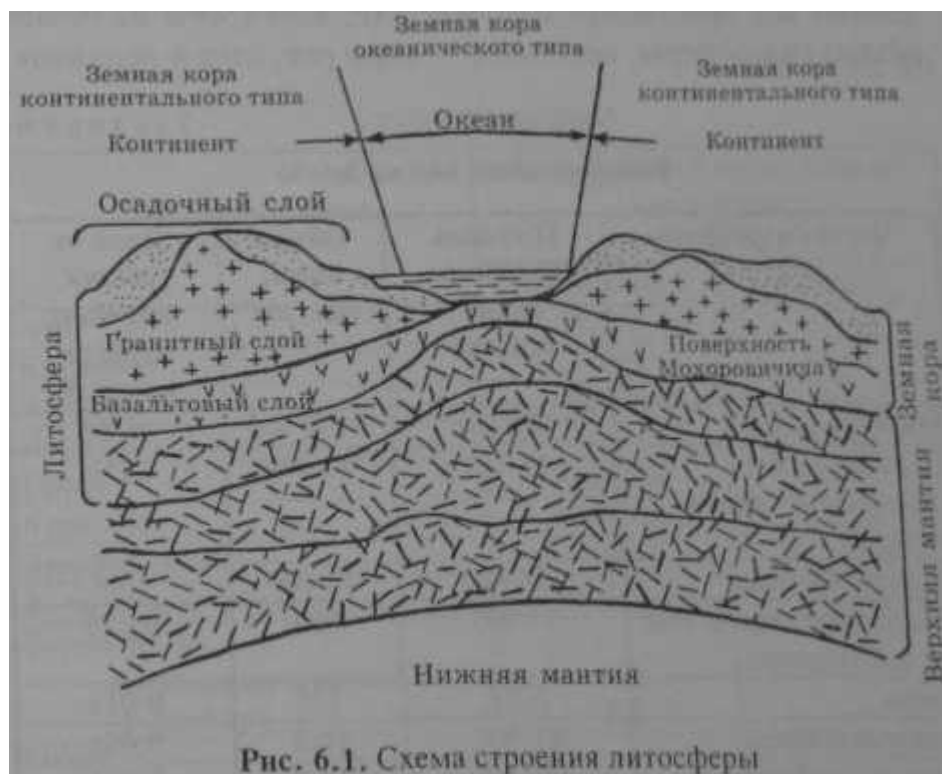
Наша планета имеет неоднородное строение и состоит из концентрических оболочек (геосфер) — внутренних и внешних. К внутренним относятся ядро, мантия, а к внешним — литосфера (земная кора), гидросфера, атмосфера и сложная оболочка Земли — биосфера.

Литосфера (греч. «литое» — камень) — каменная оболочка Земли, включающая земную кору мощностью (толщиной) от 6 (под океанами) до 80 км (горные системы) (рис. 6.1). Земная кора сложена горными породами. Доля различных горных пород в земной коре неодинакова — более 70% приходится на базальты, граниты и другие магматические породы, около 17% — на преобразованные давлением и высокой температурой породы и лишь чуть больше 12% — на осадочные (табл. 6.1).

Земная кора — важнейший ресурс для человечества. Она содержит горючие полезные ископаемые (уголь, нефть, горючие сланцы), рудные (железо, алюминий, медь, олово и др.) и нерудные (фосфориты, апатиты и др.) полезные ископаемые,

Соотношение горных пород земной корм

Название горных пород 1	Процент от общего фШ/аш у земной коры, %
Магматические и метаморфичшош породы	
Граниты, диориты, эффузивы	20,86 1
Кристаллические гнейсы	
Базальты, габбро, амфиболы	50 34
Осадочные породы	
Глины и глинистые слайды	4.48
Пески и песчаники	3,56 \
Карбонатные породы	3,57]
Прочие породы	0,28



естественные строительные материалы (известняки, пески, гравий и др.). Гидросфера (греч. «гидор» — вода) — водная оболочка Земли. Ее подразделяют на поверхностную и подземную.

ной часть Земли В ее состав входят воды океанов, морей, озер, рек, водохранилищ, болот, ледников, снежных покровов и др. Все эти воды постоянно или временно располагаются на земной поверхности и носят название поверхностных.

Поверхностная гидросфера не образует сплошного слоя и прерывисто покрывает земную поверхность на 70,8%.

Подземная гидросфера включает воды, находящиеся в верхней части земной коры. Их называют подземными. Сверху подземная гидросфера ограничена поверхностью земли, нижнюю ее границу проследить невозможно, так как гидросфера очень глубоко проникает в толщу земной коры.

По отношению к объему земного шара общий объем гидросферы не превышает 0,13%. Основную часть гидросферы (96,53%) составляет Мировой океан (табл. 6.2). На долю подземных вод приходится 23,4 млн км³, или 1,69% от общего объема гидросферы, остальное — воды рек, озер и ледников.

Таблица 6.2

Распределение вод на Земле

Части гидросферы	Площадь распространения, тыс. км ²	Объем воды, тыс. км ³	Доля от общих мировых запасов воды, %
Мировой океан	361 300	1 138 500	96,53

Ледники и снега (полярные и горные области)	16 227	24 064	1,74
Подземные воды	134 800	23 400	1,69
Подземные льды в зоне вечной мерзлоты	21 000	300	0,023
Озера	2058	176	0,014
Почвенная влага	82 000	16,5	0,001
Пары атмосферы	510 000	12,9	0,001
Болота	2 682	11,4	0,0007
Речные воды	148 800	2,1	0,0002

Более 98% всех водных ресурсов Земли составляют соленые воды океанов, морей и др. Общий объем пресных вод на Земле равен 28,25 млн км3, или около 2% общего объема гидросферы. Основная часть пресных вод сосредоточена а лежи ках, воды которых пока используются очень мало. На долю остальной части пресных вод, пригодных для водоснабжения, приходится 4,2 млн км3 воды, или всего лишь 0.3% объема гидросферы.

Гидросфера играет огромную роль в формировании природной среды нашей планеты. Весьма активно она влияет и на атмосферные процессы (нагревание и охлаждение воздушных масс, насыщение их влагой, и т. д.).

Атмосфера (греч. «атмос» — пар) ~ газовая оболочка Земли, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли (табл. 6.3, по Н. Реймерсу, 1990). Общая масса атмосферы — 5,15* 1015 т. На высоте от 10 до 50 км, с максимумом концентрации на высоте 20-25 км, расположен слой озона, защищающий Землю от чрезмерного ультрафиолетового облучения, губельного для организмов.

Таблица 6.3

Состав атмосферы

Элементы и газы	Содержание в нижних слоях атмосферы, %	
	по объему	по массе
Азот	78,084	75,5
Кислород	20,964	23,14
Аргон	0,934	1,28
Неон	0,0018	0,0012
Гелий	0,000524	0,00007
Криптон	0,000114	0,0003
Водород	0,00005	0,000005
Углекислый газ	0,034	0,0466

Водяной пар: в полярных широтах у экватора	0,2 2,6	—
Озон: в тропосфере в стратосфере	0,000001 0,001-0,0001	—
Метан	0,00016	0,00009
Окись азота	0,000001	0,0000003
Окись углерода	0,000008	0,0000078

Атмосфера физически, химически и механически воздействует на литосферу, регулируя распределение тепла и влаги. Погода и климат на Земле зависят от распределения тепла, давления и содержания водяного пара в атмосфере. Водяной пар поглощает солнечную радиацию, увеличивает плотность воздуха и является источником всех осадков. Атмосфера поддерживает различные формы жизни на Земле.

В формировании природной среды Земли велика роль тропосферы (нижний слой атмосферы до высоты 8-10 км в полярных, 10-12 км в умеренных и 16-18 км в тропических широтах) и в меньшей степени стратосферы, области холодного разреженного сухого воздуха толщиной примерно 20 км. Сквозь стратосферу непрерывно падает метеоритная пыль, в нее выбрасывается вулканическая пыль, а в прошлом — и продукты ядерных взрывов в атмосфере.

В тропосфере происходят глобальные вертикальные и горизонтальные перемещения воздушных масс, во многом определяющие круговорот воды, теплообмен, трансграничный перенос пылевых частиц и загрязнений.

Атмосферные процессы тесно связаны с процессами, происходящими в литосфере и водной оболочке.

К атмосферным явлениям относят: осадки, облака, туман, грозу, гололед, пыльную (песчаную) бурю, шквал, метель, изморозь, росу, иней, обледенение, полярное сияние и др.

Атмосфера, гидросфера и литосфера тесно взаимодействуют между собой. Практически все поверхностные экзогенные геологические процессы обусловлены этим взаимодействием и проходят, как правило, в биосфере.

Биосфера — внешняя оболочка Земли, в которую входят часть атмосферы до высоты 25-30 км (до озонового слоя), практически вся гидросфера и верхняя часть литосферы примерно до глубины 3 км. Особенностью этих частей является то, что они населены живыми организмами, составляющими живое вещество планеты. Взаимодействие абиотической части биосферы — воздуха, воды и горных пород и органического вещества — биоты обусловило формирование почв и осадочных пород. Последние, по В.И. Вернадскому, несут на себе следы деятельности древних биосфер, существовавших в прошлые геологические эпохи.

§ 2. Состав и границы биосферы

Биосфера, являясь глобальной экосистемой (экосферой), как и любая экосистема, состоит из абиотической и биотической ч.

Абиотическая часть представлена: 1) почвой и подстилающими ее породами до глубины, где в них еще есть живые организмы, вступающие в обмен с веществом этих пород и физической средой норового пространства; 2) атмосферным воздухом до высот, на которых возможны еще проявления жизни; 3) водной средой океанов, рек, озер и т. п.

Биотическая часть состоит из живых организмов всех таксонов, осуществляющих важнейшую функцию биосферы, без которой не может существовать сама жизнь: биогенный ток атомов. Живые организмы осуществляют этот ток атомов благодаря своему дыханию, питанию и размножению, обеспечивая обмен веществом между всеми частями биосферы (рис. 6.2).

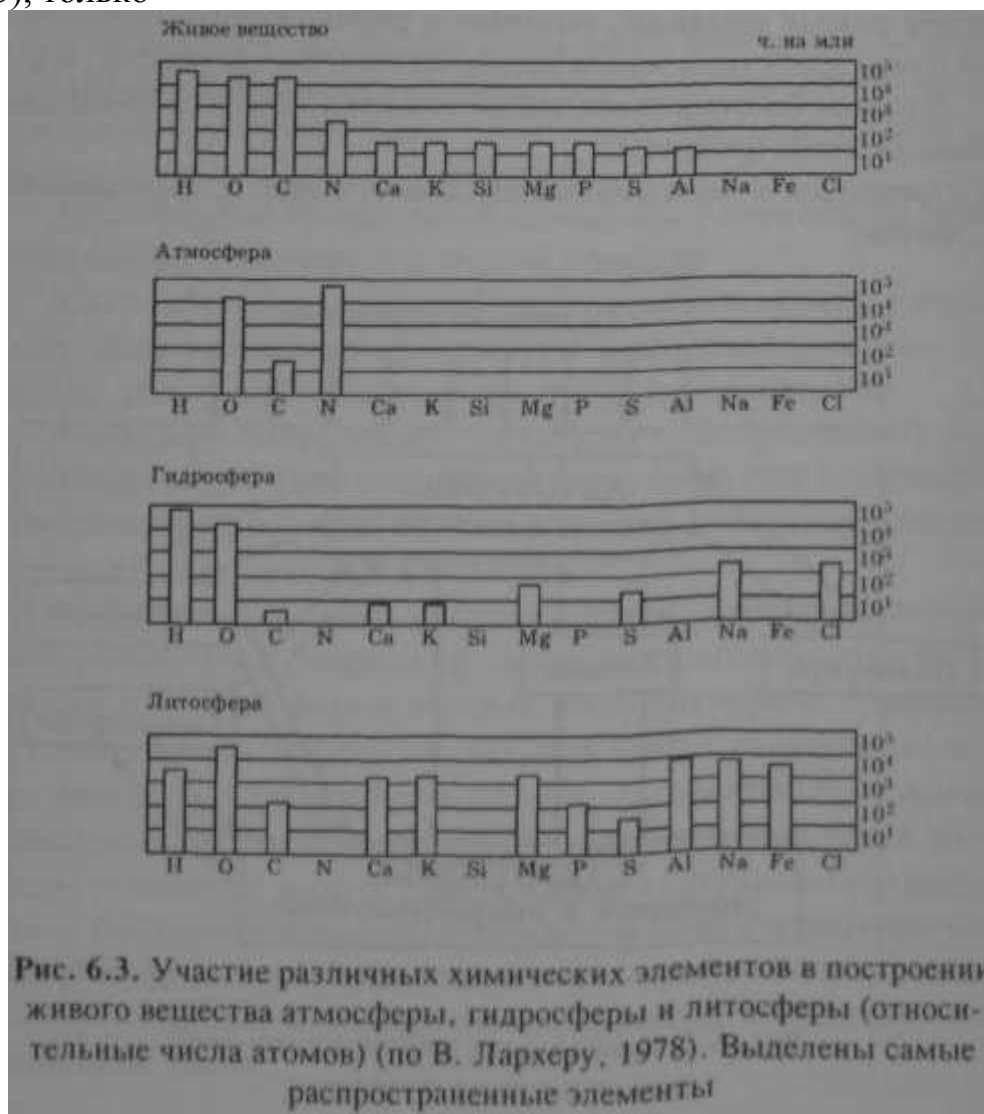
В основе биогенной миграции атомов в биосфере лежат два биохимических принципа:

— стремиться к максимальному проявлению, к «всюдности» жизни;



— обеспечить выживание организмов, что увеличивает саму биогенную миграцию. Эти закономерности проявляются прежде всего в стремлении живых организмов «захватить» все мало-мальски приспособленные к их жизни пространства, создавая экосистему или ее часть. Но любая экосистема имеет границы, имеет свои границы в планетарном масштабе и биосфера. При общем рассмотрении биосферы как планетарной экосистемы особое значение приобретает представление о ее живом веществе как о некой общей живой массе планеты.

Под живым веществом В.И. Вернадский понимал все количество живых организмов планеты как единое целое. Его химический состав подтверждает единство природы — он состоит из тех же элементов, что и неживая природа (рис. 6.3), только



соотношение этих элементов различное и соотношение (рис. 6.4). роение молекул

Живое вещество обладает ничтожной массой геосферы Земли. Число тонкий слой общей

По подсчетам ученых, его масса составляет 2420 млрд т что более чем в две тысячи раз меньше массы оболочки Земли - атмосферы. Но эта ничтожная масса вещества встречается практически повсюду - в настоящее время живые существа отсутствуют лишь в области обширных оледенений и в кратерах действующих вулканов

«Всюдность жизни, в биосфере обязана потенциальным возможностям и масштабу приспособляемости организмов которые постепенно, захватив моря и океаны, вышли на сушу и захватили ее. В. И. Вернадский считал, что этот захват продолжается.

-0

0

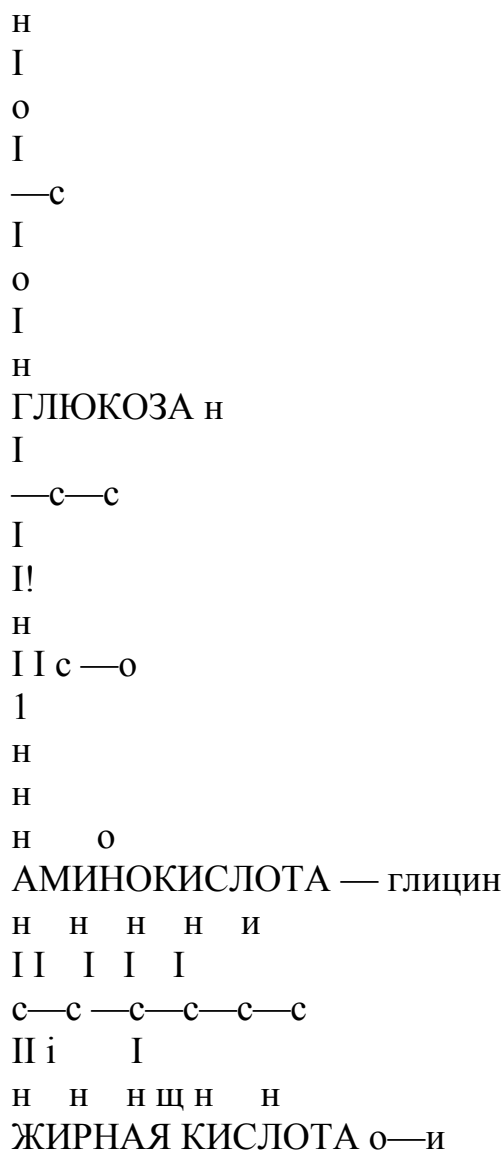
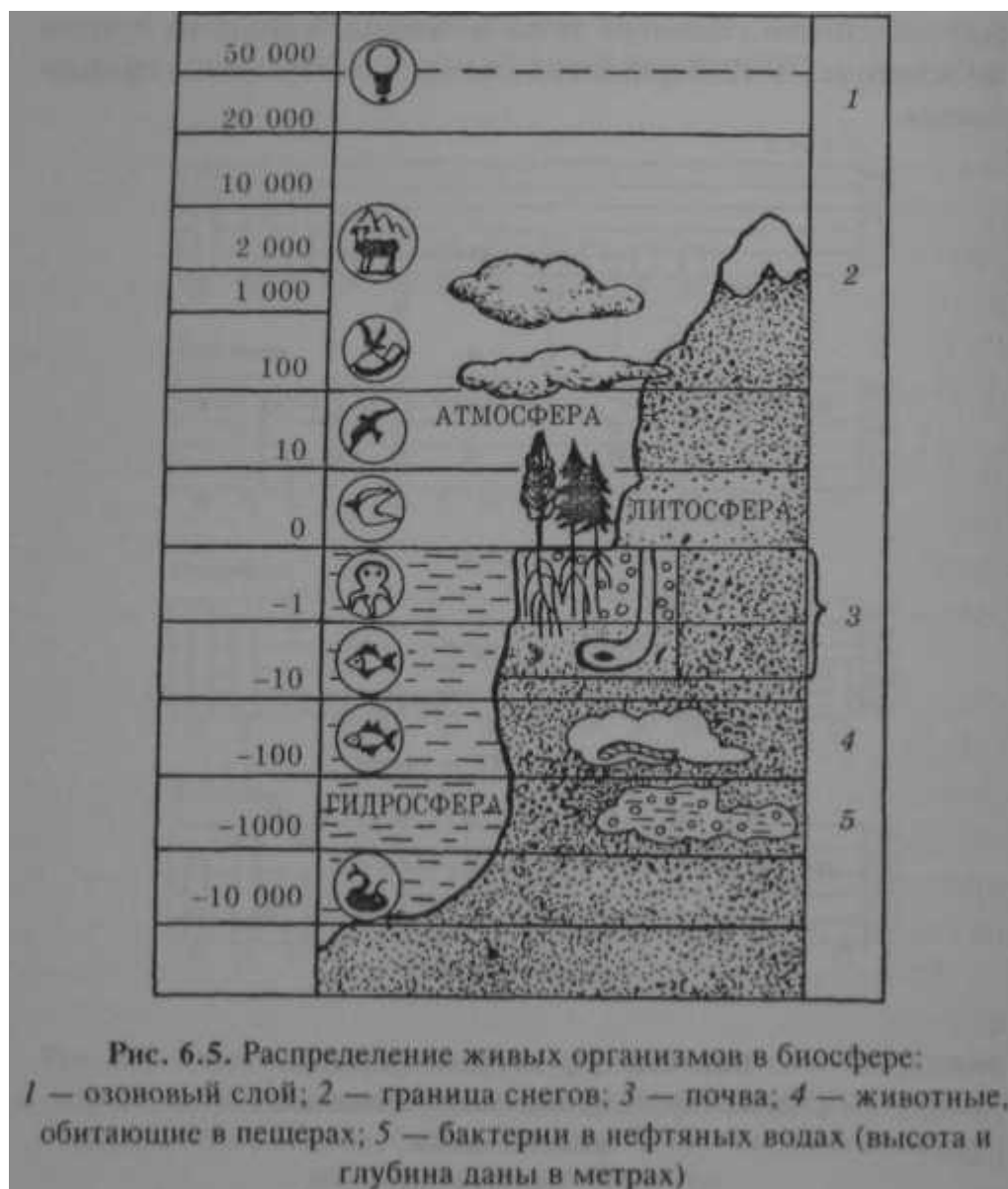


Рис. 6.4. Структурные формулы некоторых органических соединений живой клетки

На рис. 6.5 наглядно показаны границы биосферы — от вы* сот атмосферы, где царят холод и низкое давление, до глубин океана» где давление достигает 12 тыс. атм. Это стало возможным потому, что пределы толерантности температуру различных организмов — от абсолютного нуля до 180 °С, а некоторые бактерии могут существовать в вакууме. Широк диапазон химических условий среды для ряда организмов — от жизни в уксусе до жизни под действием ионизирующей радиации (бактерии в котлах ядерных реакторов). Более того, выносливость



некоторых живых существ по отношению к отдельным факторам выходит даже за пределы биосферы, т. е. у них есть еще определенный «запас прочности» и потенциальные возможности к распространению.

Однако все организмы выживают еще и потому, что везде, где бы ни было их местообитание, существует биогенный ток атомов. Этот ток не смог бы иметь места, во всяком случае, в наземных условиях, если бы не было почв.

Почвы — важнейший компонент биосферы, оказывающий наряду с Мировым океаном решающее влияние на всю глобальную экосистему в целом. Именно почвы обеспечивают питание биогенными веществами растения, которые кормят весь мир гетеротрофов. Почвы на Земле разнообразны, и их плодородие тоже разное.

Плодородие зависит от количества гумуса в почве, а его накопление, как и мощность почвенных горизонтов, зависит от климатических условий и рельефа местности. Наиболее богаты гумусом степные почвы, где гумификация идет быстро, а минерализация медленно. Наименее богаты гумусом лесные почвы, где минерализация по скорости опережает гумификацию.

Выделяют по различным признакам множество типов почв. Нол типом почв понимается большая группа почв, формирующихся в однородных условиях и характеризующаяся определенным почвенным профилем и направленностью почвообразования.

Поскольку важнейшим почвообразующим фактором является климат, то, в значительной мере, генетические типы почв совпадают с географической зональностью: арктические и тундровые почвы, подзолистые почвы, черноземы, каштановые, серо-бурые почвы и сероземы, красноземы и желтоземы. Распространение основных типов почв на земном шаре показано на рис. 6.6.

Время формирования почв зависит от интенсивности гумификации. Скорость накопления гумуса в почвах можно определить в единицах, измеряющих мощность (толщину) гумусового слоя по отношению к времени их формирования, например в мм/год. Такие цифры приводятся в табл. 6.4.

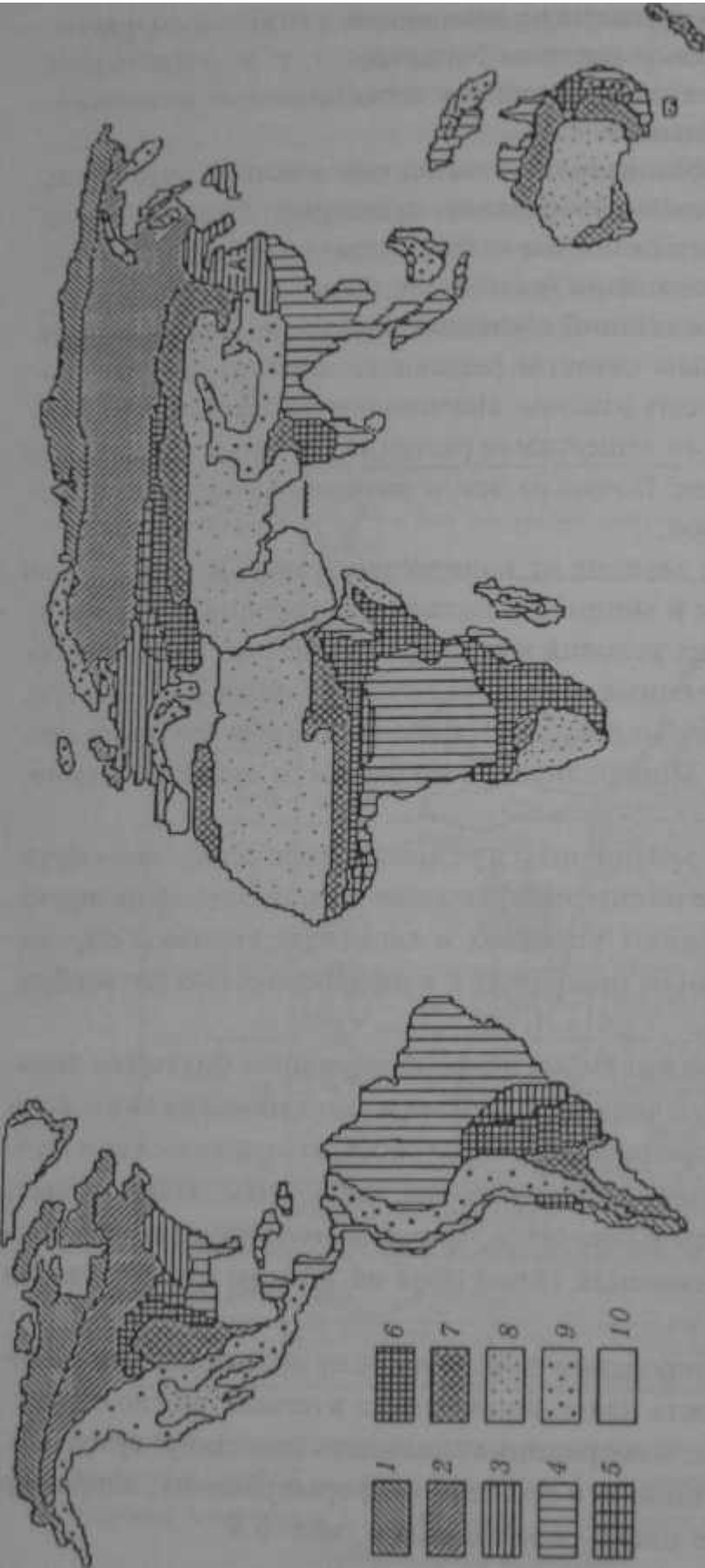


Рис. 6.6. Схематическая карта зональных типов почв мира:

1 — тундра; 2 — подзолы; 3 — серо-бурые подзолистые почвы, бурые лесные почвы и т.д.; 4 — латеритные почвы; 5 — почвы прерий и деградированные черноземы; 6 — черноземы; 7 — каштановые и бурые почвы; 8 — сероземы и пустынные почвы; 9 — почвы гор и горных долин (комплекс); 10 — ледяной покров

Зная скорость накопления гумуса и мощность гумусового горизонта, можно рассчитать возраст различных типов почв (Геннадиев. 1987). На Русской равнине черноземы образовались за 2500-3000 лет, серые и бурые лесные почвы — за 800-1000 лет, подзолистые — примерно за 1500 лет. Скорость образования почв зависит и от типа материнской породы — на гранитах во влажном тропическом климате для образования настоящей почвы потребуется 20 000 лет.

Таблица 6.4

Скорость формирования гумусового горизонта почв Русской равнины (по А.Н. Геннадиеву и др., 1987)

Группа почв	Скорость, мм / год
Горно-луговые, горные лесо-луговые	0,80-1,00
Торфяно-глеевые, болотно-подзолистые	0,50-0,80
Дерново-карбонатные, оподзоленные	0,45-0,50
Черноземы оподзоленные, типичные	0,40-0,45
Серые лесные, черноземы обыкновенные	0,35-0,40
Черноземы южные, темно-каштановые, дерново-подзолистые	0,20-0,30
Подзолы и типичные подзолистые	0,10-0,20
Солонцы, светло-каштановые	менее 0,10

Эти данные позволяют количественно оценивать допустимый смыл при интенсивном антропогенном воздействии. Одновременно они свидетельствуют, как легко можно разрушить эту тонкую «коричневую пленку», и сколько нужно времени, не считая затрат, чтобы восстановить утраченное.

Почва является граничным слоем между атмосферой и биосферной частью литосферы. В нем наблюдается не просто смешение живого и неживого компонентов природы, но и их взаимодействие в рамках почвенной экосистемы. Главное назначение этой экосистемы — обеспечение круговорота веществ в биосфере.

§ 3. Круговорот веществ в природе

Основных круговоротов веществ в природе два: большой (геологический) и малый (биогеохимический).

Большой круговорот веществ в природе (геологический) обусловлен взаимодействием солнечной энергии с глубинной энергией Земли и осуществляет перераспределение вещества между биосферой и более глубокими горизонтами Земли.

Осадочные горные породы, образованные за счет выветривания магматических пород, в подвижных зонах земной кор

зону высоких температур и давлений. Там они переплавляются и образуют магму — источник новых магматических пород. После поднятия этих пород на земную поверхность и действия процессов выветривания вновь происходит трансформация их в новые осадочные породы (рис. 6.7). Символом круговорота веществ является спираль, а не круг. Это означает, что новый цикл круго-

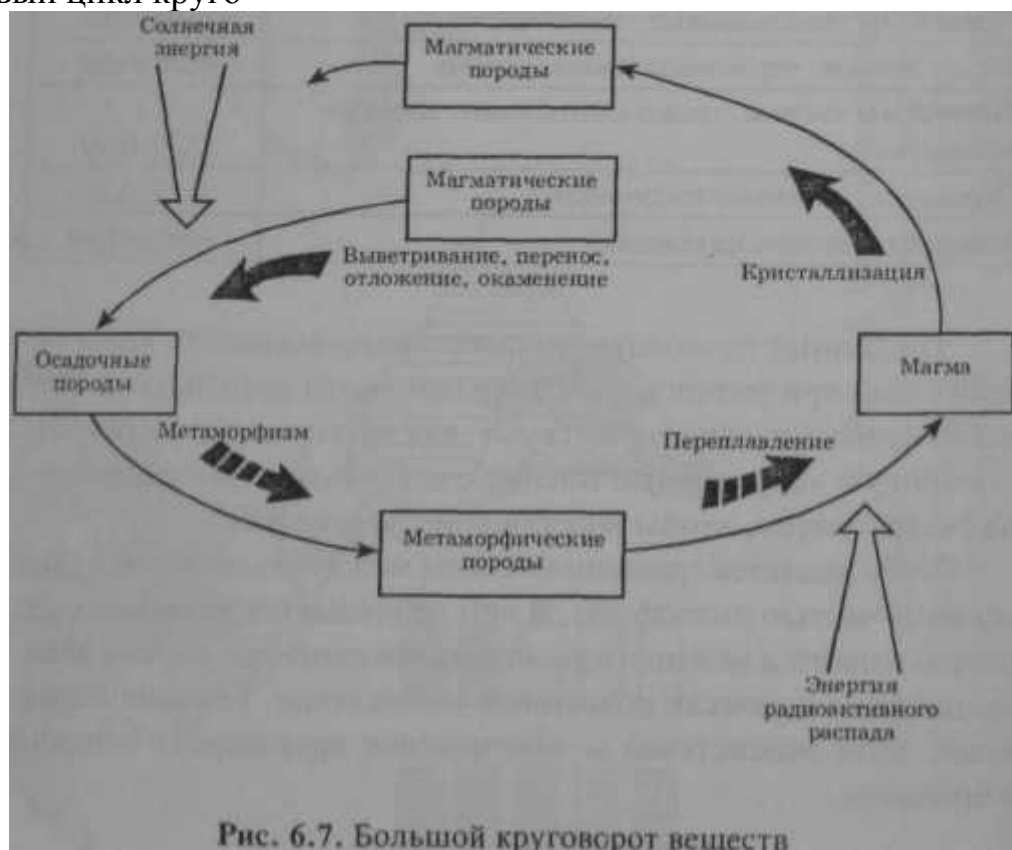


Рис. 6.7. Большой круговорот веществ

ворота не повторяет в точности старый, а вносит что-то но* вое, что со временем приводит к весьма значительным изменениям.

Большой круговорот — это и круговорот воды между сушей и океаном через атмосферу. Влага, испарившаяся с поверхности Мирового океана (на что затрачивается почти половина поступающей к поверхности Земли солнечной энергии), переносится на сушу, где выпадает в виде осадков, которые вновь возвращаются в океан в виде поверхностного и подземного стока. Круговорот воды происходит и по более простой схеме: испарение влаги с поверхности океана — конденсация водяного пара — выпадение осадков на эту же водную поверхность океана.

Подсчитано, что в круговороте воды на Земле ежегодно участвует более 500 тыс. км³ воды.

Круговорот воды в целом играет основную роль в формировании природных условий на нашей планете. С учетом транспирации воды растениями и поглощения ее в биогеохимическом цикле, весь запас воды на Земле распадается и восстанавливается за 2 млн лет (см. рис 6.10).

Малый круговорот веществ в биосфере (биогеохимический), в отличие от большого, совершается лишь в пределах биосферы. Сущность его в образовании живого вещества из неорганических с

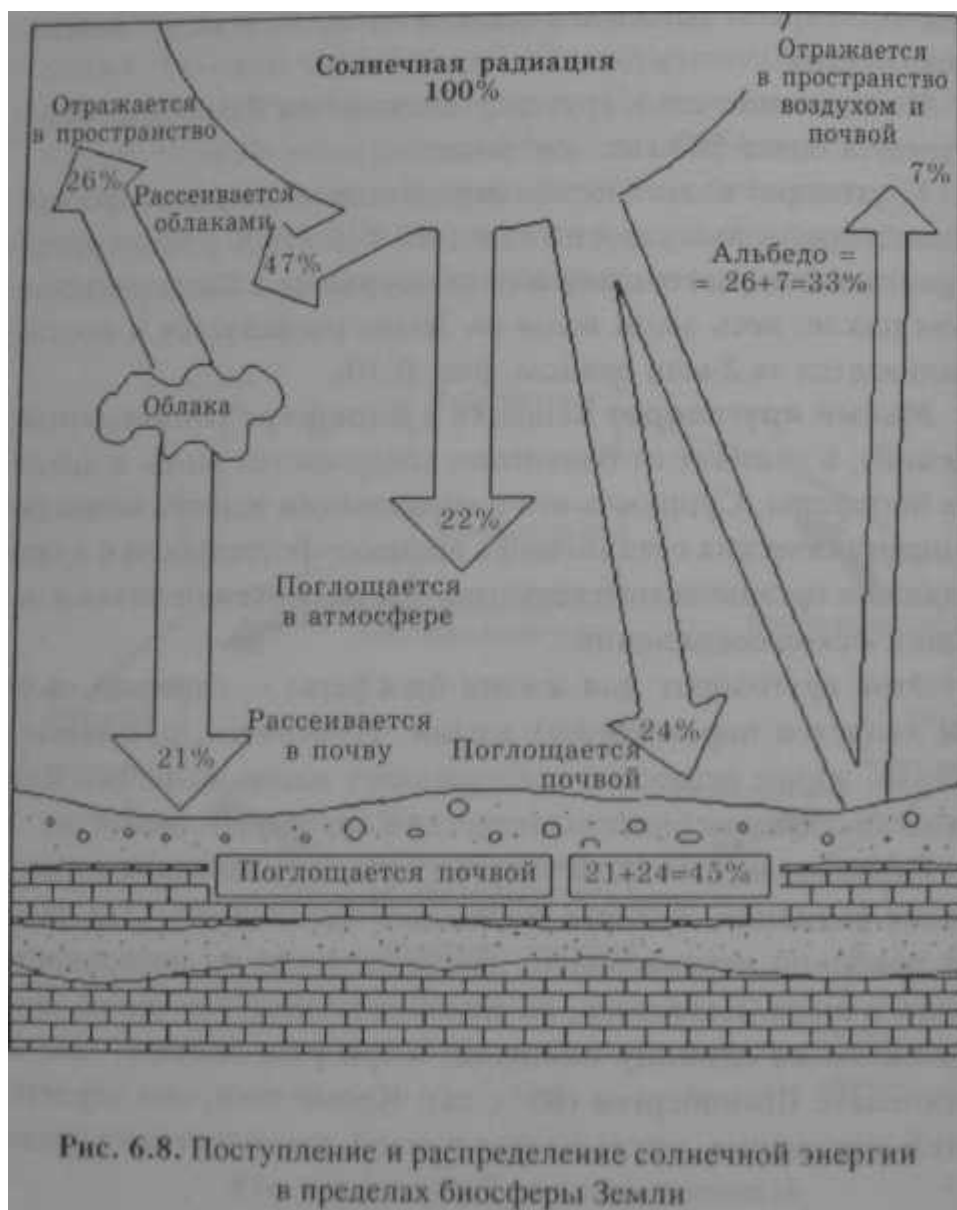
фотосинтеза и в превращении органического вещества при разложении вновь в неорганические соединения.

Этот круговорот для жизни биосферы — главный, и он сам является порождением жизни. Изменяясь, рождаясь и умирая, живое вещество поддерживает жизнь на нашей планете, обеспечивая биогеохимический круговорот веществ.

Главным источником энергии круговорота является солнечная радиация, которая порождает фотосинтез. Эта энергия довольно неравномерно распределяется по поверхности земного шара. Например, на экваторе количество тепла, приходящееся на единицу площади, в три раза больше, чем на архипелаге Шпицберген (80° с.ш.). Кроме того, она теряется путем отражения, поглощается почвой, расходуется на транспирацию воды и т. д. (рис. 6.8), а, как мы уже отмечали, на фотосинтез тратится не более 5% от всей энергии, но чаще всего 2-3%.

В ряде экосистем перенос вещества и энергии осуществляется преимущественно посредством трофических цепей.

Такой круговорот обычно называют биологическим (см. рис. 5 1). Он предполагает замкнутый цикл веществ, многократно используемый трофической цепью. Безусловно, он может иметь место в водных экосистемах, особенно в планктоне с его интенсив-



ным метаболизмом, но не в наземных экосистемах, за исключением дождевых тропических лесов, где может быть обеспечена передача питательных веществ «от растения к растению», корни которых на поверхности почвы.

Однако в масштабах всей биосферы такой круговорот невозможен. Здесь действует биогеохимический круговорот, представляющий собой обмен макро- и микроэлементов и простых неорганических веществ (CO_2 , H_2O) с веществом атмосферы, гидросферы и литосферы. Круговорот отдельных веществ В.И. Вернадский назвал биогеохимическими циклами. Суть цикла в следующем: химические элементы, поглощенные организмом, впоследствии его покидают, уходя в абиотическую среду, затем, через какое-то время, снова попадают в живой организм, и т. д. Такие элементы называют биофильными. Этими циклами и круговоротом в целом обеспечиваются важнейшие функции живого вещества в биосфере. В.И. Вернадский выделяет пять таких функций:

— первая функция — газовая — основные газы атмосферы Земли, азот и кислород, биогенного происхождения, как и все подземные газы — продукт разложения отмершей органики;

— вторая функция — концентрационная — организмы накапливают в своих телах многие химические элементы, среди которых на первом месте стоит углерод, среди металлов — первый кальций, концентраторами кремния являются диатомовые водоросли, йода — водоросли (ламинария), фосфора — скелеты позвоночных животных;

— третья функция — окислительно-восстановительная — организмы, обитающие в водоемах, регулируют кислородный режим и создают условия для растворения или же осаждения ряда металлов (V, Mn, Fe) и неметаллов (S) с переменной валентностью;

— четвертая функция — биохимическая — размножение, рост и перемещение в пространстве («расползание») живого вещества;

~~ пятая функция — биогеохимическая деятельность человека — охватывает все разрастающееся количество веществ земной коры, в том числе таких концентраторов углерода, как уголь, нефть, газ и другие, для хозяйственных и бытовых нужд человека.

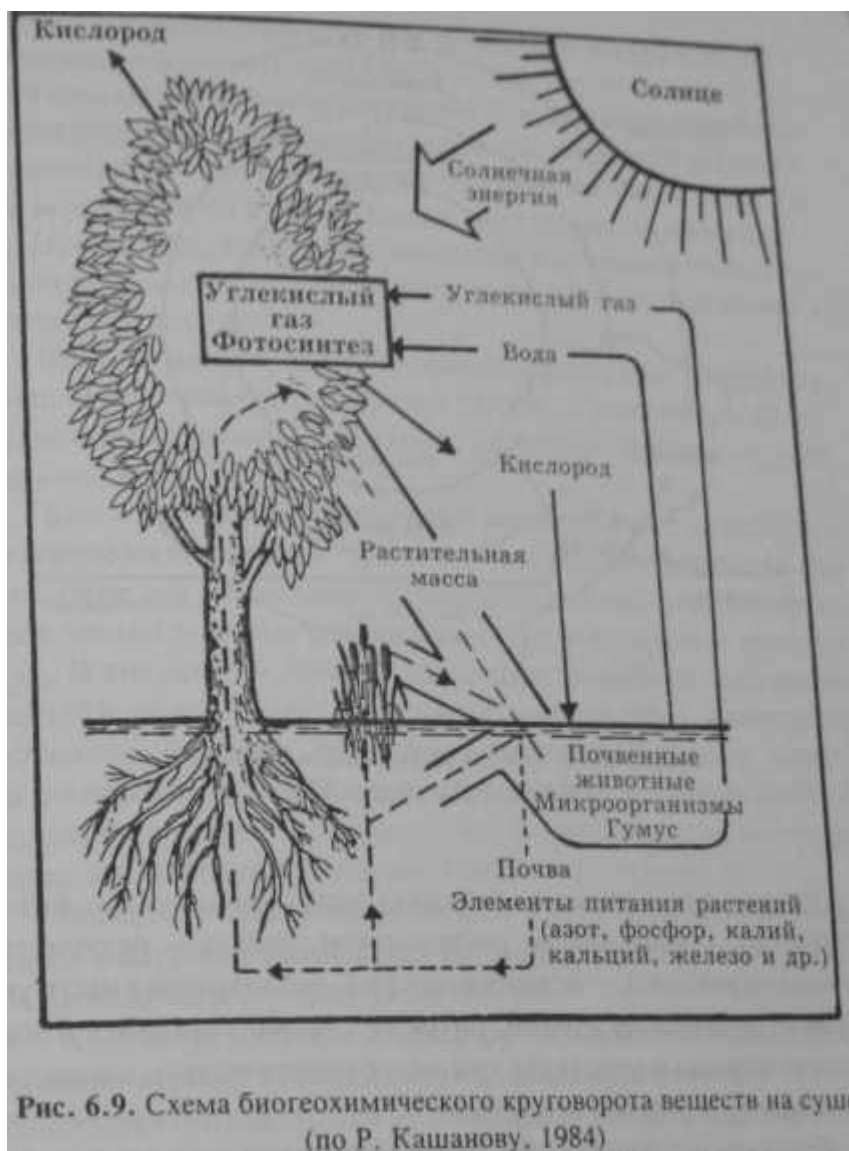
В биогеохимических круговоротах следует различать две части, или как бы два среза: 1) резервный фонд — это огромная масса движущихся веществ, не связанных с организмами; 2) обменный фонд — значительно меньший, но весьма активный, обусловленный прямым обменом биогенным веществом между организмами и их непосредственным окружением. Если же рассматривать биосферу в целом, то в ней можно выделить: 1) круговорот газообразных веществ с резервным фондом в атмосфере и гидросфере (океан) и 2) осадочный цикл с резервным фондом в земной коре (в геологическом круговороте).

В связи с этим следует отметить лишь один-единственный на Земле процесс, который не тратит, а, наоборот, связывает солнечную энергию и даже накапливает ее — это создание органического вещества в результате фотосинтеза. В связывании и запасании солнечной энергии и заключается основная планетарная функция живого вещества на Земле.

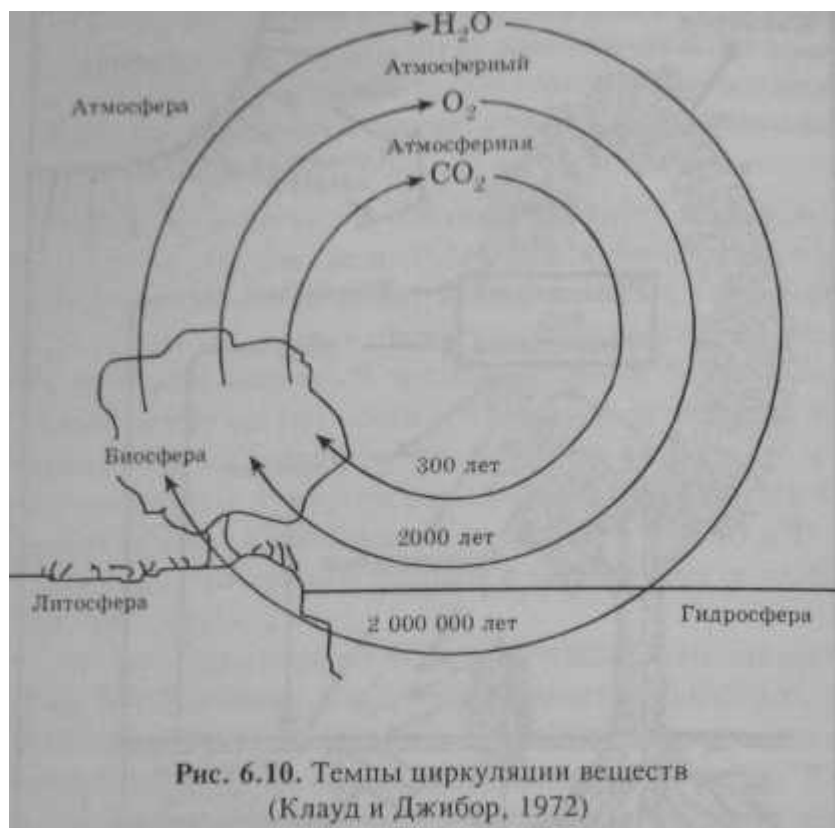
§ 4. Биогеохимические циклы наиболее жизненно важных биогенных веществ

Наиболее жизненно важными можно считать вещества, из которых, в основном, состоят белковые молекулы. К ним относятся углерод, азот, кислород, фосфор, сера.

Биогеохимические циклы углерода, азота и кислорода (рис. 6.9) наиболее совершенны. Благодаря большим атмосферным резервам они способны к быстрой саморегуляции. В круговороте углерода, а точнее — наиболее подвижной его фор-



мы — CO_2 , четко прослеживается трофическая цепь: продуценты , улавливающие углерод из атмосферы при фотосинтезе, консументы — поглощающие углерод вместе с телами продуцентов и консументов низших порядков, редуценты - возвращающие углерод вновь в круговорот. Скорость оборота CO , составляет порядка 300 лет (полная его замена в атмосфере) (рис. 6.10).



В Мировом океане трофическая цепь: продуценты (фитопланктон) — консументы (зоопланктон, рыбы) — редуценты (микроорганизмы) — осложняется тем, что некоторая часть углерода мертвого организма, опускаясь на дно, «уходит» в осадочные породы и участвует уже не в биологическом, а в геологическом круговороте вещества.

Главным резервуаром биологически связанного углерода являются леса, они содержат до 500 млрд т этого элемента, что составляет 2/3 его запаса в атмосфере. Вмешательство человека в круговорот углерода приводит к возрастанию содержания CO_2 в атмосфере.

Скорость круговорота кислорода — 2 тыс. лет (рис. 6.10), именно за это время весь кислород атмосферы проходит через живое вещество. Основным поставщик кислорода на Земле — зеленые растения. Ежегодно они производят на суше 5MN_2 т кислорода, а в океанах — $414 \cdot 10^6$ т.

Главный потребитель кислорода — животные, почвенные организмы и растения, использующие его в процессе дыхания. Процесс круговорота кислорода в биосфере весьма сложен, так как он содержится в очень многих химических соединениях.

Подсчитано, что на промышленные и бытовые нужды ежегодно расходуется 23% кислорода, который высвобождается в процессе фотосинтеза.

Предполагается, что в ближайшее время весь продуцированный кислород будет сгорать в топках, а следовательно, необходимо значительное усиление фотосинтеза и другие радикальные меры.

Биогеохимический круговорот montane менее сложен, чем углерода и кислорода, и охватывает все области биосферы. Поглощение его растениями ограничено, так как они усваивают азот только в ф... водородом и кислородом. И это при том, что зап...

неисчерпаемы (78% от ее объема). Редуценты (деструкторы), а конкретно почвенные бактерии, постепенно разлагают белковые вещества отмерших организмов и превращают их в аммонийные соединения, нитраты и нитриты. Часть нитратов попадает в процессе круговорота в подземные воды и загрязняет их.

Опасность заключается также и в том, что азот в виде нитратов и нитритов усваивается растениями и может передаваться по пищевым (трофическим) цепям.

Азот возвращается в атмосферу вновь с выделенными при гниении газами. Роль бактерий в цикле азота такова, что если будет уничтожено только 12 их видов, участвующих в круговороте азота, жизнь на Земле прекратится. Так считают американские ученые.

Биогеохимический круговорот в биосфере, помимо кислорода, углерода и азота, совершают и многие другие элементы, входящие в состав органических веществ, — сера, фосфор, железо и др.

Биогеохимические циклы фосфора и серы, важнейших биогенных элементов, значительно менее совершенны,

так как основная их масса содержится в резервном фонде земной коры, в «недоступном» фонде.

Круговорот серы и фосфора — типичный осадочный биогеохимический цикл. Такие циклы легко нарушаются от различного рода воздействий, и часть обмениваемого материала выходит из круговорота. Возвратиться опять в круговорот она может лишь в результате геологических процессов или путем извлечения живым веществом биофильных компонентов.

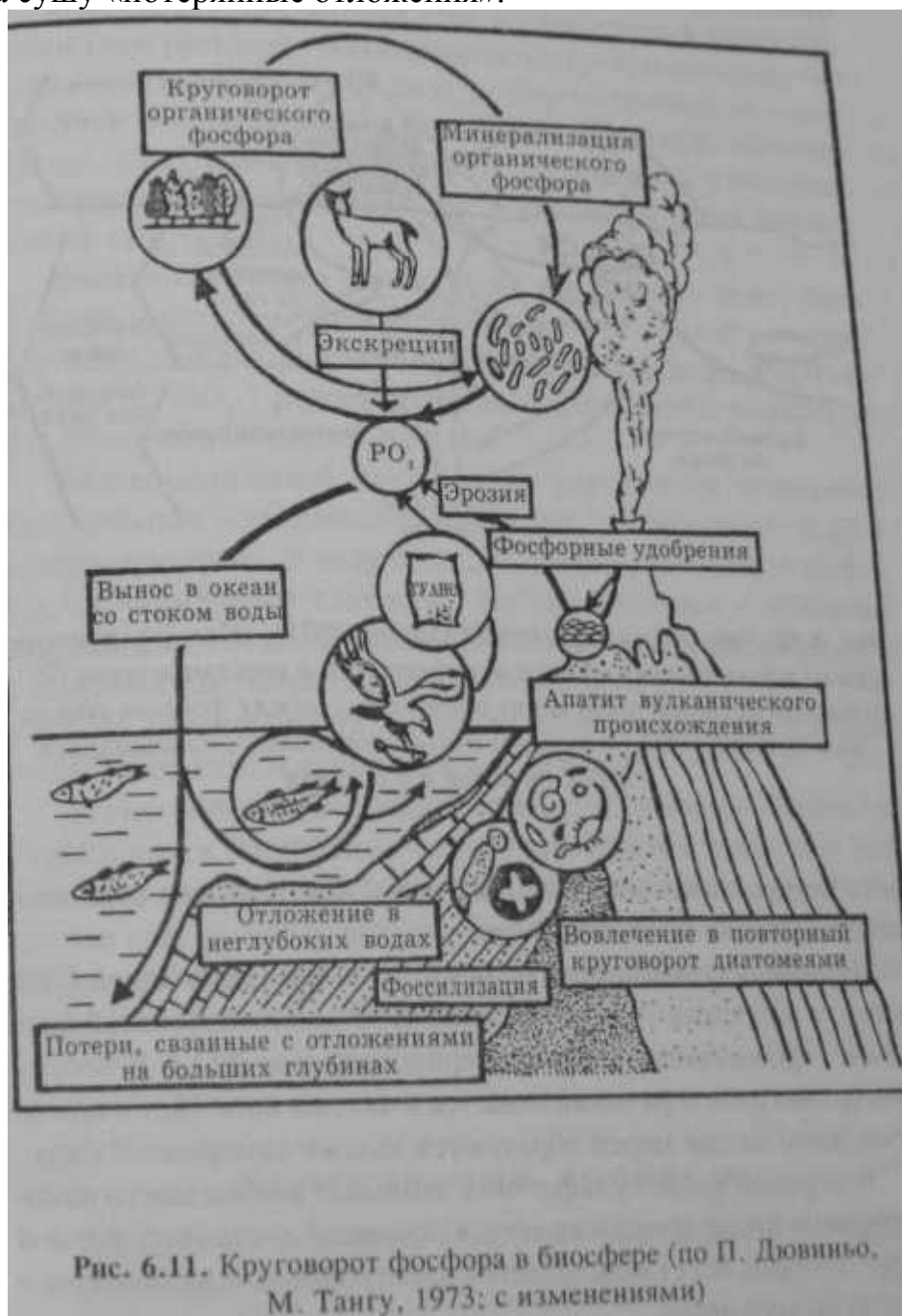
Фосфор содержится в горных породах, образовавшихся в прошлые геологические эпохи. В биогеохимический круговорот (рис. 6.11) он может попасть в случае подъема этих пород из глубины земной коры на поверхность суши, в зону выветривания. Эрозионными процессами он выносится в море в виде широко известного минерала — апатита.

Общий круговорот фосфора можно разделить на две части — водную и наземную. В водных экосистемах он усваивается фитопланктоном и передается по трофической цепи вплоть до консументов третьего порядка — морских птиц. Их экскременты (гуано) снова попадают в море и вступают в круговорот, либо накапливаются на берегу и смываются в море.

Из отмирающих морских животных, особенно рыб, фосфор снова попадает в море и в круговорот, но часть скелетов рыб достигает больших глубин и заключенный в них фосфор снова попадает в осадочные породы.

В наземных экосистемах фосфор извлекают растения из почв, и далее он распространяется по трофической сети. Возвращается в почву после отмирания животных и растений и с их экскрементами. Теряется фосфор из почв в результате их водной эрозии. Повышенное содержание фосфора на водных путях его переноса вызывает бурное увеличение биомассы водных растений, «цветение» водоемов и их эвтрофикацию. Большая же часть фосфора уносится в море и там теряется безвозвратно

Последнее обстоятельство может привести к истощению запасов фосфорсодержащих руд (фосфоритов, апатитов и др.). Следовательно, надо стремиться избежать этих потерь и не ожидать того времени, когда Земля вернет на сушу «потерянные отложения».



CetNH также имеет основной резервный фонд в отложениях и почве, но в отличие от фосфора у нее есть резервный фонд и в атмосфере (рис. 6.12). В обменном фонде главная



роль принадлежит микроорганизмам. Одни из них восстановители, другие — окислители.

В горных породах сера встречается в виде сульфидов (FeS , и др.), в растворах — в форме иона (SO_4^{2-}), в газообразной фазе в виде сероводорода (H_2S) или сернистого газа (SO_2). В некоторых организмах сера накапливается в чистом виде (S), и при их отмирании на дне морей образуются залежи самородной серы.

В морской среде сульфат-ион занимает второе место по содержанию после хлора и является основной доступной формой серы, которая восстанавливается автотрофами и включается в состав аминокислот.

Круговорот серы, хотя ее требуется организмам в небольших количествах, является ключевым в общем процессе продуцирования и разложения (Ю. Одум, 1986). Например, при образовании сульфидов железа фосфор переходит в растворимую форму, доступную для организмов.

В наземных экосистемах сера возвращается в почву при отмирании растений, захватывается микроорганизмами, которые восстанавливают ее до H_2S . Другие организмы и воздействие самого кислорода приводят к окислению этих продуктов. Образовавшиеся сульфаты растворяются и поглощаются растениями из поровых растворов почвы — так продолжается круговорот.

Однако круговорот серы, так же как и азота, может быть нарушен вмешательством человека (рис. 6.12). Виной тому прежде всего сжигание ископаемого топлива, а особенно угля. Сернистый газ (SO_2) нарушает процессы фотосинтеза и приводит к гибели растительности.

Биогеохимические циклы легко нарушаются человеком. Так, добывая минеральные удобрения, он загрязняет воду и воздушную среду. В воду попадает фосфор, вызывая эвтрофикацию, образуются азотистые высокотоксичные соединения и др. Иными словами,

не циклическим, а ациклическим. Охрана природных ресурсов должна быть, в частности, направлена на то, чтобы ациклические биогеохимические процессы превратить в циклические.

Таким образом, всеобщий гомеостаз биосферы зависит от стабильности биогеохимического круговорота веществ в природе. Но, являясь планетарной экосистемой, она состоит из экосистем всех уровней, поэтому первоочередное значение для ее гомеостаза имеют целостность и устойчивость природных экосистем.

Контрольные вопросы

1. Что такое биосфера и чем она отличается от других оболочек Земли?
2. Из чего состоят абиотическая и биотическая части биосферы как глобальной экосистемы (экосферы)?
3. Что понимал В. И. Вернадский под живым веществом и какие биохимические принципы лежат в основе биогенной миграции?
4. Как происходит большой круговорот веществ и воды в природе?
5. Как и какие важнейшие функции живого вещества обеспечиваются посредством малого круговорота веществ в природе?
6. Из каких частей состоит биогеохимический круговорот веществ?
7. В чем особенности биогеохимических циклов основных биогенных элементов?

ГЛАВА 7

ПРИРОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ ЗЕМЛИ КАК ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ БИОСФЕРЫ

§ 1. Классификация природных экосистем биосферы на ландшафтной основе
Классификации природных систем биосферы базируются на ландшафтном подходе, так как экосистемы — неотъемлемая часть природных географических ландшафтов, образующих географическую (ландшафтную) оболочку Земли. Биогеоценозы (экосистемы) образуют на поверхности Земли так называемую биogeосферу, являющуюся основой биосферы, которую В. И. Вернадский называл «пленкой жизни», а В. Н. Сукачев — «биогеоценоотическим покровом».

«Биогеоценоотический покров» В. Н. Сукачева — это не что иное, как ряд природных экосистем, представляющих собой пространственные (хорологические) единицы (части, элементы) биосферы. Эти единицы, как правило, совпадают своими границами с ландшафтными элементами географической оболочки Земли.

Ландшафт — природный географический комплекс, в котором все основные компоненты (верхние горизонты литосферы, рельеф, климат, воды, почвы, биота) находятся в сложном взаимодействии, образуя однородную по условиям развития единую систему.

Ландшафтный подход в экологии имеет, прежде всего, большое значение для целей природопользования. По происхождению выделяют два основных типа ландшафтов — природ* ный и антропогенный.

Природный ландшафт формируется исключительно под влиянием природных факторов и не преобразован хозяйственной деятельностью человека. Изначально выделяли следующие природные ландшафты:

- геохимический — участок, выделенный на основе единства состава и количества химических элементов и соединений. Интенсивность их накопления в ландшафте или, напротив, скорость самоочищения ландшафта могут служить показателями его устойчивости по отношению к антропогенным воздействиям;

- элементарный — участок, сложенный определенными породами, находящимися на одном элементе рельефа, в равных условиях залегания грунтовых вод, с одинаковым характером растительных ассоциаций и одним типом почв;

- охраняемый — ландшафт, на котором в установленном порядке регламентированы или запрещены все или отдельные виды хозяйственной деятельности (рис. 7.1).

Однако, как считают многие ученые, сейчас на суше преобладают антропогенные ландшафты или, во всяком случае, по распространенности они равны природным.

Антропогенный ландшафт — это бывший природный ландшафт, преобразованный хозяйственной деятельностью настолько, что изменена связь его природных компонентов. Сюда относятся ландшафты:

- агрокультурный (сельскохозяйственный) — растительность в значительной степени заменена посевами и посадками сельскохозяйственных и садовых культур;

- техногенный — структура обусловлена техногенной деятельностью человека, связанной с использованием мощных технических средств (нарушение земель, загрязнение промышленными выбросами и т. п.); сюда же входит ландшафт индустриальный, образующийся в результате воздействия на среду крупных промышленных комплексов;

- городской (урбанистический) — с постройками, улицами и парками.

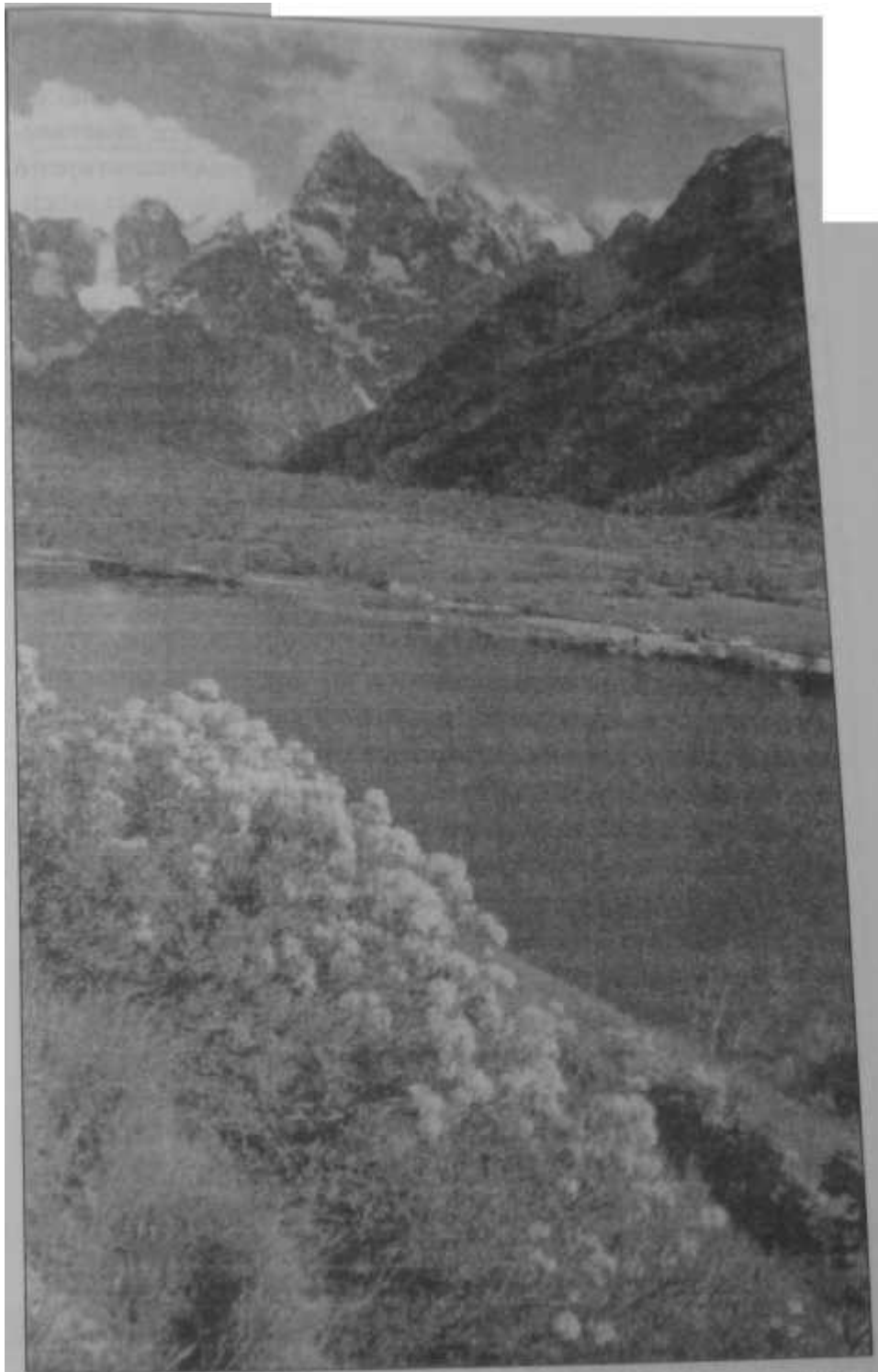


Рис. 7.1. Природный ландшафт. Тебердинский государственный заповедник (Северный Кавказ)

Границы географической (ландшафтной) оболочки Земли совпадают с границами биосферы, но поскольку в географическую оболочку входят и участки, где нет жизни, можно условно принимать, что биосфера входит в ее состав. Фактически же — это неразрывное единство, о чем свидетельствует и ландшафтный подход при выделении типов природных экосистем. Одним из таких примеров служит классификация по Р. Х. Уиттекеру, использованная им при оценке продуктивности экосистем земного шара (табл. 7.1)

Главный источник энергии для ландшафтной оболочки, как и для биосферы, — солнечная радиация. Для биосферы солнечная энергия — это прежде всего «движитель» биогеохимических циклов биофильных элементов и главный компонент фотосинтеза — источника первичной продукции. Как видно из табл. 7.1, продуктивность биосферы складывается из продуктивности различных природных экосистем (одновременно и энергий ландшафтов).

Но энергия Солнца, обеспечивая эту продуктивность, составляет лишь 2-3% от всей его энергии, достигшей поверхности Земли. Остальная солнечная энергия расходуется на абиотическую среду, если не считать достаточно активное участие ее в процессах физико-химического разложения, опада и др. Но абиотические факторы определяют вместе с биотическими эволюционное развитие организмов и гомеостаз экосистем. В свою очередь растительный и животный мир — столь мощные природные компоненты, что могут влиять на окружающую среду и «переделать ее под себя», создавая определенную микросреду (микроклимат). Все это свидетельствует о том, что живая природа существует в едином энергетическом поле всего ландшафта. Об этом говорит и распределение первичной продукции на суше и в океане (рис. 7.2; Бигон и др., 1989).

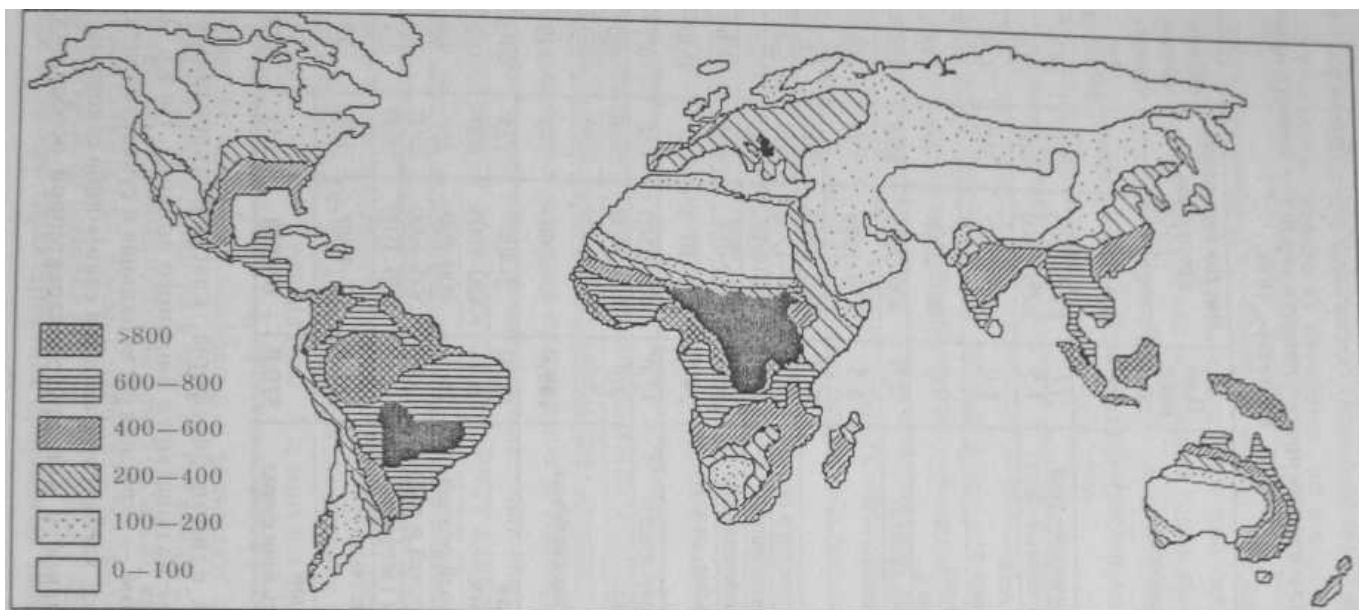
Как видно из рис. 7.2, продуктивность различных типов экосистем далеко не одинакова и занимают они разные по величине территории на планете. Различия в продуктивности связаны с климатической зональностью, характером среды обитания (суша, вода), с влиянием экологических факторов локального порядка и т. п., сведения о которых излагаются ниже при характеристике природных экосистем как хо-

Таблица *7.1

Первичная биологическая продуктивность экосистем земного шара (по Р. Х. Уиттекеру, 1980)

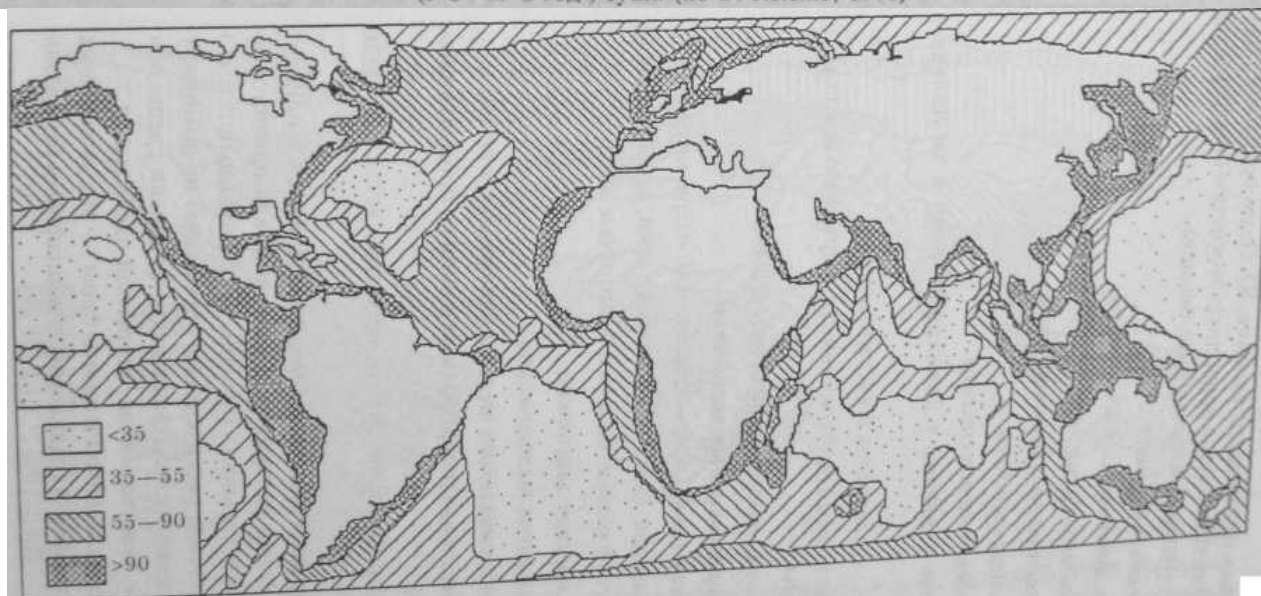
Типы экосистем	Площадь 10 ⁶ км ²	Чистая первичная продукция, г / м ²		Общая чистая продукция, 10 ⁹ т/год
		Колебания	в сред- нем	
Влажные тропические леса	17	1000-3500	2200	37,4
Тропические сезонные леса	7,5	1000-2500	1600	12,0
Вечнозеленые леса умеренного пояса	5,0	600-2500	1300	6,5
Листопадные леса умеренного пояса	7,0	600-2500	1200	8,4
Бореальные леса (тайга)	12,0	400-2000	800	9,6
Лесо-кустарниковые сообщества	8,5	250-1200	700	6,0
Саванны	15,0	200-2000	900	13,5
Лугостепи умеренного пояса	9,0	200-1500	600	5,4
Тундра и высокогорье	8,0	10-400	140	1,1
Пустыни и полупустыни	18,0	10-250	90	1,6
Экстрем, пустыни, скалы, пески и др.	24,0	0-10	3	0,07
Культивируемые земли	17,0	100-3500	650	9,1
Болота и марши	2,0	800-3500	2000	4,0
Озера и реки	2,0	100-1500	250	0,5
Материковые экосистемы в целом:	149,0	0-3500	773	115
Открытый океан	332,0	2-400	125	41,5
Зоны апвеллинга	0,4	400-1000	500	0,2
Континентальный шельф	26,6	200-600	360	9,6
Заросли водорослей и рифы	0,6	500-4000	2500	1,6
Речные дельты (эстуарии)	1,4	200-3500	1500	2,1
Морские экосистемы в целом:	361,0	2-4000	152	55
Средняя и общая продуктивность биосферы	510,0	0-4000	333	170

рологических единиц биосферы, классифицированных на принципах так называемого биомного подхода. По Ю. Оду-му (1986), биом — «крупная региональная и субконтинентальная экосистема, характеризующаяся каким-либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта».



А

Рис. 7.2. А — пространственное распределение чистой первичной продукции (г С / м² в год) суши (по D. Reichle, 1970)



Б

Рис. 7.2. Б — распределение чистой первичной продукции (г С / м² в год) в Мировом океане (Koblentz — Mishke et al., 1970)

Опираясь на эти представления, Ю. Одум предложил следующую классификацию природных экосистем биосферы (на рис. 7.3 — мировое распределение биомов):

I. Наземные биомы.

Тундра: арктическая и альпийская.

Бореальные хвойные леса. Листопадный лес умеренной зоны. Степь умеренной зоны. Тропические степи и саванны.

Чапарраль — районы с дождливой зимой и засушливым летом.

Пустыня: травянистая и кустарниковая.

Полувечнозеленый тропический лес: выраженный вла

Created with

nitroPDF professional

download the free trial online at nitropdf.com/professional

Вечнозеленый тропический дождевой лес.

И. Типы пресноводных экосистем

Лентические (лат. *lentes* — спокойный): озера, пруды и т. д.

Лотические (лат. *lotus* — омывающий): реки, ручьи, родники.

Заболоченные угодья: болота и болотистые леса.

III. Типы морских экосистем

Открытый океан (пелагическая).

Воды континентального шельфа (прибрежные воды).

Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством).

Эстуарии (прибрежные бухты, проливы, устья рек, соленые марши и т. д.).

Границы распространения биомов определяются ландшафтными компонентами материков, в названии, как правило, доминирующая растительность (лесной, кустарниковый и т. п.). В водных экосистемах растительные организмы не доминируют, поэтому за основу взяты физические признаки среды обитания («стоячая», «текучая» вода, открытый океан и т. п.).

Как явствует из вышесказанного, биом — это экосистема, которая совпадает своими границами с ландшафтами региональ*



ного уровня (рис, 7.3). Он состоит из тех же компонентов, что и ландшафт» но главный компонент его — биота, и основное внимание здесь уделяется процессам, создающим органическое вещество; и биохимическому круговороту веществ.

§ 2. Наземные биомы (экосистемы)

Стабильная экосистема характеризуется равновесным состоянием взаимосвязей между живыми организмами и окружающей физической средой. Всеобщий гомеостаз такой системы позволяет ей противостоять внешнему воздействию в довольно широком диапазоне толерантности по

отношению, например, к климатическим факторам, тогда говорят об экосистеме климатического климакса.

Климатический климакс является результатом длительной сукцессионной серии экосистемы в данных климатических условиях. Но, как известно, для Земли характерна климатическая зональность, а отсюда и зональность наземных экосистем, климаксная стадия которых будет определяться конкретными климатическими факторами соответствующей зоны. Известно, что кроме горизонтальной зональности (рис. 7.3) климата в масштабе всего земного шара, наблюдается еще и вертикальная, или высотная, зональность в горных системах. У подножия горных систем климат соответствует данной общегеографической зональности, при движении вверх, в горы пояса будут меняться, как при движении с юга на север. «Югом» будет являться климат подножия горной системы (рис. 7.4).

Тундры характеризуются суровыми условиями для произрастания: вегетационный период всего 2-2,5 месяца, осадков мало — 200-300 мм, сильные ветры и ночью температура падает ниже 0 °С даже летом, плюс к этому — вечная мерзлота на глубине в несколько десятков сантиметров летом, а зимой — оттаивающий летом слой промерзает полностью. Но длительный фотопериод и низкая испаряемость значительно снижают лимитирующее действие влажности и света.

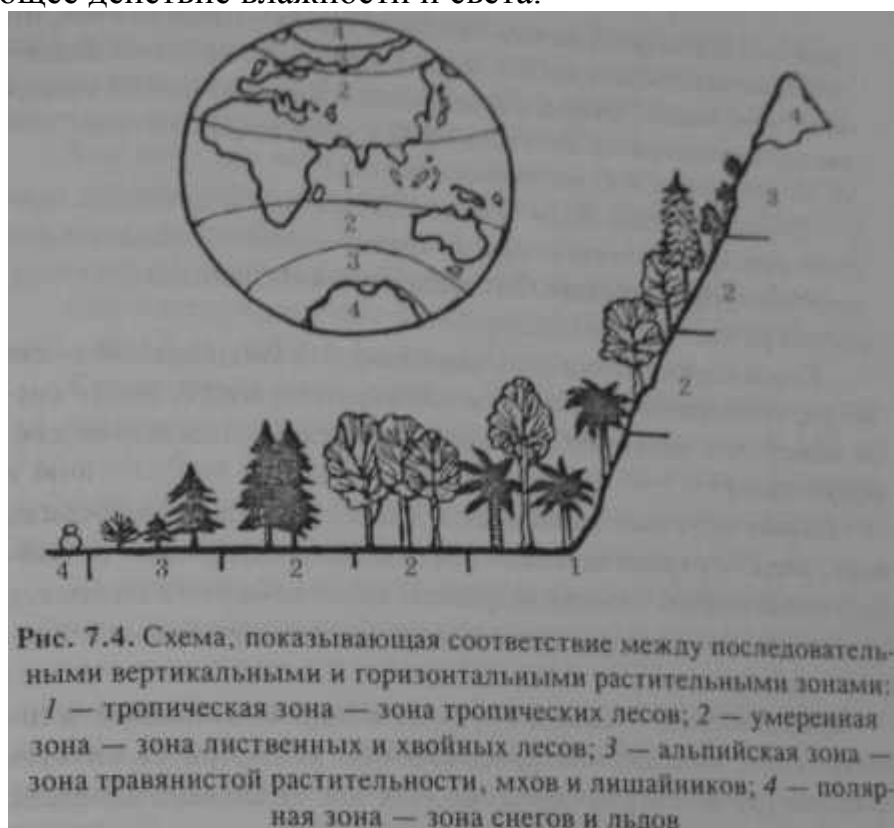


Рис. 7.4. Схема, показывающая соответствие между последовательными вертикальными и горизонтальными растительными зонами: 1 — тропическая зона — зона тропических лесов; 2 — умеренная зона — зона лиственных и хвойных лесов; 3 — альпийская зона — зона травянистой растительности, мхов и лишайников; 4 — полярная зона — зона снегов и льдов

В тундре отсутствуют деревья и преобладают мхи и лишайники. Кустарники многолетние зимнезеленые для более полного использования светлой части года, подушкообразной и стелющейся форм (кассиопея, брусника, вероника и др.) и таких же форм карликовые растения с опадающими листьями (черника, карликовая береза и т. п.).

Продуктивность наземных экосистем тундры значительно ниже ряда других систем, но вместе с океаном они способны прокормить перелетных птиц, насекомых, северных оленей, овцебыков, медведей, волков, песцов и др.

Выше границы леса, в высоких горах есть небольшие тундровые зоны, которые являются экологически сходными районами с вышеописанной тундрой.

Бореальные хвойные леса распространены в северной части умеренной климатической зоны (рис. 7.3). Это хвойные леса северной части умеренного пояса северного полушария с суровыми зимними температурами — тайга. Таежные сообщества представлены темнохвойными породами деревьев — ель, пихта, сибирская кедровая сосна (сибирский кедр) и светлохвойными — лиственницей и сосной (преимущественно на песчаных и супесчаных почвах).

Строение сообществ темнохвойных лесов довольно простое: два-три древесных яруса, ярусы моховой, травяной или травяно-кустарниковый. Затенение значительно, лесная подстилка разлагается медленно.

Темнохвойные леса отличаются особой микросредой — нет ветра, температура выше, чем на открытом месте, много снега зимой, что помогает выживать животному населению в суровую зиму.

Самые крупные животные в тайге: из хищников — медведь, волк; из травоядных — лось. Большое значение в хвойных лесах имеют семенной фонд и хвоя: семенами питаются птицы, белки, бурундуки и другие мелкие грызуны, а хвоей — насекомые.

Хвойные леса — самые крупные в мире поставщики лесоматериалов. Они весьма продуктивны, несмотря на низкую температуру в течение полугода, так как сплошной зеленый покров, содержащий хлорофилл, сохраняется круглый год (см. табл. 7.1, рис. 7.2).

Листопадные леса умеренной зоны (широколиственные леса), расположенные южнее тайги, в отличие от нее, не имеют сплошного распространения (рис. 7.3). Произрастают они в условиях более мягкого климата, с осадками от 700 до 1500 мм/г, с умеренными температурами и четко выраженными сезонами. В основном в листопадных лесах среди древесной флоры доминируют бук и дуб. Благодаря опадению листьев формируется мощная лесная подстилка, позволяющая перезимовать многим беспозвоночным животным.

Ярусная структура широколиственных лесов намного сложнее, чем у хвойных: до трех ярусов деревьев (дубравы), двух ярусов кустарников и двух-трех ярусов трав. Раскидистая крона, высокая дуплистость деревьев и хорошо выраженная ярусность широколиственных лесов позволяют птицам занимать свои экологические ниши на различных уровнях.

Среди насекомых много вредителей, которые наносят бо́льший вред лесам. Крупные животные в листопадных лесах, в принципе, те же, что и в тайге: лоси, медведи, рыси, лисицы и др., разнообразна и богата орнитофауна.

Листопадные леса — это те районы суши, где человеческая цивилизация получила наибольшее развитие. Поэтому тр

широколиственные нетронутые леса. Большая их часть заменена культурными сообществами.

Биомасса широколиственных лесов близка к биомассе южной тайги (см. табл. 7.1, рис. 7.2).

Степи умеренной зоны — открытые пространства между лесами и пустынями с количеством осадков от 250 до 750 мм/г. Они занимают обширные пространства в Евразии, в Северной Америке (прерии), на юге Южной Америки (пампасы), в Австралии, Новой Зеландии (туссоки) (рис. 7.3).

Растительность в степях преимущественно ксерофильного облика. Преобладают дерновинные злаки (дерновины образуются вследствие скученности стеблей). Много в степи эфемеров, после отмирания наземных частей которых остаются клубни, луковицы, подземные корневища. И наконец, для степей характерны кустарники, которые поедаются животными. Среди животных в степях распространен парный и — реже — колониальный образ жизни. Здесь много парных животных (суслики, сурки, полевки и др.). Животные, которые живут не в парах, образуют стада. Главную роль в биоценозе степей играют копытные — сайгаки, ранее дикая лошадь — тарпан. При умеренном выпасе животные копытами разбивают скопления мертвой листвы на поверхности почвы, что способствует дальнейшему росту трав. При перевыпасе происходит деградация степной растительности и возникает, в конечном итоге, так называемый «толок», когда практически исчезают все многолетние травы, а следом за «толоком» — опустынивание степей — растительность сменяется малосъедобными полынями и другими еще более ксе-рофильными формами.

Почвы степей достаточно резко отличаются от лесных почв и, прежде всего, высоким содержанием гумуса — в пять-десять раз выше. Злаки, по сравнению с деревьями, живут недолго, и в почву попадает большое количество органики в виде гумуса, так как гумификация идет быстро в сухом климате, а минерализация очень медленно. Так возникают самые плодородные почвы — черноземы. На них вырастает наиболее высокая чистая первичная продукция, или урожай, культурных злаков — пшеницы, кукурузы и т. д.

В луговых степях России биомасса — 2500 ц/га, в сухих степях — 1000 ц/га. Продуктивность ксерофильных сообществ 100-200 ц/га, при возрастании аридности — 50-100 ц/га (Воронов, 1988).

Большая часть степей в настоящее время занята под посевы зерновых культур, культурными пастбищами или древесной растительностью, сохраненной или культивированной человеком.

Пустыня травянистая и кустарниковая наибольшие площади занимает в Азии, Африке, Австралии, Северной и Южной Америках, встречается она и в Европе (чаще полупустыня) (см. рис. 7.3). Главный критерий пустыни — выпадение осадков менее 200-250 мм/г, а испарение с открытой водной поверхности более 1000 мм/г.

Почвы пустынь — сероземы и светло-бурые. Пустыни обычно подразделяются по породам, на которых они сформировались; глинистые, солончаковые, песчаные, каменистые.

Растения в пустынях представлены весьма ксерофильными травами и полукустарниками, суккулентами, а также множеством эфемеров, которые используют только влажные периоды. Растительность разрежена, из-за чего травоядные животные существуют небольшими группами, парами и в одиночку. Стада образуют лишь животные, способные быстро находить новые участки с кормами (антилопы, некоторые птицы).

Животные пустыни по-разному адаптированы к нехватке воды: обладают особыми покровами, выделяют сухие экскременты и т. д. Они могут образовывать и сохранять метаболическую воду. Верблюды же приспособлены к повышенной температуре тела, к высокой степени дегидратации тканей, смертельной для других животных.

Земледелие в пустынях невозможно без орошения. При орошении пустыня, с ее избытком солнечного света, может стать весьма продуктивной. По размерам фитомассы пустыни разнообразны (см. табл. 7.1, рис. 7.2).

Чапарраль — это территории с мягким, умеренным климатом. Количество осадков здесь 500-700 мм, но они выпадают в период теплой зимы. Обильные зимние дожди сменяются засушливым летом. Сообщества чапарраля состоят из деревьев (лавр, вечнозеленые дубы) и кустарников с желтыми толстыми вечнозелеными листьями. Они широко распространены в Средиземноморье, вдоль южного берега Австралии, в Калифорнии и Мексике (см. рис. 7.3).

В Австралии в лесах доминируют эвкалиптовые деревья и кустарники. Деревья широко интродуцируются в других местах этих биомов — в Калифорнии (США), в Колхидской низменности (Грузия).

Тропические степи и саванны — это обычно древесно-кустарниковый тип растительности теплых областей в Центральной и Восточной Африке, в Южной Америке и Австралии, с осадками от 900 до 1500 мм/г. Температура здесь достаточно высокая круглый год и сезонность определяется только распределением осадков — сезоны влажные (дождливые) и сухие (засушливые). Это создает своеобразные условия для существования фауны и флоры.

Деревья имеют часто толстую кору с мощным слоем пробки: баобабы, акации, пальмы, древовидные молочаи (экологические эквиваленты кактусов) и др. Травы представлены высокими труднопроходимыми для человека густыми злаками. В период засухи надземная часть злаков высыхает, листья деревьев опадают. Цветут деревья в конце сухого сезона, а с началом дождей распускается листва.

Саванна, в особенности африканская, не имеет себе равных по разнообразию и численности популяций копытных -антилопы, зебры, жирафы и др. На них охотятся такие хищники, как львы, гепарды и др.

Разнообразны птицы, среди которых есть крупные хищники и падальщики (грифы), а также самая крупная из птиц -африканский страус. Здесь множество рептилий — змей и ящериц.

риц, активных в засушливый период, а также насекомые, обилие которых приходится на дождливый сезон.

Среди насекомых много кровососущих —■ знаменитая муха цеце и др. В Южной Африке обитают насекомые — переносчики возбудителей тяжелых болезней, поражающих центральную нервную систему человека и животных, и других опасных «тропических» болезней.

Полувечнозеленые сезонные (листопадные) тропические леса распространены в областях с осадками 800-1300 мм/г с продолжительным сухим периодом в четыре — шесть месяцев в году. Леса характерны для тропической части Азии, Центральной Америки (см. рис. 7.3). Характерно, что в них доминируют деревья верхнего яруса, которые сбрасывают листья в сухой сезон, соответствующий зимнему периоду. Нижний ярус представлен уже большей частью вечнозелеными деревьями и кустарниками. Из вечнозеленых деревьев в этих лесах хорошо известна пальма.

Вечнозеленые тропические дождевые леса расположены вдоль экватора, в зоне, где 2000-2500 мм/г осадков при достаточно равномерном распределении их по месяцам. Дождевые леса расположены в трех Основных областях: 1) крупнейший сплошной массив в бассейне Амазонки и Ориноко в Южной Америке; 2) в бассейнах рек Конго, Нигера и Замбези в Африке и на острове Мадагаскар; 3) Индо-Малайской и островов Борнео — Новая Гвинея (рис. 7.3). Годовой ход температур в этих областях достаточно ровный и в ряде случаев снижает сезонные ритмы вообще или сглаживает их.

В дождевых тропических лесах деревья образуют три яруса: 1) редкие высокие деревья создают верхний ярус над общим уровнем полога; 2) полог, образующий сплошной вечнозеленый покров на высоте 25-35 м; 3) нижний ярус, который четко проявляется как густой лес лишь в местах просвета в пологе. Травянистая растительность и кустарники практически отсутствуют. Но зато большое количество лиан и эпифитов. Видовое разнообразие растений очень велико — на нескольких гектарах можно встретить столько видов, сколько нет во флоре всей Европы (Ю. Одум, 1986). Число видов деревьев по разным учетам различно, во, видимо, достигает 170 и более, хотя трав — не более 20 видов. Количество видов межъярусных растений (лианы, мшфиты и др > вместе с травами насчитывают 200-300 и более.

Влажные тропические леса — это достаточно древние кяи-максные экосистемы, в которых круговорот питательных веществ доведен до совершенства — они мало теряются и немедленно поступают в биологический круговорот, осуществляемый мутуалистическими организмами и неглубокими, большей частью воздушными, с мощной микоризой, корнями деревьев. Именно благодаря этому на скудных почвах так пышно растут леса.

Не менее разнообразен, чем растительность, и животный мир этих лесов. Большая часть животных, в том числе и млекопитающих, существует в верхних ярусах растительности. Разнообразие видов животных можно проиллюстрировать такими цифрами: на 15 км² дождевого леса в Панаме

насчитывается 20 000 видов насекомых, а на такой же территории на западе Европы их всего несколько сотен.

Из крупных животных тропических лесов назовем лишь некоторых, наиболее известных: обезьяны, ягуары, муравьед, ленивец, пума, человекообразные обезьяны, буйвол, индийский слон, павлин, попугаи, кондор, королевский гриф и многие др.

Для тропического леса характерна высокая скорость эволюции и видообразования. Многие виды вошли в состав более северных сообществ. Поэтому очень важно сохранить эти леса как «ресурс генов».

Влажные тропические леса обладают большой биомассой и самой высокой продуктивностью из биоценозов суши (см. табл. 7.1).

Чтобы лес восстанавливался до состояния климакса, требуется длительный сукцессионный цикл. Для ускорения процесса предлагается, например, вырубать его узкими просеками, оставляя растения, которые ценны для промышленности не представляют, не нарушая при этом запас биогенов в корневых подушках, и тогда обсеменение с незатронутых участков поможет быстро восстановить лес до первоначального вида.

§ 3. Пресноводные экосистемы

Особенности и факторы пресноводных местообитаний

Пресные воды на поверхности континентов образуют реки, озера, болота (рис. 7.5). Человек для своих нужд создает искусственные пруды и крупные водохранилища. Значит, пресные воды могут находиться в текучем и относительно неподвижном стоячем состоянии. Некоторые водоемы могут переходить из одного состояния в другое. В связи с этим пресноводные местообитания подразделяются на:

- лентические экосистемы — озера и пруды — стоячие воды;
- лотические экосистемы — родники, ручьи, реки — текущие воды;
- заболоченные участки, с колеблющимся уровнем по сезонам и годам — марши и болота.

Составляя весьма малую часть от всех экосистем биосферы, пресноводные экосистемы для человека имеют непреходящее значение вследствие следующих особенностей: 1) пресные воды — практически единственный источник для бытовых и промышленных нужд; 2) пресноводные экосистемы представляют собой самую удобную и дешевую систему переработки отходов; 3) уникальность термодинамических свойств воды, способствующих уменьшению температурных колебаний среды.

Лимитирующие факторы водной среды — температура, прозрачность, течение, соленость и др. Многие животные, живущие в воде, stenothermны, вследствие чего опасно даже небольшое тепловое загрязнение среды. Для жизни в водоемах очень важна прозрачность воды, мерой для которой служит глубина зоны, в которой возможен фотосинтез при проникновении солнечного света. Прозрачность может быть разная — от нескольких сантиметров в очень мутных водоемах, до 30-40 м в чистых горных озерах. Течение — также важный лимитирующий фактор в лотических экосистемах — влияет на распространение организмов и содержание

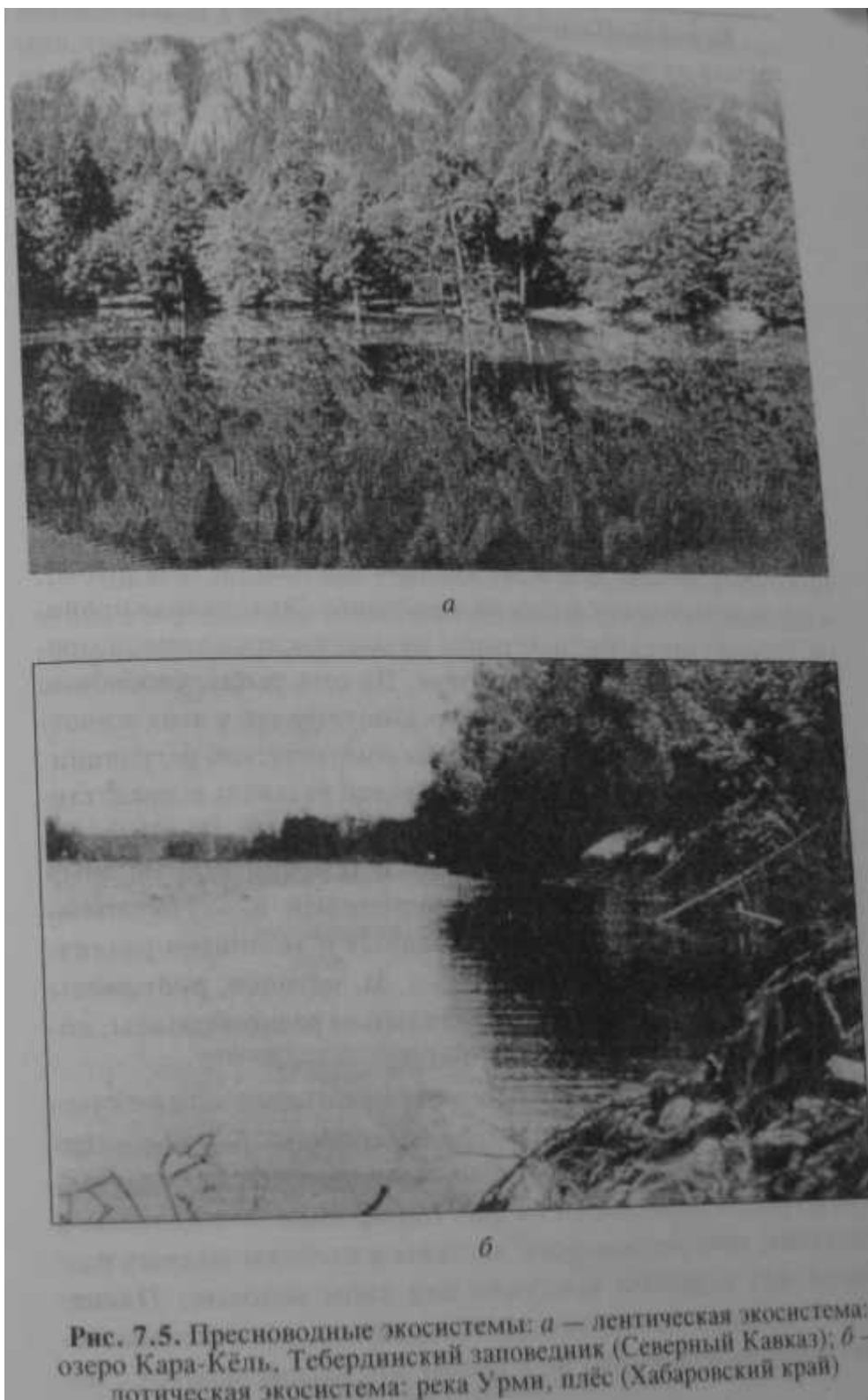


Рис. 7.5. Пресноводные экосистемы: а — лентическая экосистема: озеро Кара-Кель, Тебердинский заповедник (Северный Кавказ); б — лотическая экосистема: река Урмн, плёс (Хабаровский край)

Важнейшим лимитирующим фактором в водных экосистемах является концентрация кислорода, чего нельзя сказать о концентрации диоксида углерода, но который часто бывает даже в избытке за счет антропогенного влияния, лимитируя в «максимуме». Лимитирующими из биогенных солей обычно бывают нитраты и фосфаты, иногда ощущается недостаток кальция и некоторых других элементов.

На численности и расселении водных организмов, в особенности рыб, сказывается пространственное разделение пресных водоемов: в разных водоемах одни и те же экологические ниши занимают рыбы разных видов.

Весьма существенна разница в концентрации солей у гидробионта и в окружающей водной среде, приводящая к осмотическим явлениям на границе «организм — вода». В зависимости от различий в концентрации солей в рыбе и воде, жидкость в рыбе может быть гипертонична или гипотонична (повышающая или понижающая давление в теле рыбы), и то, и другое ведет к гибели животного. Это главная причина, почему пресноводные рыбы не могут жить в море, а морские — в реке или пресном озере. Но есть рыбы, способные жить в обеих средах (лосось и др.), потому что у этих животных есть специальные механизмы осмотической регуляции.

Пищевые цепи в водоемах хорошо развиты и представлены организмами всех трофических уровней. Продуценты представлены автотрофами: фото- и хемосинтезирующими микроорганизмами и водными растениями. Консументы — полным набором от растительноядных и хищников различных порядков до паразитов, и т. д. И, наконец, редуценты (сапротрофы) отличаются значительным разнообразием, которое связано с природой субстрата.

Водные организмы с экологических позиций можно классифицировать и по местообитанию в водоеме. Бентос — организмы, прикрепленные к дну, живущие в илистых осадках и просто покоящиеся на дне. Перифитон — животные и растения, прикрепленные к листьям и стеблям водных растений или к другим выступам над дном водоема. Планктон — организмы плавающие, зоопланктон даже активно может перемещаться сам, но в целом они перемещаются с по-

мощью течения. Нектон — свободно перемещающиеся в воде организмы — рыбы, амфибии и т. д.

Особое значение имеет распределение организмов по трем зонам водоема (рис. 7.6). Литоральная зона — толщина воды, где солнечный свет доходит до дна. Лимническая зона — толщина воды до глубины, куда проникает всего 1% от солнечного света и где затухает фотосинтез. Эвфотической зоной называют всю освещенную толщу воды в литоральной и лимнической зонах. Профундальная зона — дно и толщина воды, куда не проникает солнечный свет.

В проточных водоемах последние три зоны не выражены, хотя их элементы встречаются. Перекаты — мелководные участки с быстрым течением; дно без ила, преимущественно прикрепленные формы перифитона и бентоса. Плесы — участки глубоководные, течение медленное, на дне мягкий илистый субстрат и роющие животные.

Приведенные выше классификации имеют важное значение в определении экологического положения того или иного организма в сообществах.

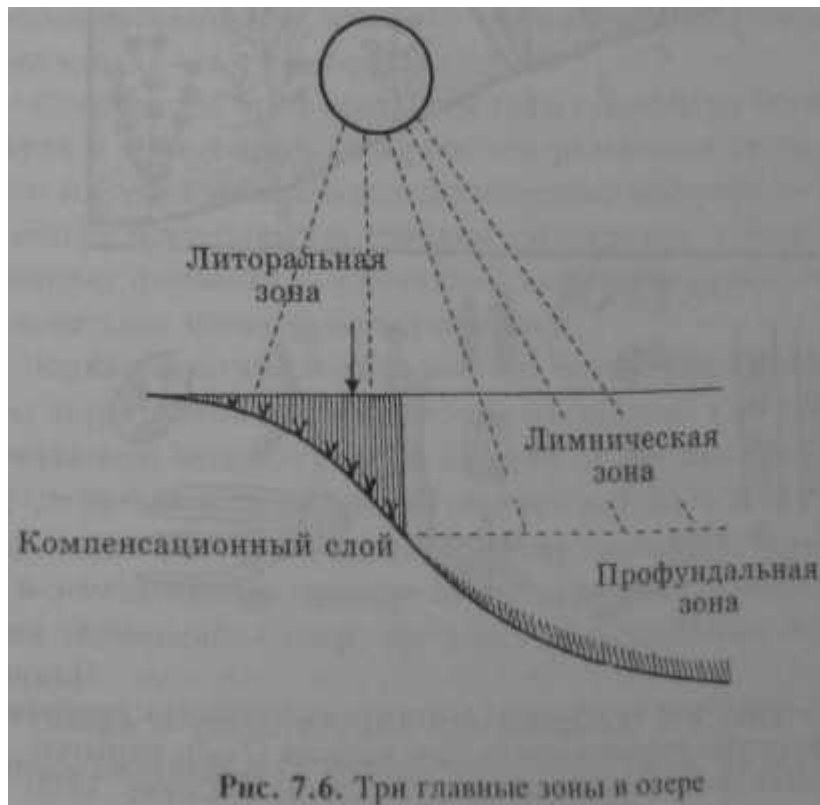
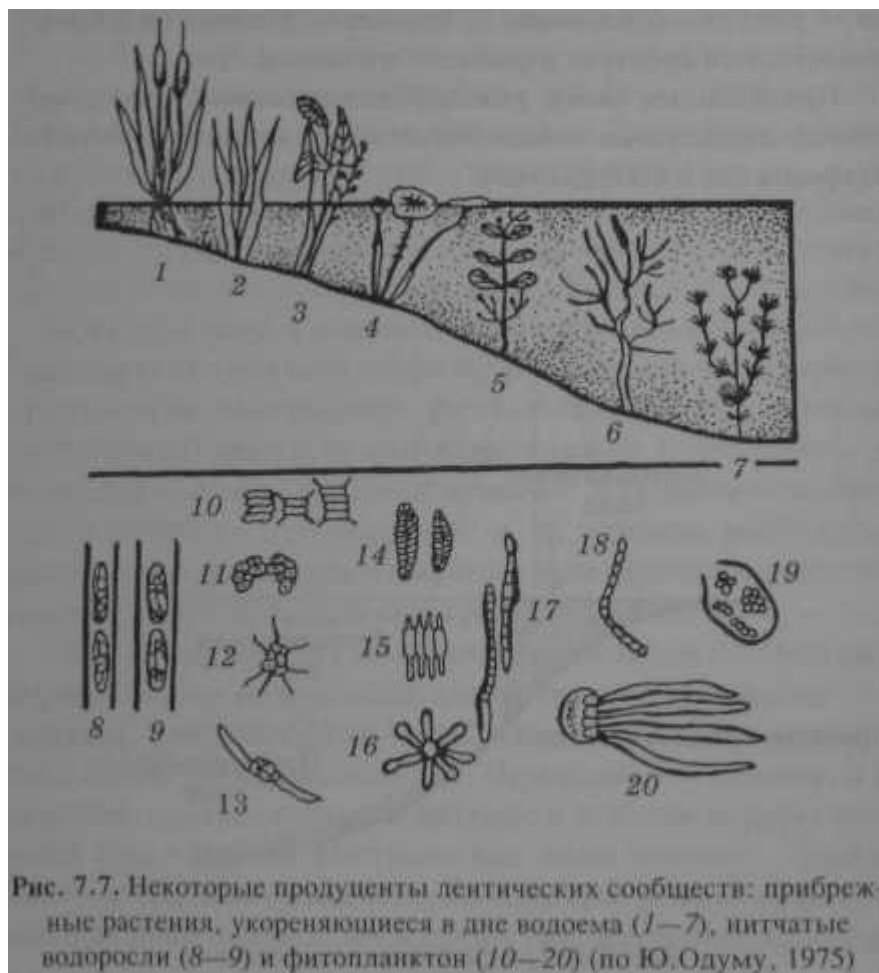


Рис. 7.6. Три главные зоны в озере

Характеристика пресноводных экосистем

Лентические экосистемы в литоральной зоне содержат два типа продуцентов: укрепившиеся в дне цветковые растения и плавающие зеленые растения — водоросли, некоторые высшие (рдесты) (рис, 7.7). Растения, укрепленные в дне, образуют три концентрические зоны: 1) зона надводной вегетации — фотосинтезирующая часть растений (камышы, рогозы и др.) находится над водой, а биогенные элементы извлекаются из донных осадков; 2) зона укрепленных в дне растений с плавающими по воде листьями (кувшинки) — у них та же роль, что и у растений первой зоны, но они могут затенять



нижние толщи воды; 3) года подводной мгеташи ~ укорепенные и прикрепленные растения, полностью находящиеся под водой и осуществляющие фотосинтез и минеральный обмен в водной среде (рдесты и прикрепленные водоросли -харовые).

Животные, консументы, более разнообразны в литорали, чем в других зонах водоема. Перифитон представлен моллюсками, коловратками, мшанками, личинками насекомых и др. Многие животные нектона дышат кислородом атмосферного воздуха (лягушки, саламандры, черепахи и др.). Рыбы большую часть жизни проводят в литорали и здесь же размножаются. Зоопланктон представлен ракообразными, имеющими большое значение для питания рыб (дафнии и др.).

В сообществах лимнической зоны продуцентом является фитопланктон. В водоемах умеренного пояса плотность его популяции заметно изменяется по сезонам. Весной «цветение» связано с массовым развитием приспособленных к прохладной воде диатомовых водорослей, летом — зеленых, осенью — азотфиксирующих сине-зеленых водорослей. Зоопланктон представлен растительноядными ракообразными и коловратками, все другие — хищники. Нектон лимнической зоны — это только рыбы.

Сообщества профундальной зоны существуют без света. Фауна и флора здесь — в зоне поверхностного раздела вода — ил, где накапливается органический материал, — представлена бактериями и грибами (редуценты),

а также бен-тосными формами — личинками насекомых, моллюсками, кольчатыми червями (консументами).

Количество красных кольчатых червей возрастает с ростом загрязнения водоема сточными водами, т.е. по этому показателю можно судить о степени загрязнения водоема.

Действие на сообщества стоячих водоемов таких лимитирующих факторов, как содержание кислорода, температура и освещенность, зависит от специфических особенностей этих водоемов — озер, прудов и искусственных водохранилищ.

Озера — естественные пресноводные водоемы, образовались геологически сравнительно недавно — за последние несколько десятков тысяч лет, и лишь возраст некоторых из них исчисляется миллионами лет, например Байкала. Наличие у большинства озер профундальной зоны сказывается на температурном режиме водной толщи, на ее «перемешивании» и распределении кислорода в ней. Эти процессы сезонны, как и стратификация озера по температурному режиму (рис. 7.8).



В озерах умеренного пояса в летнее время можно выделить в вертикальном разрезе три зоны: эпилимнион — до глубины, где происходит конвекция (циркуляция) воды; термоклина — это промежуточная зона, где вода не смешивается с водой верхней зоны; гиполимнион — область холодной воды, где нет циркуляции.

Термоклина обычно расположена ниже границы проникновения света, и запасы кислорода, в отрезанном от его источников гиполимнионе, истощаются. Наступает летний период стагнации. Осенью, вследствие выравнивания температур, происходит общее перемешивание воды «обогащение гиполимниона кислородом. Зимой, когда температура воды подо льдом становится ниже 4 °С, что снижает приводит к стратификации озера их зимней стагнации

льда, температура воды достигает 4 °С, она тяжелеет и снова происходит весеннее перемешивание. Это классическая схема для водоемов Евразии и Северной Америки. В полярных областях и субтропиках общее перемешивание воды в водоемах бывает только один раз в году: в первом случае — летом, во втором — зимой. В водоемах тропиков перемешивание воды идет постоянно, но медленно, а общее ее перемешивание происходит редко и нерегулярно.

Цветение фитопланктона обычно приурочено к перемешиванию, когда в фотической (освещенной) зоне появляются воды, обогащенные природными биогенными компонентами. С точки зрения продуктивности озера подразделяются на две группы: 1) олиготрофные (малокормные) и 2) эвтрофные (кормные). Продуктивность лентических экосистем зависит также от поступающих веществ с окружающей суши и от глубины озера (наиболее продуктивны мелкие озера).

Пруды обладают хорошо развитой литоралью, и стратификация практически отсутствует; образуются они в различных понижениях, часто временно пересыхают летом или в засушливые годы. Фауна прудов способна переживать сухие периоды в покое или перебираться в другие водоемы (земноводные). Естественные пруды высокопродуктивны. В искусственных прудах, в основном, человек сам подкармливает рыб.

Водохранилища создаются человеком при возведении гидроэнергетических и гидромелиоративных комплексов. Это уже не природная экосистема, а природно-техническая система. Распределение тепла и биогенов в ней зависит от типа плотины. Если вода сбрасывается придонная, то в этом случае водохранилище аккумулирует тепло и экспортирует биогенные вещества, если сброс идет поверх плотины, то экспортируется тепло и аккумулируются биогены. В первом случае спускается вода гипolimниона, во втором — эвфимниона. Через глубоководные шлюзы в реку поступает и более соленая вода, а биогены вызывают эвтрофикацию участка реки.

Лотические экосистемы — реки — отличаются от стоячих водоемов тремя основными условиями: 1) течения — важный лимитирующий и контролирующий фактор; 2) обмен между водой и сушей значительно более активен; 3) распределение кислорода более равномерно, так как практически отсутствует стратификация.

Скорость течения влияет на распределение рыб в реках — они могут жить и под камнями, и в заводях, под перекатами, но это будут разные виды, адаптированные к конкретным условиям. Река — открытая экосистема, в которую поступает с прилегающих пространств большое количество органического вещества.

Детритное питание — основа трофических цепей лотических экосистем: более 60% энергии консументы получают от привнесенного материала. Зато кислорода в реках достаточно и содержание его в воде постоянно, что обусловило узкую толерантность организмов по отношению к кислороду.

Выделяют лотические сообщества перекатов и плесов. На перекатах поселяются организмы, способные прикрепиться к

водоросли), или хорошие пловцы (форель). На участках плеса сообщества напоминают прудовые.

В больших реках прослеживается продольная зональность: в верховьях — сообщества перекаатов, в низовьях и дельте — плесов, между ними местами могут возникать и те и другие* Продольная зональность подчеркивается изменениями видового состава рыб. К низовьям видовой состав обедняется, но увеличиваются размеры рыб.

Заболоченные пресноводные участки, обычно собственно болота, — низинные и верховые. Низинные имеют, как правило, питание подземными водами; & верховые — атмосферными осадками. Верховые могут встречаться в любом понижении или даже на склонах гор, низинные возникают вследствие зарастания озер и речных стариц. Они покрыты водными макрофитами, болотными растениями и кустарниками.

Болотные почвы и торфяники содержат много углерода (14-20%), сельскохозяйственная обработка которых приводит к выделению в атмосферу большого количества углекислого газа, что усугубляет СО₂-проблему.

§ 4. Морские экосистемы

Особенности и факторы морской среды

Морская среда занимает более 70% поверхности земного шара. В отличие от суши и пресных вод она непрерывна. Глубина океана огромна (рис. 7.9). Жизнь в океане — во всех его уголках, но наиболее она богата вблизи материков и островов. В океане практически отсутствуют абиотические зоны, несмотря на то, что барьерами для передвижения животных являются температура, соленость, глубина.

Благодаря постоянно действующим ветрам — пассатам, в океанах и морях происходит постоянная циркуляция воды за счет мощных течений (Гольфстрим — теплое, Калифорнийское — холодное, и др.), что исключает дефицит кислорода в глубинах океана.

Наиболее продуктивны в Мировом океане области апвел-линга. Апвеллинг — это процесс подъема холодных вод с глубины океана там, где ветры постоянно перемещают воду прочь от крутого материкового склона, взамен которой поднимается из глубины вода, обогащенная биогенами. Там, где нет этого подъема, биогенные элементы из погружившихся органических остатков на длительное время теряются в донных отложениях. Высокопродуктивны и богаты биогенами, за счет привноса их с суши, воды эстуариев. Ю. Одум (1975) называет это явление аутвеллингом (см. табл. 7.1, рис. 7.2),

В прибрежной зоне весьма велика роль приливов, вызванных притяжением Луны и Солнца. Они обуславливают зачетную периодичность в жизни сообществ («биологические часы»).

Средняя соленость океана 35 г/л. Около 25% в ней приходится на долю хлористого натрия, остальные соли — кальция, магния и калия (сульфаты, карбонаты, бромиды и др.), десятки других элементов составляет менее 1 %.

Для морских водоемов характерна устойчивая щелочная среда: $pH \sim 8,2$, но соотношение солей и сама соленость изменяются. В воде солоноватых заливов устьев рек прибрежной зоны, в целом снижаясь, величина солености значительно колеблется по сезонам года. Поэтому организмы в прибрежной зоне эвригалинны, в то время как в открытом океане — стено-галинны.

Биогенные элементы — важный лимитирующий фактор в морской среде, где их содержится несколько частей на миллиард частей воды. К тому же время пребывания их в воде вне организмов намного короче, чем натрия, магния и др. Биогенные элементы быстро перехватываются организмами, попадая в их трофические цепи, практически не достигнув гетеротрофной зоны (биологический круговорот). Значит, низкая концентрация биогенных элементов еще не говорит об их всеобщем дефиците.

Главным фактором, который дифференцирует морскую био-ту, является глубина моря. На рис. 7.9 схематически изображены профиль дна и разрез водной толщи океана.

Материковый шельф резко сменяется материковым склоном, плавно переходящим в материковое подножие, которое опускается ниже к ровному ложу океана — абиссальной равнине. Этим морфологическим частям океана примерно соответствуют следующие зоны: неритическая — шельфу (в пределах которой есть литораль, соответствующая приливно-отливной зоне), батимальная — материковому склону и его подножию; абиссальная — области океанических глубин от 2000 до 5000 м. Абиссальная область разрезается глубокими впадинами и ущельями, глубина которых более 6000 м. Область открытого океана за пределами шельфа называют океанической. Так же, как и в пресноводных лентических экосистемах, все население океана делится шпланктон, нектон, бентос. Планк-

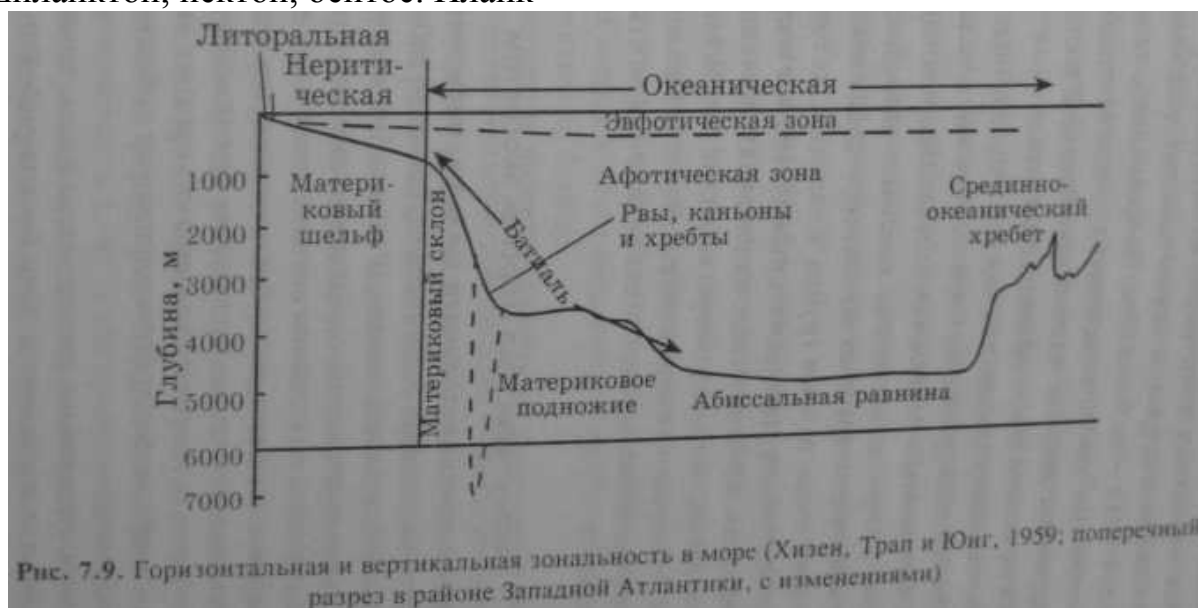


Рис. 7.9. Горизонтальная и вертикальная зональность в море (Хизен, Трап и Юнг, 1959; поперечный разрез в районе Западной Атлантики, с изменениями)

тон и нектон, т. е. все, что живет в открытых водах, образует так называемую пелагическую зону.

Самая верхняя часть океана, куда проникает свет и где создается первичная продукция, называется эвфотической. Ее мощность в открытом океане достигает до 200 м, а в прибрежной части — не более

километровыми глубинами это зона достаточно тонкая и отделяется компенсационной зоной от значительно большей водной толщи, вплоть до самого дна — афотической зоны.

Биотические сообщества каждой из указанных зон, кроме эвфотической, разделяются на бентосные и пелагические. В них ^первичным консументам относятся зоопланктон, насекомых в море экологически заменяют ракообразные. Подавляющее число крупных животных — хищники. Для моря характерна очень важная группа животных, которую называют сессильными (прикрепленными). Их нет в пресноводных системах. Многие из них напоминают растения и отсюда их названия, например, морские лилии. Здесь широко развиты мутуализм и комменсализм. Все животные бентоса в своем жизненном цикле проходят пелагическую стадию в виде личинок.

Характеристика морских экосистем

Область континентального шельфа, неритическая область, если ее площадь ограничена глубиной до 200 м, составляет около 8% площади океана (29 млн км²) и является самой богатой в фаунистическом отношении в океане. Прибрежная зона благоприятна по условиям питания, даже в дождевых тропических лесах нет такого разнообразия жизни, как здесь. Очень богат кормом планктон за счет личинок бентосной фауны. Личинки, которые остаются несъеденными, оседают на субстрат и образуют либозоофауну (прикрепленную) либо ипфауну (закапывающуюся).

Области апвеллинга расположены вдоль западных пустынных берегов континентов. Они богаты рыбой и птицами, живущими на островах. Но при изменении направления ветра происходит спад «цветения» планктона и наблюдается массовая гибель рыб вследствие развития бескислородных условий (овтрофикация).

Лиманы — это полузамкнутые прибрежные водоемы, ежи представляют собой окотоны между пресноводными и морскими экосистемами. Лиманы обычно входят в литоральную зону и подвержены приливам и отливам.

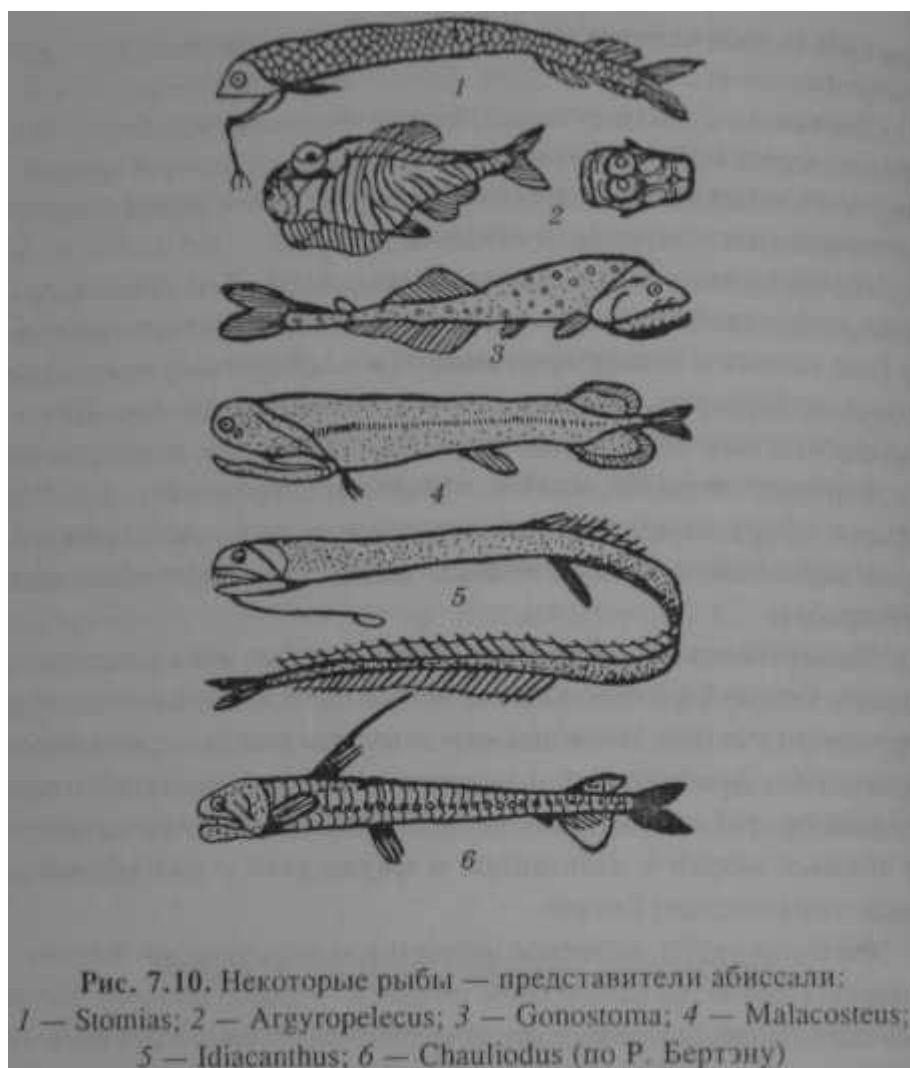
Лиманы высокопродуктивны (см. табл. 7,1). Они являются ловушками биогенных веществ. На протяжении кругло* го года активны автотрофы; макрофиты (болотные и морские травы, водоросли), дойные водоросли, фитопланктон. Лиманы служат для откорма молоди, богаты целым комплексом морепродуктов (рыба, крабы, креветки, устрицы и т. п.). Попадая в сферу хозяйственной деятельности человека, они могут потерять свою продуктивность вследствие загрязнения водной среды.

Океанические области, эвфотическая зона открытого океана, бедны биогенными элементами. И в известной степени, можно считать эти воды «пустынями» по сравнению с прибрежными. Арктические и антарктические зоны намного продуктивнее, так как плотность планктона растет при переходе от теплых морей к холодным и фауна рыб и китообразных здесь значительно богаче.

Фитопланктон является первичным источником энергии в пищевой цепи пелагической области — продуцентом. Крупные жи

рыбы, здесь являются преимущественно вторичными консументами, питающимися зоопланктоном. Продуцентом для зоопланктона являются как фитопланктон, так и планктонные личинки моллюсков, морских лилий и т. п. Видовое разнообразие фауны снижается с глубиной и тем не менее разнообразие рыб в абиссальной зоне велико, несмотря на то, что она практически лишена продуцентов. Рыбы имеют причудливую форму (рис. 7.10), большие рты и растягивающиеся животы, и т. п. — все приспособлено к глотанию пищи любого размера в полной темноте. Разнообразие же связано со стабильностью условий в абиссальной зоне в течение длительного геологического времени, что замедлило эволюцию и сохранило многие виды из далеких геологических эпох.

II



Экосистемы глубоководных рифтовых зон океана находятся на глубине около 3000 м и более, в сплошной темноте, где невозможен фотосинтез, преобладает сероводородное заражение, есть выходы горячих подземных вод, высокие концентрации ядовитых металлов; живые организмы здесь представлены гигантскими червями (погонофорами), живущими в трубках, крупными двустворчатыми моллюсками, креветками, крабами и отдельными экземплярами рыб. Продуцентами здесь выступают сероводородные

бактерии, живущие в симбиозе с моллюсками. Хищники представлены крабами, брюхоногими моллюсками и некоторыми рыбами.

Океан является колыбелью жизни на планете, и еще множество загадок хранят его водные толщи и океаническое ложе. Появление жизни в океане более 3 млрд лет тому назад положило начало формированию биосферы. И сейчас, занимая более 70% поверхности Земли, он определяет во многом, в сочетании с материковыми экосистемами, целостность современной биосферы Земли.

§ 5. Целостность биосферы как глобальной экосистемы

Целостность любой сложной системы, например, организма, популяции, биотических сообществ, есть обобщенная характеристика этой системы или объекта (см. главу 5).

Закон целостности биосферы можно сформулировать так: биогенный ток атомов между компонентами биосферы связывает их в единую материальную систему, в которой изменение даже одного звена влечет за собой сопряженное изменение всех остальных. Следовательно, целостность биосферы обусловлена непрерывным обменом вещества и энергии между ее составными частями.

Представление о целостности обусловлено глубиной предшествующих познаний об объекте. Так, с экологических позиций представления о целостности организма как индивидуума с большей полнотой можно говорить, рассматривая его на популяционном уровне, а наиболее целостные представления об экологических особенностях популяций можно выявить только на основе их взаимоотношений в биоценозе. Если рассматривать эту цепочку дальше, то окажется, что нельзя получить достаточно целостную картину взаимоотношений сообществ, если не изучать биоценоз в одной системе с биотопом, т. е. мы приходим к системе с еще большей экологической информацией — биогеоценозу, или экосистеме, и т. д.

Характеристика природных экосистем, приведенная выше, показывает, что экосистемы и ландшафты представляют в целом единое энергетическое поле, а это значит: целостность биосферы это и целостность ландшафтной оболочки Земли несоответственно, наоборот — целостность ландшафтной оболочки обеспечивает и целостность биосферы.

Изменения в общей энергетике ландшафта, например изменение количества осадков и температуры, влечет за собой и сопряженные изменения всех звеньев в биосферной его части — возникает цепная реакция.

Примером действия закона целостности являются процессы, происходящие в экосистемах пустыни Атакама и прилегающей к ней части океана.

Пустыня Атакама находится на западном побережье Южной Америки и пустынность ее обусловлена холодным Перуанским течением (количество осадков 10-50 мм/г). Холодные же океанские воды (зона апвеллинга) богаты фито- и зоопланктоном и, конечно, рыбой, но примерно раз в 8-12 лет от экватора начинает распространяться теплое течение Эль-Ниньо. Приход этих бедных кислородом малопродуктивных вод приводит к катастрофическому изменению экосистемы: рыба (анчоусы), которую зд

млн т/г, практически исчезает (улов падает до 1,8 млн т), морские птицы, питающиеся рыбой, гибнут или улетают. Особенно отрицательно влияние Эль-Ниньо на морских животных сказалось в 1982 г.: в районе Галапагосских островов на 30-40% сократилось число птиц, на 78% — галапагосских пингвинов, почти полностью погибли морские котики.

В этот же период над пустыней Атакама разражаются тропические ливни, вызывающие мощные наводнения, появляются растения-эфемеры и масса насекомых. Пустыня «цветет». Такое состояние может продолжаться три-четыре и даже до пяти-шести месяцев, но затем снова теплое течение Эль-Ниньо отодвигается к экватору, в район Галапагосских островов, а холодное Перуанское — занимает свое обычное место. И все природные процессы развиваются в обратном направлении.

Изучение этого явления в течение многих десятилетий показало, что оно влияет на значительно большую часть биосферы — выпадение осадков в Атакаме приводит к засухе например, в Судане, Эфиопии.

Все это показывает, что при решении практических задач рационального природопользования необходимо учитывать закон целостности. Наиболее ярким примером несоблюдения закона целостности служит деградация экосистемы Приаралья. Но в отличие от приведенного примера опустынивание Приаралья и обмеление Аральского моря — процессы не циклические и не природные, а практически необратимые антропогенные (ациклические). Такие примеры глобального воздействия человека на биосферу далеко не единичны, и в результате антропогенные ландшафты, по различным данным, занимают около половины или даже более половины территории суши.

Ландшафтная оболочка Земли эволюционировала вместе с эволюцией земной коры, но вместе с тем ее облик — это результат эволюции биосферы в целом. Именно эволюции биосферы мы обязаны богатейшим разнообразием живой природы и самим существованием человечества.

Контрольные вопросы

1. Что такое ландшафт и в чем суть ландшафтного подхода в экологии?
2. В чем отличие природных ландшафтов от антропогенных? Приведите классификацию ландшафтов.
3. Что такое биомы и как они взаимосвязаны с ландшафтами? Приведите классификацию биомов.
4. Какие основные признаки лежат в основе выделения наземных биомов? Дайте характеристику основным наземным биомам.
5. Почему пресноводные экосистемы имеют непреходящее значение для человека?
6. В чем состоят особенности пресноводных местообитаний и как классифицируются гидробионты по этому признаку?
7. Какое влияние на жизнь водоемов оказывают сезонные явления: стратификация озер и перемешивание воды в них?
8. От чего зависит распределение биогенных веществ?

9. Какими экологическими условиями отличаются реки от стоячих водоемов?
10. Какими особенностями морская среда отличается от пресноводной? Охарактеризуйте профиль дна и раз. рез водной толщи океана.
11. В чем заключаются экологические особенности морских экосистем?
12. Чем обусловлена целостность биосферы? Сформулируйте закон целостности биосферы.
13. Почему возникает «цепная реакция» в биосфере?
14. К чему приводят циклические и ациклические процессы в биосфере?

ГЛАВА 8

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

§ 1. Учение В. И. Вернадского о биосфере

По современным представлениям, биосфера — это особая оболочка Земли, содержащая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится в непрерывном обмене с этими организмами.

Эти представления базируются на учении В. И. Вернадского (1863-1945) о биосфере, являющемся крупнейшим из обобщений в области естествознания в XX в. Исключительная значимость его учения во весь рост проявилась лишь во второй половине прошлого века. Этому способствовало развитие экологии, и прежде всего глобальной экологии, где биосфера является основополагающим понятием.

Учение В. И. Вернадского о биосфере — это целостное фундаментальное учение, органично связанное с важнейшими проблемами сохранения и развития жизни на Земле, знаменующее собой принципиально новый подход к изучению планеты как развивающейся саморегулирующейся системы в прошлом, настоящем и будущем.

По представлениям В. И. Вернадского, биосфера включает живое вещество (т. е. все живые организмы), биогенное (уголь, известняки, нефть и др.), косное (в его образовании живое не участвует, например магматические горные породы), биокосное (создается с помощью живых организмов), а также радиоактивное вещество, вещество космического происхождения (метеориты и др.) и рассеянные атомы. Все эти семь различных типов веществ геологически связаны между собой.

Сущность учения В. И. Вернадского заключена в признании исключительной роли «живого вещества», преобразующего облик планеты. Суммарный результат его деятельности за геологический период времени огромен. По словам В. И. Вернадского, «на земной поверхности нет химической силы более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом». Именно живые организмы улавливают и преобразуют лучистую энергию Солнца и создают бесконечное разнообразие нашего мира.

Вторым главнейшим аспектом учения В. И. Вернадского является разработанное им представление об организованности биосферы, которая проявляется в согласованном взаимодействии живого и неживого, взаимной приспособляемости организма и среды. «Организм — часть биосферы»

Вернадский, — имеет дело со средой, к которой он не только приспособлен, но которая приспособлена и к нему» (В. И. Вернадский, 1934).

В. И. Вернадский обосновал также важнейшие представления о формах превращения вещества, путях биогенной миграции атомов, т. е. миграции химических элементов при участии живого вещества, накоплении химических элементов, о движущих факторах развития биосферы и др.

Важнейшей частью учения о биосфере В. И. Вернадского являются представления о ее возникновении и развитии. Современная биосфера возникла не сразу, а в результате длительной эволюции (табл. 8.1) в процессе постоянного взаимодействия абиотических и биотических факторов. Первые формы жизни, по-видимому, были представлены анаэробными бактериями. Однако созидательная и преобразующая роль живого вещества стала осуществляться лишь с появлением в биосфере фотосинтезирующих автотрофов — цианобактерий и си-незеленых водорослей (прокариотов), а затем и настоящих водорослей и наземных растений (эукариотов), что имело решающее значение для формирования современной биосферы. Деятельность этих организмов привела к накоплению в био-

Таблица 8.1
Эволюция биосферы и ее основных составляющих
(по Ф. Рамаду, 1981)

Время, число лет	Геологическая эпоха	Биосфера	Литосфера	Гидросфера	Атмосфера
5х10 ⁹	Ранний архей		Формирование		
4.5 х 10 ⁹			Солнечной системы. Наиболее древние породы	Конденсация океана	Свободный кислород отсутствует
3х10 ⁹	Докембрий	Первые бактерии		Появление кислорода из оксидов железа	1 % современного
		Первые организмы, способные к фотосинтезу	Вулканизм		

		Быстрый рост фитопланктон а	Докембрийско е оледенение	< с	Образование 13ОН0В0ГО слоя J
--	--	-----------------------------------	------------------------------	--------	------------------------------------

Продолжение табл. 8.1

Время , число лет	Геологическа я эпоха	Биосфера	Литосфера	Гидросфер а	Атмосфера
7х 108 5 х 10е - 2,25 х 108	Палеозойская эра	Появление мно- гоклеточных Появление сосудистых растений и насекомых	Оледенение Сахары. Образование ка- менноугольн ых отложений	Увеличени е объема океана	Содержани е кислорода составляет 3-10% со- временного
10*-7х 107	Мезозойская эра	Появление мле- копитающих Появление по- крытосеменны х растений	Вулканизм Отложение мела и гипса в осадочных породах		Содержани е кислорода увели- J чивается /

О к о н ч а н

Время , число лет	Геологическа я эпоха	Биосфера	Литосфера	Гидросфера	Атмосфера
5х Ю7	Кайнозойска я эра Эоцен Олигоцен	Появление злаковых	Образовани е бурого угля.		
2х107 107	Миоцен	Увеличение видового разнообразия млекопитающи х. Первый примат	Вулканизм		Процентное содержание кислорода близко к современном у
	Плиоцен	по линии антропоидов. Первый из известных			

106	Четвертичный период	человекообразных. Оледенение	1	Уровень моря на 120 м ниже современного	Содержание кислорода соответствующее современному
-----	---------------------	------------------------------	---	---	---

сфере свободного кислорода, что рассматривается как один из важнейших этапов эволюции.

Параллельно развивались и гетеротрофы, и прежде всего — животные. Главными датами их развития являются выход на сушу и заселение материков (к началу третичного периода) и, наконец, появление человека.

В сжатом виде идеи В. И. Вернадского об эволюции биосферы могут быть сформулированы следующим образом:

1. Вначале сформировалась литосфера — предвестник окружающей среды, а затем после появления жизни на суше — биосфера.
2. В течение всей геологической истории Земли никогда не наблюдались азойные геологические эпохи (т. е. лишённые жизни). Следовательно, современное живое вещество генетически связано с живым веществом прошлых геологических эпох.
3. Живые организмы — главный фактор миграции химических элементов в земной коре, «по крайней мере, 90% по весу массы ее вещества в своих существенных чертах обусловлено жизнью» (В. И. Вернадский, 1934).
4. Грандиозный геологический эффект деятельности организмов обусловлен тем, что их количество бесконечно велико и действуют они практически в течение бесконечно большого промежутка времени.
5. Основным движущим фактором развития процессов в биосфере является биохимическая энергия живого вещества.

Венцом творчества В. И. Вернадского стало учение о ноосфере, т. е. сфере разума.

В целом, учение о биосфере В. И. Вернадского заложило основы современных представлений о взаимосвязи и взаимодействии живой и неживой природы. Практическое значение учения о биосфере огромно. В наши дни оно служит естественно-научной основой рационального природопользования и охраны окружающей среды.

§ 2. Биоразнообразие биосферы как результат ее эволюции

В относительно короткие промежутки развития экосистем (сукцессии) и в долговременной эволюции таких экосистем, как биосфера, на протекающие в них процессы оказывают влияние: 1) аллогенные (внешние) факторы — геологические и климатические; 2) автогенные (внутренние) процессы, обусловленные только живым компонентом. Благодаря действию и взаимодействию этих факторов сформировалось биологическое разнообразие на внутривидовом, межвидовом и биосферном уровнях. Основа устойчивости биосферы (экосферы) — разнообразие составляющих ее экосистем.

Данные космохимии метеоритов и астероидов свидетельствуют о том, что образование органических соединений в Солнечной системе на ранних стадиях ее развития было типичным и массовым явлением (Войткевич, Вронский, 1996).

Простейшие анаэробы, из которых состояли первые на Земле экосистемы, образовались из этих органических веществ и, возможно, других, синтезируемых под действием мощного ультрафиолетового излучения. Тогда еще не было кислорода в атмосфере и, следовательно, озонового слоя, который сейчас является преградой для этого излучения.

Указанные выше простейшие анаэробы (дрожжеподобные) возникли более 3,5 млрд лет назад, жизнь в это время в бескислородной атмосфере могла существовать только под защитой от ультрафиолетового излучения слоем воды. Питались эти простейшие биофильными веществами, которые содержались в избытке в горячих источниках мелких водоемов. Питательные же органические вещества для этих простейших создал космический синтез.

Таким образом, древнейшая биосфера возникла в гидросфере, существовала в ее пределах и носила гетеротрофный характер. Но закон «всюдности жизни» диктовал свои условия, и размножающиеся организмы осуществляли экспансию в различные области обитания. Экспансия и «давление» отбора, обусловленные еще и скудностью пищи» в конечном итоге привели к возникновению фотосинтеза около 3,5 млрд лет назад (см. табл. 8.1).

Первыми автотрофами стали прокариоты — синезеленые водоросли и, возможно, цианобактерии. Затем 1,5-2 млрд лет тому назад появились первые одноклеточные эукариоты и, в результате изначального господства r-отбора, произошел мощный популяционный взрыв автотрофных водорослей, что привело к избытку в воде кислорода и к его выделению в атмосферу. Произошел переход восстановительной атмосферы в кислородную, что способствовало развитию эукариотических организмов и появлению многоклеточных около 1,4 млрд лет назад.

В начале кембрийского периода, примерно 600 млн лет назад, содержание кислорода в атмосфере достигло 0,6%, а затем произошел еще один эволюционный взрыв — появились новые формы жизни — губки, кораллы, черви, моллюски. Уже к середине палеозоя содержание кислорода впервые стало близко к современному, и к этому времени жизнь не только заполнила все моря, но и вышла на сушу. Растительный покров, достаточное количество кислорода и питательных веществ в дальнейшем привели к возникновению таких крупных животных, как динозавры, млекопитающие и, наконец, человек. Но, несмотря на обилие автотрофов, в конце палеозоя, примерно 300 млн лет назад, содержание кислорода в атмосфере упало до 5 % от современного уровня и повысилось содержание углекислого газа. Это привело к изменению климата, снижению интенсивности процессов размножения и, как следствие, к бурному накоплению массы отмерших органических веществ, что создало запасы ископаемого топлива (каменный уголь, нефть). Затем содержание кислорода стало снова повышаться и к середине мелового периода, примерно 100 млн лет н

близко к современному, хотя и испытывало колебания в определенных пределах.

Такое состояние легко изменить. Например, человек, создав избыток CO_2 , может сделать это неустойчивое равновесие еще более нестабильным.

Из истории развития атмосферы ясно, что человек абсолютно зависим от других организмов, населяющих среду, в которой он обитает. Только от их жизнедеятельности и от их разнообразия зависит стабильность атмосферы и, следовательно, биосферы.

Ю. Одум (1975) считает, что «с экологической точки зрения эволюцию биосферы, по-видимому, можно сравнить с гетеротрофной сукцессией, за которой последовал автотрофный режим». Но до сих пор, несмотря на 4 млрд лет эволюции, таксономический состав систем еще не стабилизировался. Биоразнообразие экосферы продолжает совершенствоваться за счет большого резерва в эволюции сообществ. На этом уровне ведущая роль принадлежит сопряженной эволюции и групповому отбору.

Сопряженная эволюция, или коэволюция, рассмотренная нами на внутри- и межвидовом уровнях, отличается тем, что при ней обмен генетической информацией минимален. На уровне сообществ можно рассматривать селективные воздействия между группами организмов, находящихся в экологическом взаимодействии: растения и растительноядные животные, крупные организмы и мелкие симбионты, паразит — хозяин, хищник — жертва и т. д. Особенно интересна сопряженность эволюции растений и насекомых-фитофагов. Она приводит к тому, что растения синтезируют побочные вещества, совершенно ненужные для их роста и развития, но необходимые для защиты от насекомых-фитофагов.

Эта способность растений, видимо, развивает у них устойчивость к инсектицидам. В естественных условиях растения и фитофаги, которые тоже приспособляются к их защите, эволюционируют вместе. Здесь работает «генетическая обратная связь», которая ведет к высокому разнообразию растений (например, в тропиках), к гомеостазу популяций и сообществ внутри экосистемы.

Групповой отбор — это естественный отбор в группах организмов, но не обязательно связанных тесными мутуалистическими связями. Это весьма сложное и во многом спорное явление. Но в первом приближении он представляет собой

подобие отбора генотипов в популяции, но вымирают не отдельные генотипы, а целые популяции и, с другой стороны, получают развитие новые популяции, для которых эти условия более благоприятны.

Групповой отбор тоже увеличивает разнообразие и устойчивость сообществ. Сопряженная эволюция и групповой отбор повышают биоразнообразие экосистем, устанавливая определенные взаимоотношения между ними как между наземными, так и водными, и даже между обоими типами. Все это в целом ведет к повышению устойчивости биосферы как глобальной экосистемы.

§ 3. О регулирующем воздействии биоты на окружающую

Эволюция биосферы убедительно свидетельствует, что при любом воздействии на биосферу — природном или антропогенном — ее гомеостаз обеспечивается за счет сохранения биологического разнообразия. Отсюда очевидно, что экологические условия есть продукт взаимодействия биоты и окружающей среды, и лишь правильная оценка этого взаимодействия позволяет разработать достоверные методологические подходы к сохранению или даже улучшению экологической обстановки в случае ее нарушения на всех экосистемных уровнях, вплоть до глобального.

Исследуя проблемы биологической регуляции окружающей среды, В. В. Горшков, В. Г. Горшков, В. И. Данилов-Даниль-ян и др. (1999) пришли к выводу, что в настоящее время в экологической науке известны две основные концепции взаимодействия биоты и окружающей ее среды.

Согласно первой концепции — традиционной — окружающая среда пригодна для жизни в силу уникальных условий на поверхности Земли, а естественная биота приспосабливается к любой окружающей ее среде благодаря главному свойству жизни — способности к эволюции и непрерывной адаптации к меняющимся условиям среды. При этом любые виды организмов, способные адаптироваться к окружающей среде и производить наибольшее количество потомков, могут составлять земную биоту.

Согласно традиционной концепции — изменение окружающей среды под воздействием человека — это определенный этап естественного эволюционного процесса — превращения биосферы в новую глобальную биосистему, а природное биоразнообразие — генетический ресурс человека, который следует сохранять лишь в заповедниках, зоопарках и генных банках. При этом безостановочный экономический рост возможен лишь за счет непрерывного расширения использования ресурсов биосферы.

По мнению В. В. Горшкова и др. (1999), в традиционной концепции фактически игнорируются экологические ограничения на численность популяций биологических видов (в том числе человека), а также причины образования естественных сообществ, устойчивость сообществ и их среды обитания.

Во второй концепции основная роль отводится биотической регуляции окружающей среды. Биота Земли рассматривается как единственный механизм поддержания пригодных для жизни условий окружающей среды в локальных и глобальных масштабах. В случае прекращения регулирующего воздействия биоты физически неустойчивая окружающая среда быстро перейдет (примерно за 10 тыс. лет) в устойчивое состояние, в такое, как на Марсе или Венере, где жизнь невозможна.

В этой концепции главным свойством жизни считается способность видов к поддержанию тех условий окружающей среды, которые пригодны для существования биоты на любом экосистемном уровне, а не способность к непрерывной адаптации к изменяющимся условиям этой среды. Биотическая регуляция окружающей среды возможна в результате скореллированного взаимодействия между организмами и средой, которая подобна скореллированности клеток и органов внутри многоклеточного организма.

Работу по обеспечению поддержания окружающей среды выполняют виды с оптимальной, а не с максимальной численностью. Именно они образуют сообщества и составляют земную биоту, обеспечивая стационарность численности особей, регулярность популяционных колебаний видов и предотвращают популяционные взрывы, разрушающие сообщества. Переход любого вида к производству максимального количества потомков относится к генетическому отклонению от нормы, и они немедленно вытесняются из популяции. Механизм отбора в этом случае — конкурентное взаимодействие однородных сообществ.

При переходе окружающей среды в новое состояние (например, изменение восстановительной атмосферы на окислительную) обязательно происходит существенная перестройка биоты. Но перестройка осуществляется без потери биотой способности предотвращать переход среды в состояние, непригодное для существования любой биоты. Это связано с тем, что существует несколько различных условий окружающей среды, пригодных для жизни, а эволюционирующая биота способна перебирать все приемлемые для жизни условия.

Жизнь на Земле существует около 4 млрд лет, причем альтернативность вышеописанных концепций сохраняется на протяжении всего этого периода. Но за этот период изменился диапазон условий, пригодных для жизни, от локальных до глобальных масштабов. Это значит, что жизнь все это время активно изменяла окружающую среду в благоприятном для себя направлении, т. е. биотическая регуляция среды имела место с самого момента возникновения жизни.

Существование биотической регуляции окружающей среды доказывается рядом факторов, важнейшими из которых являются следующие (Горшков и др., 1999):

1. Выбросы неорганического углерода из земных недр в атмосферу с огромной точностью соответствуют содержанию органического углерода в осадочных породах, что обеспечивает практически постоянное содержание неорганического углерода в атмосфере в течение сотен миллионов лет.
2. Концентрации биогенных элементов (C, N, P, O.) в океане сформированы и поддерживаются биотой, о чем свидетельствует отношение C/N/P/O,, совпадающее с таковым при синтезе органического вещества.
3. Круговорот воды на суше также определяется биотой, так как 2/3 осадков связано с испарением воды на суше, в котором доминирующая роль принадлежит биоте.
4. Не затронутая деятельностью человека биота океана поглощает избыток диоксида углерода, выбрасываемого в атмосферу человеком, т.е. действует в соответствии с отрицательными обратными связями, в то время как измененная человеком биота суши утратила эту способность.
5. Биотой океана поддерживается концентрация диоксида углерода в океане в три раза меньше, чем если бы ее воздействие отсутствовало, так как потеря неорганического углерода океаном в атмосферу компенсируется поступлением в океан органического углерода.

Биотическая регуляция исключает адаптацию, и наоборот. Адаптационные процессы связываются со способностью выживания организмов в определенных условиях, а если условия не меняются — нет и адаптации. При отсутствии адаптации биоты к искаженным условиям среды разрушение биотической регуляции обратимо. После прекращения антропогенного возмущения происходит восстановление аборигенных сообществ, содержащих правильную информацию о нормальных условиях среды и способах их регуляции путем уже описанных выше сукцессионных процессов (см. гл. 5, § 6).

Таким образом, биотическая регуляция окружающей среды — это механизм управления окружающей средой, основанный на отобранных в процессе эволюции видах, содержащих необходимую для управления средой генетическую информацию. Возможность выживания человечества состоит в восстановлении естественной биоты на территориях, достаточных для сохранения ее способности к регуляции окружающей среды в глобальных масштабах. Главной экологической задачей человечества должно считаться сохранение естественной биоты на Земле, которое должно сопровождаться полным прекращением дальнейшего освоения естественной биоты океана и ее восстановлением на значительной освоенной части суши. Ряд ученых считают, например, что условием сохранения естественного биоразнообразия, обеспечивающего устойчивость биосферы, является расширение площади заповедников до 30% от всей территории, а общая природоохраняемая территория должна составлять (вместе с заповедниками) 85%.

Человек, став мощным геологическим фактором, оказывает глобальное воздействие на биосферу. Биосфера, со своей стороны, через свои экологические законы, которые он вынужден соблюдать, чтобы выжить, в том числе и закон о биотической регуляции окружающей среды, воздействует на человека. Создаются условия, очень напоминающие сопряженную эволюцию или коэволюцию «человек—биосфера». Продуктом такой коэволюции может стать так называемая «ноосфера», т. е. сфера разума.

§ 4. Ноосфера как новая стадия эволюции биосферы

Ноосфера («мыслящая оболочка», сфера разума) — высшая стадия развития биосферы. Это «сфера взаимодействия природы и общества, в пределах которой разумная человеческая деятельность становится главным, определяющим фактором развития» (БСЭ, т. 18, с. 103).

Почему возникло понятие «ноосфера»? Оно появилось в связи с оценкой роли человека в эволюции биосферы. Непреходящая ценность учения В. И. Вернадского о ноосфере именно в том, что он выявил геологическую роль жизни, живого вещества в планетарных процессах, в создании и развитии биосферы и всего разнообразия живых существ в ней. Среди этих существ он выделил человека как мощную геологическую силу. Эта сила способна оказывать влияние на ход биогеохимических и других процессов в охваченной ее воздействием среде Земли и околоземном пространстве (пока «ближний» космос). Вся эта среда весьма существенна

благодаря его труду. Он способен перестроить ее согласно своим представлениям и потребностям, изменить факт ически ту биосферу, которая складывалась в течение всей геологической истории Земли.

В. И. Вернадский писал, что становление ноосферы «есть не случайное явление на нашей планете», «создание свободного разума», «человеческого гения», а «природное явление, резко материально проявляющееся в своих следствиях в окружающей человека среде» (Размышления натуралиста, 1975). Иными словами, ноосфера — окружающая человека среда, в которой природные процессы обмена веществ и энергии контролируются обществом. Человек, по мнению В. И. Вернадского, является частью биосферы, ее «определенной функцией». Подчеркивая тесную связь человека и природы, он допускал, что предпосылки возникновения человеческого разума имели место еще во времена животных, предшественников *Homo sapiens*, и проявление его началось миллионы лет назад, в конце третичного периода. Но как новая геологическая сила смог проявить себя только человек.

Воздействие человеческого общества как единого целого на природу по своему характеру резко отличается от воздействий других форм живого вещества. В. И. Вернадский писал: «Раньше организмы влияли на историю тех атомов, которые были нужны им для роста, размножения, питания, дыхания. Человек расширил этот круг, влияя на элементы, нужные для техники и создания цивилизованных форм жизни», что и изменило «вечный бег геохимических циклов» (Размышления натуралиста. Кн. 2, 1977).

Эти гениальные мысли В. И. Вернадского позволили ряду ученых допустить в дальнейшем и такой ход событий в эволюции биосферы, как коэволюцию между человеческим обществом и природной средой, в результате чего и возникнет ноосфера, но это будет происходить благодаря «новым формам действия живого вещества на обмен атомов живого вещества с косной материей». Он считал, что «геологически мы переживаем сейчас выделение в биосфере царства разума, меняющего коренным образом и ее облик, и ее строение, — ноосферы».

Анализируя представления В. И. Вернадского о ноосфере, Э. В. Гирусов (1986) высказал мнение, что ломка развития человеческой деятельности должна идти не вопреки, а в унисон с организованностью биосферы, ибо человечество, образуя ноосферу, всеми своими корнями связано с биосферой. Ноосфера — естественное и необходимое следствие человеческих усилий. Это преобразованная людьми биосфера соответственно познанным и практически освоенным законам ее строения и развития. Рассматривая такое развитие биосферы в ноосферу с позиций системного подхода, можно заключить, что ноосфера — это новое состояние некоторой глобальной суперсистемы как совокупности трех мощных подсистем: «человек», «производство» и «природа», как трех взаимосвязанных элементов при активной роли подсистемы «человек» (Прудников, 1990).

Становление ноосферы, по В. И. Вернадскому, — процесс длительный, но ряд ученых полагают, что человечество уже вступило в период ноосферы, хотя многие считают, что пока об этом говорить рано.

происходит во взаимодействии человека и природы, трудно увязать с наступлением эпохи разума. Тем не менее прогресс человеческого разума и научной мысли ноосферы налицо: они вышли уже за пределы биосферы Земли, в космос и глубины литосферы (сверхглубокая Кольская скважина). По мнению многих ученых, ноосфера в будущем станет особой областью Солнечной системы. «Биосфера перейдет так или иначе, рано или поздно в ноосферу... На определенном этапе развития человек вынужден взять на себя ответственность за дальнейшую эволюцию планеты, иначе у него не будет будущего», — утверждал В. И. Вернадский.

Контрольные вопросы

/ . Каковы важнейшие аспекты учения В. И. Вернадского о биосфере?

| Как формировалась кислородная атмосфера Земли?

3. Как отражается на развитии жизни на Земле нарушение равновесия O_2/CO_2 ? "«руше

4 Почему человек абсолютно зависим от жизнедеятельности и разнообразия других организмов?

5. В чем состоит значение для биосферы сопряженной эволюции (коэволюции) и группового отбора?

6. В чем суть концепции биотической регуляции окружающей среды?

7. Что такое ноосфера и почему возникло это понятие?

8. Возможно ли возникновение ноосферы в результате коэволюции между человеческим обществом и природной средой?

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Люди повинуются законам природы, даже когда действуют против них.

И. В. Гёте

ГЛАВА 9

БИОСОЦИАЛЬНАЯ ПРИРОДА ЧЕЛОВЕКА

и экология

Человек — высшая ступень развития живых организмов на Земле. Он, по И. Т. Фролову (1985), — «субъект общественно-исторического процесса, развития материальной и духовной культуры на Земле, биосоциальное существо, генетически связанное с другими формами жизни, но выделившееся из них благодаря способности производить орудия труда, обладающее членораздельной речью и сознанием, творческой активностью и нравственным самосознанием».

Биосоциальная природа человека отражается в том, что его жизнь определяется единой системой условий, в которую входят как биологические, так и социальные элементы. Это вызывает необходимость не только его биологической, но и социальной адаптации, т. е. приведения межиндивидуального и группового поведения в соответствие с господствующими в данном обществе, классе, социальной группе нормами и ценностями в процессе социализации (путем усвоения знаний об этом обществе, классе и т. д.). Эту область человеческой природы

изучает большая группа социальных дисциплин, с которыми экология весьма тесно связана (социально-экономические науки и пр.). Биологическая адаптация человека весьма отличается от таковой в животном мире, так как стремится сохранить не только его биологические, но и социальные функции при возрастающем значении социального фактора. Последнее обстоятельство имеет важное экологическое значение и нашло свое отражение в экологическом подходе к определению понятия «человек».

Человек — один из видов животного царства со сложной социальной организацией и трудовой деятельностью, в значительной мере «снимающими» (делающими малозаметными) биологические, в том числе этологические (первично — поведенческие) свойства организма (Реймерс, 1990).

Общие законы взаимоотношения человека (или группы людей) и биосферы, влияние на человека (или группы людей) природной и социальной сред изучает наука экология человека.

§ 1. Человек как биологический вид

Эволюционные особенности вида

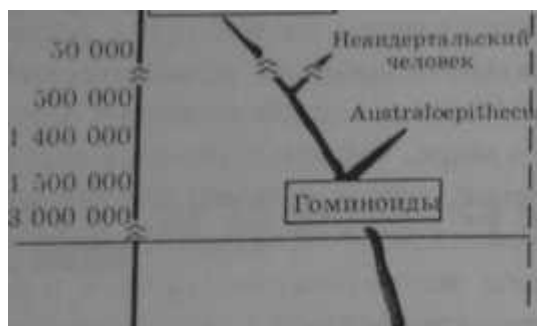
Человек — это составная часть живого, и он не может существовать в естественных условиях вне биосферы и живого вещества определенного эволюционного типа.

Семейство гоминид, к которому относится человек, возникло в экваториальной части Земли, а род Человек — в восточной части Африки и в Южной Азии. В ранние эпохи на Земле существовали несколько видов гоминид, относящихся к двум подсемействам: австралопитеки и просто люди, из которых сохранился лишь один вид — *Homo sapiens* — человек разумный. Отголосками того, что еще недавно на Земле жили одновременно неандертальцы и люди, являются сохранившиеся легенды о «снежном человеке». Многие ученые считают, что *Homo sapiens* подразделяется на два подвида — неандертальца и современного человека (рис. 9.1).

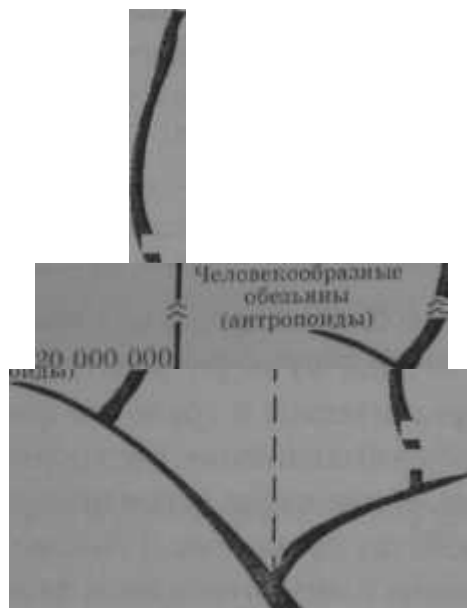
8 000 I *Homo sapiens*

12 000 000 *Epihomo* из Кении I

10 000 000



Обезьяны Нового Света



III Обезьяны ^ Старого Света

50 000 000

Возраст, годы

Основные виды низших млекопитающих

Рис. 9.1. Возникновение человека на Земле

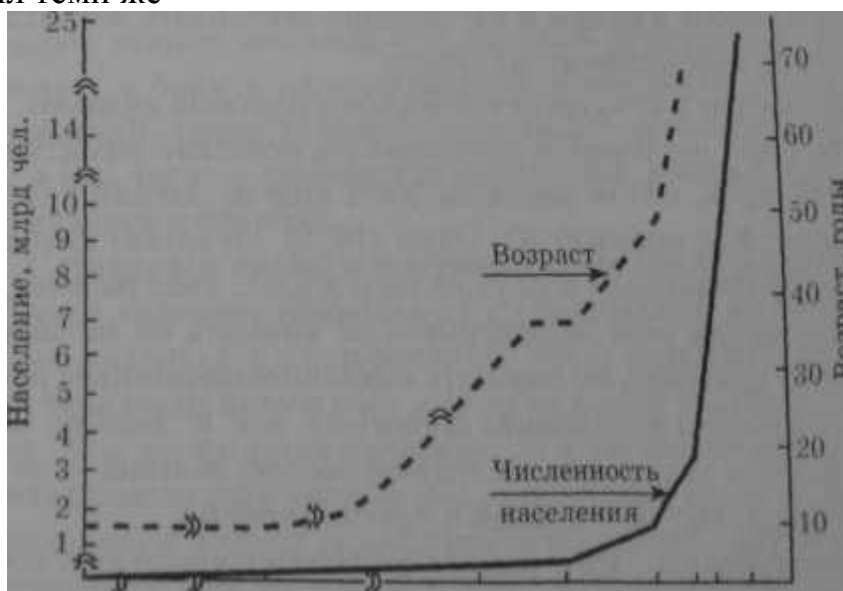
В эволюции живого вещества на планете есть ряд поворотных пунктов, последним из которых в этой эволюционной сукцессии является появление человека, *Homo sapiens*. Это произошло совсем недавно — 3,5-5 млн лет назад, что по сравнению с 4 млрд лет развития живого мира — ничтожно малая его часть. Для наглядности этой «ничтожности» обычно прибегают к такому приему: представим весь период развития органической жизни в масштабе одного года, тогда появление и развитие человека уложится всего в одни сутки «31 декабря» (365-я часть), появление сельского хозяйства (10 тыс. лет назад) — в две минуты, а промышленная революция (200 лет назад) — в две секунды, т. е. она возникла в 23 часа 59 минут 58 секунд 31 декабря. Если сравнить время появления и развития человека, например, с периодом существования динозавров на Земле, то они просуществовали в 14 раз дольше, т. е. «две недели».

Все это приводит к мысли, что человек, как и любой биологический вид на Земле, так же преходящ и вовсе не является «вершиной эволюции», как часто думают сами люди. Тем не менее В. И. Вернадский полагал, что не для того природа потратила миллиарды лет, чтобы эпоха *Homo sapiens* просуществовала «мгновения», — это есть определенный «скачок» эволюции в весьма длительную новую геологическую эру.

Первобытный человек вплоть до недавнего времени (до появления сельского хозяйства) вообще-то представлял собой обычного всеядного консумента естественных экосистем. Занимаясь собирательством и охотой, он создавал недолговременные небольшие поселения, перекочевывая с места на место в поисках участков с более богатой растительностью и другой пищей. В это время и в еще более раннее влияние человека на окружающую природу было невелико. Еще 1,5 млн лет назад продолжительно

превышала 20 лет, а численность всей его популяции на Земле составляла около 500 тыс. особей (рис. 9.2).

Столь незначительная продолжительность жизни объясняется тем, что человек жил в еще практически нетронутой первозданной природной среде, в которой безраздельно господствовали силы саморегуляции, которым он противостоял теми же



до и. 9. до к. э.

1.5 8000

млн лет лет

начало н. э.

1750 1825 1970 2030

1970 2030

Рис. 9.2. Ч

исленность населения в мире и средняя продолжительность жизни способами, которыми обладали и представители других видов животного мира.

Однако, как и любой вид, человек не только зависит от среды, но и воздействует на нее. Но в отличие от животных человек обладает интеллектом. Интеллект и позволил ему найти «противоядие» против одного из важнейших факторов — нехватки пищевых ресурсов: сельское хозяйство — скотоводство и земледелие. Это произошло примерно 10 тыс. лет назад. Человек стал строить свою собственную экологическую систему.

Способность человека мыслить, создание необходимых орудий труда позволили ему, хотя бы временно, преодолеть действие обычных абиотических и биотических факторов. Б. Небел (1993) считает, что преодолеть их действие человек смог:

- «1) в изобилии производя продовольствие (хотя с его распределением все еще возникают проблемы);
- 2) создав водохранилища и подводя воду в населенные пункты и на поля;
- 3) создав средства борьбы с хищниками и многими болезнетворными организмами;

4) построив жилища и научившись обогревать или охлаждать их по собственному желанию;

5) выиграв в конкурентной борьбе с другими видами».

Человек, научившись преодолевать действие лимитирующих факторов, тем не менее на 100% еще не одержал победу над ними. Как отмечает Ю. Одум (1975), он может снабдить кондиционированным воздухом свое жилье, свое рабочее место, но считать себя независимым от климата он не может, иначе ему пришлось бы снабдить кондиционированным воздухом свои посевы и домашних животных, и т. п. Значит, человек остается зависимым от климатических явлений — от жары и холода, засухи и дождей и других явлений,

Таким образом, хотя человек существо социальное, собственно природа всегда будет фактором существования человека, составлять неотъемлемую часть окружающей человека среды, куда входит и искусственно созданная им среда, и общественные отношения и институты (социум). Искусственная среда обитания также воздействует на человека, т. е. здесь возникает обратная связь, но она воздействует как на биологические, так и на социальные процессы, протекающие в человеческих популяциях.

Наследственность человека

Созданная в процессе становления вида *Homo sapiens* генетическая программа определяет его как биологический вид. Она записана в молекулах ДНК, достаточно консервативна и представляет собой самый драгоценный из природных ресурсов. Но тем не менее от поколения к поколению ДНК человека вовлекаются в разнообразные генетические процессы, — фактически в такие же, в какие вовлекаются ДНК всех остальных животных: 1) мутационный процесс, непосредственно изменяющий структуру ДНК; 2) миграция генов — отток или приток генов из других популяций; 3) дрейф генов — случайные колебания частот генов; 4) естественный отбор — направленно изменяющий частоты генетических признаков.

Мутационный процесс в условиях естественного фона радиации не может повлиять на жизнь популяций. Но человек сам ввел в свою окружающую среду ядерную энергию, обладающую исключительной мутационной активностью. Он использует в быту и на производстве сотни тысяч химических соединений, среди которых появились и химические мутагены, в том числе и химические соединения, которые прежде не встречались в природе.

Случайный дрейф и миграции генов среди животных — обычное явление, приводящее к образованию экотипов, которые, развиваясь изолированно, могут образовать в результате эволюции новую расу или даже новую видовую популяцию. Что же касается человека, то в настоящее время, в условиях развитости транспорта, миграции в город из сел (урбанизация) и вообще подвижности населения географические расстояния уже не играют роли. В этих условиях генный дрейф теряет значение как фактор популяционной динамики, в то время как еще в кон

говорить о существовании неких групп населения, которые называли «изолятами».

Изменение параметров миграции приводит к расширению круга брачных связей, к увеличению роли межнациональных и гетеролокальных (на больших расстояниях от мест жительства) браков. Это явление может иметь положительную и отрицательную стороны — оптимум где-то посередине.

Однако нельзя забывать, что человек еще и социальное существо, поэтому на его генофонд действуют — и весьма активно — общественные отношения. Генофонд — это вся совокупность генов населения (любого биологического вида), обитающего на конкретной исторически сложившейся территории, а значит, и человеческой популяции. Различные социальные условия обуславливают формирование людей определенного генотипа, т. е. определенного сочетания генов, переданного родителями и обеспечивающего человеку жизнь. Но дальнейшие судьбы генов зависят от самого человека и общества, которые полностью распоряжаются жизнью человека, следовательно, и его генами. А.В. Лосев, Г.Г. Провадкин (1998) считают, что «...тема генофонда в ее общественном звучании — это, по существу, тема экологии общества, включая экологию духа, культуры общественных отношений к Природе и Истории».

Естественный отбор сыграл решающую роль в эволюции всех видов, в том числе и *Homo sapiens*. Человек современного типа возник в последнюю ледниковую эпоху, примерно 40-50 тыс. лет тому назад. Как мы уже отмечали, за этот период он занимался охотой, собирательством, значительно позже — скотоводством, земледелием и ремеслами, и только в последние два-три века получило бурное развитие промышленное производство. На протяжении всей этой истории постепенно снижалась роль природной и возрастала роль искусственной среды в жизни человека. При этом изменялись величина и качественный характер давления естественного отбора.

Благодаря социальным преобразованиям и развитию медицины в развитых странах давление естественного отбора значительно снизилось. Тем не менее человек, являясь и биосоциальным существом, не освободился от действия общебиологических закономерностей, универсальных для всего живого. В подтверждение сказанного приводим данные иностранных авторов из статьи Ю. П. Алтухова и О. Л. Курбатовой (1984): 5% эмбрионов человека погибают на ранних стадиях онтогенеза (спонтанные аборт), 3 — составляет мертворожденность, 3 — смертность до наступления репродуктивного возраста, 20% взрослых не вступают в брак и 10% браков бесплодны, и т. п.

Таким образом, примерно 50% первичного генофонда не воспроизводится в следующем поколении и значительная часть этих явлений генетически обусловлена.

Искусственная среда и эволюция человека

Человек сам создатель и регулятор развития городских (урбанистических) систем. Характер и интенсивность его хозяйственной деятельности и

способность поддерживать качество окружающей среды в конечном итоге зависят от его биологических особенностей и социальных факторов.

До сих пор идут споры о соотношении социальной и биологической в человеке, и хотя мы не знаем этого соотношения (видимо, его и нельзя измерить), но при рассмотрении экологии человека необходимо учитывать оба этих начала. Наиболее рельефно эти проблемы видны при изучении эволюции и адаптации человека в городской среде.

Движущей силой эволюции является естественный отбор, давление которого в развитых странах вообще, а тем более в урбосистемах, значительно снижено. И тем не менее человек и в городской среде не изолирован от природы. Продолжают действовать зональные географические условия, отмечено даже формирование, независимо от этнической принадлежности, зональных адаптивных типов человека: тропический, пустынный, высокогорный, континентальный, умеренный, арктический.

Учитывая указанные генетические особенности человека и что он занял такие пространства, где воздействия среды во многом противоположны, можно констатировать: человек, в отличие от животных, поставил вид в условия широчайшей экологической ниши, характеризующейся общей направленностью адаптации.

Человек как биологический вид, видимо, достиг того предела «эврибионтности», когда дальнейший ее рост вступает в противоречие с организмом человека как высокоинтегрированной системы, требующей для выживания определенного минимума интеграции (Городская среда..., 1990). Именно эта особенность позволила человеку освоить огромное число экологических ниш в природе, а с другой стороны, привести к процессам «самонастройки» его организма, к изменениям среды.

«Самонастройка» систем организма к среде свидетельствует о возможностях выживания человека в новых условиях, что позволяет оптимистически смотреть на будущее всего человечества, не предрекая его гибели. Примерами «самонастройки» систем организма человека при изменении среды могут служить: процессы акселерации, приспособительная динамика соотношения полов в популяции, физиологическая реакция организма на условия высокогорья, высоких широт, гипокинезии и невесомости, и т. п.

Человек не только адаптируется, но и прочно «привязывается» к своей среде, как в индивидуальном, так и в видовом аспектах (Городская среда..., 1990). Данные космической биологии показывают, что человек, адаптируясь к новым условиям в космосе, вернувшись на Землю, вынужден снова вырабатывать у себя прежние навыки — dead активироваться. В условиях жизнедеятельности в городской среде он может находиться дома (в квартире), затем на производстве и, наконец, может выехать за город на отдых. Эти изменения окружающей человека среды вызывают процессы реадаптации, т. е. адаптации к ставшим уже для него новым условиям ранее привычной среды. Более того, при этом происходит как бы «снятие» некоторых выработанных ранее адаптационных механизмов, например у детей происходит некоторая потеря «бдитель

транспортных средств за период отсутствия их в городе в летние каникулы, и т. п.

Примерно то же происходит, если не человек меняет среду, а среда меняется в месте его проживания, на производстве и т. п. Например, повысился шум механизмов в цехе, уровень загрязнения и т. п., скажем, на какое-то время. Но если эти изменения происходят быстро и мощно, то эволюционные процессы, механизмы отбора, уже не успевают, «отста-ют», и адаптация становится невозможной. Такой резкий дисбаланс системы вызывает стрессовые ситуации, приводящие к болезням человека, вплоть до генетических нарушений — мутагенных явлений.

В городской среде к традиционным экологическим факторам добавляются такие, как десинхроноз (несоответствие адаптации географической зональности при трансширотных и трансмеридиональных миграциях), транспортная усталость, электромагнитные поля, симбиотная бактериально-вирусная флора, медицинские интервенции, информационное богатство среды, вирусная трансдукция (перенос генетического материала из одной клетки в другую с помощью вируса) и др.

Существует проблема оценки качества городской среды. В природных экосистемах можно использовать виды-индикаторы, действие отдельных экологических факторов, наличие тех или иных компонентов загрязнения, и т. д. Но человек, в отличие от животных, сохраняет свои видовые морфофункциональные характеристики независимо от смены условий жизни благодаря трудовой общественно-исторической деятельности, в результате которой и создавалась новая «искусственная» среда. Поэтому оценка состояния среды обитания человека возможна лишь через состояние здоровья самого человека.

Но создание искусственной среды стало возможным благодаря общественной, социальной природе человека и для него необходима не только биологическая, но и социальная адаптация к данной среде. С этой точки зрения важны проблемы роста и развития человеческой популяции, весьма рельефно отражающие биосоциальную природу человека.

§ 2. Популяционная характеристика человека

Популяция человека, т. е. популяция особого вида — *Homo sapiens*, обладает теми же свойствами, что и популяция животных, но характер и форма их проявлений значительно отличаются вследствие действия таких факторов, как искусственная среда, социально-экономические условия и другие, называемых единым термином — социум.

Все люди на Земле образуют популяционную систему — человечество. Рост этой популяции ограничен доступными природными ресурсами и условиями жизни, социально* экономическими и генетическими механизмами (Реймерс, 1994). Человек, зная уже достаточно о значении этих ограничивающих факторов, пока еще мало придает им значение, хотя социально-экономические факторы уже в известной степени выступают как регулирующие. О том, что человечество плохо осознает предел своей «толерантности» относительно этих ограни

свидетельствует практически безудержный рост населения, т. е. численности популяции.

Но если действительно поведение человека разумно, тогда он, по Ю. Одуму (1975), должен: 1) изучать и понять форму собственного популяционного роста; 2) определить количественно оптимальные размеры и конфигурацию населения в связи с емкостью данной области; 3) быть готовым к принятию «культурной регуляции» там, где «естественная регуляция» недействительна.

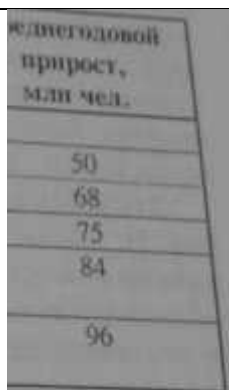
Рост численности населения

Рост численности населения Земли подчиняется экспоненциальному закону, при этом прирост не постоянный, а в последние десятилетия шел с нарастающим итогом. Исходя из этого экологи расценивают последние тенденции как чрезвычайно опасные. Так, в 70-е гг. XX в. население планеты увеличилось на 750 млн человек, в 80-е — на 840 млн, а прирост на 90-е гг. прогнозировался в 960 млн человек и, как видно из табл. 9.1, ежегодный прирост к началу XXI века прогнозировался почти 100 млн человек, что подтверждается современными данными: в 1995 году только за один год население планеты увеличилось на 100 миллионов человек, что всего на 15 миллионов меньше, чем в Италии и Франции вместе взятых.

Темпы роста населения Земли в 1950-1000 шМ

(Лестер р. Брауи, 1992)

Год	Численность населения, млрд чел.	Прирост за T Gi десятилетие, 1 млн чел.	
1950	2,515		
1960	3.019	504	
1970	3,698	679 "	
1980	4,450	752	
1990	5,592	842	
(оценка)			
2000	6,256	959	
(прогноз)			



Безусловно, такой прирост характеризует состояние «демографического взрыва» в человеческой популяции. Это наглядно показано, что еще 1,5 млн лет назад на Земле прожи

человек. При продолжительности жизни в то время всего 20 лет количество особей могло удвоиться лишь по прошествии 200 тыс. лет. В настоящее же время для этого требуется всего 35 лет.

Примерно 9 тыс. лет тому назад на Земле проживало около 10 млн человек, в начале нашей эры — порядка 200 млн, а в середине XVII в. — 500 млн. Уменьшая воздействие лимитирующих факторов вплоть до практически полного «снятия» их воздействия, человек подошел к миллиардному рубежу своей численности лишь примерно в середине XIX в. Но и в XIX в. и сейчас возникали и возникают различного рода локальные и региональные катастрофы, связанные с болезнями, голодом (например вследствие неурожая), войнами и т. п. И несмотря на это численность населения продолжает расти, так как с помощью технологических, социальных и культурных перемен люди увеличили для себя емкость планеты, сделав обычно непригодные для жизни районы Земли обитаемыми (Миллер, 1993). пм

Переходя на язык моделей динамики популяций в природе, можно сказать, что регулирующая (ограничительная)

роль К-факторов резко снизилась, и в динамике человеческой популяции преобладает г-стратегия. Не последнюю роль играют и особенности жизненных циклов людей: каждая особь участвует в размножении многократно и само размножение возможно в любое время года. В связи с этим государства создают законы, ограничивающие минимально допустимый возраст вступления в брак, разрабатывают мероприятия, поощряющие деторождение только в определенном возрасте, и т. д.

Динамику роста народонаселения изучает наука демография. Ее данные очень важны для национального и международного планирования различных мероприятий, связанных с численностью населения, в том числе и ограничительных мер по ее стабилизации или даже сокращению, если это требуется по экологическим причинам. Демографические расчеты позволяют оценить возрастную структуру населения, причины изменения численности в прошлом и прогнозировать эти изменения на будущее.

На рис. 9.3 данные по возрастному составу населения представлены в виде возрастных пирамид.

Возрастная пирамида отражает структуру населения данной местности или государства в целом и содержит в себе информацию о численности каждой возрастной категории людей, о характере роста населения, о позитивном или негативном влиянии условий жизни и др.

Строятся пирамиды в координатах возраст—численность (рис. 9.3). Каждый возрастной класс для различных животных, в зависимости от их продолжительности жизни, имеет различные интервалы, а для человека — интервал в пять лет. Он изображается в виде горизонтально «лежащего столбика», длина которого равна численности данного возрастного класса. Самый «младший» столбик укладывается в основание пирамиды, самый «старший» — ее венчает.

Из рис. 9.3 видно, что при экспоненциальном росте популяции возрастная структура зависит от скорости роста — чем быстрее растет популяция, тем длиннее «столбик» молодых особей, и пирамида расширяется к основанию. Популяция может и не менять своей численности ($r=0$). Если во всех этих

а

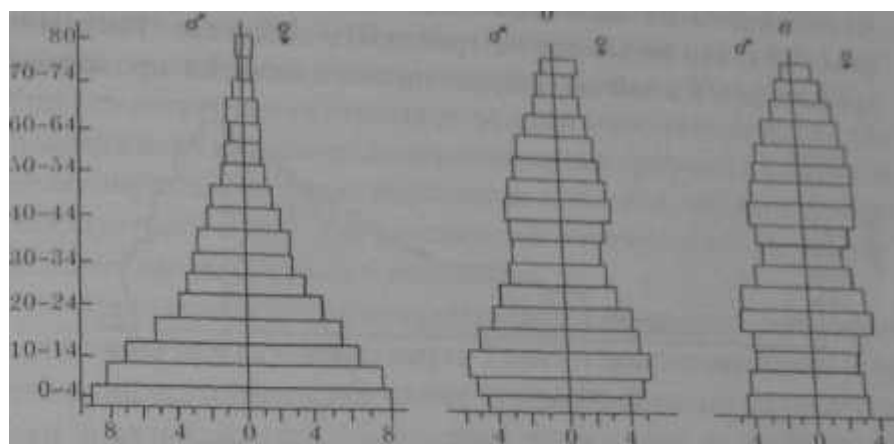


Рис. 9.3. Возрастная структура народонаселения в 1970 г. в трех странах, различающихся скоростью роста численности: а — Мексика (быстро растущая популяция); б — США (медленно растущая популяция); в — Швеция (стационарная популяция) (Freedman, Berelson, 1974)

случаях соотношение возрастов сохраняется, то можно считать такие популяции стабильными.

Анализ возрастных пирамид позволяет человечеству с достаточной надежностью прогнозировать свое будущее и принимать соответствующие меры. В природе же эти процессы регулируются естественным путем, под влиянием экологических факторов.

Возрастная пирамида развивающихся стран сужается к вершине (рис. 9.3) вследствие того, что рождаемость высокая, а выживаемость людей в них низкая. В противоположность ей пирамида населения развитых стран имеет почти отвесную стенку вплоть до старших возрастов, что свидетельствует о высокой выживаемости человека в более благоприятных условиях. Эти же пирамиды свидетельствуют о стремительном росте населения развивающихся стран, а также о незначительном росте (если он даже есть) населения в развитых странах.

По последним данным, в развивающихся странах просматривается снижение рождаемости и тем не менее рост численности их населения к 2000 г. достаточно велик (рис. 9.4), что не может не тревожить общество. Рост этот продолжается и сейчас, и будет происходить еще продолжи-

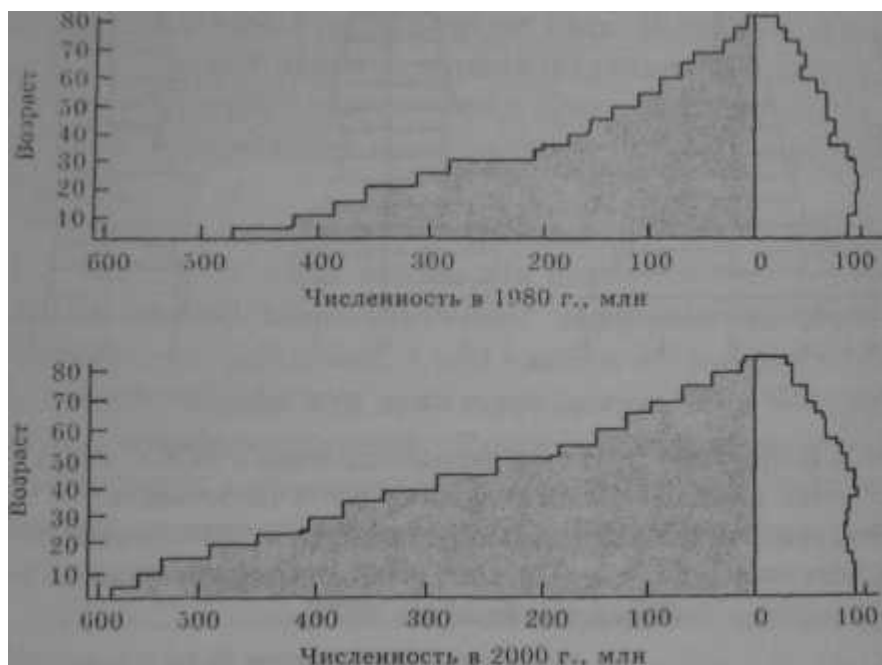


Рис. 9.4. Общая численность и возрастной состав населения развивающихся и развитых стран (соответственно заштрихованные и незаштрихованные части диаграммы слева и справа). Верхняя диаграмма соответствует состоянию на 1980 г., а нижняя — прогнозу ООН на 2000 г. (May, 1980)

тельное время даже при снижении скорости роста (γ) до нулевого значения. Это явление называют «инерцией роста численности», и оно связано с наличием большого числа молодых людей, не достигших детородного возраста. Поэтому если бы даже « γ » достигло нулевого значения без всякой задержки, то и в этом случае развивающиеся страны были бы обречены на увеличение общей численности населения вдвое и только после этого могла бы наступить стабилизация (Би-гон и др., 1989).

Тем не менее, по некоторым данным, есть уже слабая надежда на то, что пик «демографического взрыва» позади, ибо среднегодовой прирост в мире, составляющий 1,8% в 70-е гг. понизился до 1,7% в 80-е гг. (Лавров, 1990). Подобная, но весьма неустойчивая, тенденция сохранилась и в 90-е годы XX в. Однако потребуются огромные усилия всего человечества для поддержания динамического равновесия в природе, в том числе целенаправленная демографическая политика, особенно в странах «третьего мира», где достигнутая плотность населения превышает все допустимые пределы.

Озабоченность тенденциями роста населения еще двести с лишним лет назад заставила Т. Мальтуса написать трактат, ставший всемирно известным. В нем он впервые математически доказал, что рост населения происходит по экспоненциальному закону, а количество продуктов сельского хозяйства увеличивается в арифметической прогрессии. Мальтус считал, что если не прекратится бесконтрольное деторождение, нищета и голод неизбежны. Конечно, он ошибался в том плане, что не мог учесть в свою эпоху и предвидеть потенциальные возможности новых технологий для повышения продуктивности почв, огромных достижений генети

сельскохозяйственных растений и животных, и т. д. Он писал задолго до открытия принципов генетики Менделем, он ничего не знал еще о биогеохимических круговоротах, возвращающих биогенные компоненты в почву, и др.

Т. Мальтус полагал: с повышением численности и ростом плотности населения численность человеческой популяции начнет регулировать эпидемии, т.е. факторы, зависящие от плотности населения. Успехи медицины, казалось бы, опровергли этот факт, однако постепенно он снова возник из небытия — ВИЧ-инфекция, рак и т. п. С усилением контактов между народами и ростом их численности эти и другие болезни, например пандемии гриппа и ряд новейших заболеваний, будут представлять все большую опасность для человечества. Но этой опасности есть альтернатива. По мнению Н. Ф. Рей-мерса, при экономически благоприятных условиях начнет реально действовать регулируемый механизм депопуляции и через три поколения (75 лет) человечество бесконфликтно сократится до 1,0-1,5 млрд.

Эти предположения Н. Ф. Реймерса не бесспорны, хотя достаточно оптимистичны. В теперешнем, весьма беспокойном мире, при далеко не равномерном экономическом развитии государств достижение достаточно высокого уровня благосостояния хотя бы большинством людей в ближайшие десятилетия проблематично. По прогнозам демографов, если все будет идти, как идет сейчас, уже к 40-50 гг. XXI в. численность населения на Земле достигнет предельной биологической емкости человеческой популяции (12-15 млрд человек), а это чревато ее «крахом» (см. рис. 3.4).

Иными словами, в полную силу вступают в свои права факторы естественной регуляции и среди них важнейшим будет истощение доступных человечеству ресурсов.

§ 3. Природные ресурсы Земли как лимитирующий фактор выживания человека

Общие представления

В самом общем виде, применительно к человеку, «ресурсы — это нечто, извлекаемое из природной среды для удовлетворения своих потребностей и желаний* (Миллер, т. 1, 1993). Потребности человека можно разделить на материальные и духовные. Природные ресурсы в прямом их применении в какой-то части удовлетворяют духовные потребности человека, например, эстетические («красота природы»), рекреационные и т. й. Но главное их назначение — удовлетворять материальные потребности, т. е. создание материальных благ.

Итак, природные (естественные) ресурсы — это природные объекты и явления, которые человек использует для создания материальных благ, обеспечивающих не только поддержание существования человечества, но и постепенное повышение качества жизни.

Природные объекты и явления — это различные тела и силы природы используемые человеком как ресурсы. Организмы

значительной степени домашних животных, — черпают живые энергетические ресурсы непосредственно из окружающей среды, являясь частью биогеохимических циклов. Эти ресурсы по своему действию можно рассматривать и как экологические факторы, в том числе и как лимитирующие, например большая часть пищевых ресурсов.

Человек, благодаря своим все возрастающим материальным потребностям, не может довольствоваться дарами природы только в той мере, при которой не должен нарушать ее равновесие, т. е. около 1% от ресурсов природной экосистемы, поэтому ему приходится использовать и те природные ресурсы, которые накоплены за миллиарды и миллионы лет в недрах Земли и определяют ресурсную экологическую функцию метосферы (Трофимов, Зилинг, 2002). Для создания материальных благ человеку необходимы металлы (железо, медь, алюминий и др.) и неметаллическое сырье (глина, песок, минеральные удобрения и др.), а также лесная продукция (строительный лес, для производства целлюлозы и бумаги, и т. д.) и многое другое. Иными словами, природные ресурсы, используемые человеком, многообразны, многообразны их назначение, происхождение, способы использования и т. п. Это требует определенной их систематизации.

Классификация природных ресурсов

В основу классификации положено три признака: по источникам происхождения, по использованию в производстве и по степени истощаемости ресурсов (Протасов, 1985).

По источникам происхождения ресурсы подразделяются на биологические, минеральные и энергетические.

Биологические ресурсы ~- это все живые средообразующие компоненты биосферы: продуценты, консументы и редуценты с заключенным в них генетическим материалом (Реймерс, 1990). Они являются источниками получения людьми материальных и духовных благ. К ним относятся промысловые объекты, культурные растения, домашние животные, живописные ландшафты, микроорганизмы, т. е. растительные ресурсы, ресурсы животного мира и др. Особое значение имеют генетические ресурсы.

Минеральные ресурсы — это все пригодные для употребления вещественные составляющие литосферы, используемые в хозяйстве как минеральное сырье или источники энергии. Минеральное сырье может быть рудным, если из него извлекаются металлы, и нерудным, если извлекаются неметаллические компоненты (фосфор и т. д.) или используются как строительные материалы. Если же минеральные богатства используются как топливо (уголь, нефть, газ, горючие сланцы, торф, древесина, атомная энергия) и одновременно как источник энергии в двигателях для получения пара и электричества, то их называют топливно-энергетическими ресурсами.

Энергетическими ресурсами называют совокупность энергии Солнца и космоса, атомно-энергетических, топливно-энергетических, термальных и других источников энергии.

Второй признак, по которому классифицируют ресурсы по использованию их в производстве. Сюда относятся сл

— земельный фонд — все земли в пределах страны и мира, входящие по своему назначению в следующие категории: сельскохозяйственные, населенных пунктов, несельскохозяйственного назначения (промышленности, транспорта, горных выработок и т. п.). Мировой земельный фонд — 13,4 млрд га;

— лесной фонд — часть земельного фонда Земли, на которой произрастает или может произрастать лес, выделенный для ведения сельского хозяйства и организации особо охраняемых природных территорий; он является частью биологических ресурсов;

- водные ресурсы — количество подземных и поверхностных вод, которые могут быть использованы для различных целей в хозяйстве (особое значение имеют ресурсы пресных вод, основным источником которых являются речные воды);

— гидроэнергетические ресурсы — те, которые способна дать река, приливо-отливная деятельность океана и т. п.;

— ресурсы фауны — количество обитателей вод, лесов, отмелей, которые может использовать человек, не нарушая экологического равновесия;

— полезные ископаемые (рудные, нерудные, топливно-энергетические ресурсы) — природное скопление минералов в земной коре, которое может быть использовано в хозяйстве, а скопление полезных ископаемых образует их месторождения, запасы которых должны иметь промышленное значение.

С природоохранной точки зрения важное значение имеет классификация ресурсов по третьему признаку — по степени истощаемости. Истощение природных ресурсов с экологических позиций — это несоответствие между безопасными нормами изъятия природного ресурса из природных систем и недр, и потребностями человечества (страны, региона, предприятия и т. д.). На рис. 9.5 приводится схема классификации природных ресурсов по степени истощаемости.

Неисчерпаемые ресурсы — непосредственно солнечная энергия и вызванные ею природные силы, — например, ветер и приливы существуют вечно и в неограниченных количествах.

Исчерпаемые ресурсы имеют количественные ограничения, но одни из них могут возобновляться, если есть к этому естественные возможности или даже с помощью человека (искусственная очистка воды, воздуха, повышение плодородия почв, восстановление поголовья диких животных и т. п.). Однако очень важная группа ресурсов не возобновляется. К ним относятся такие реликты древних биосфер, как топливо и железная руда, а также ряд руд металлов внутриземного (эндогенного) происхождения. Все они имеют ограниченные запасы.

Лентосфермэти ресурсы конечны и не возобновляются (табл. 9.2).

Конечно, у человека есть возможности заменить наиболее дефицитные ресурсы на имеющие большее распространение и большие запасы. Но, как правило, подобно тому, как и при замене одних экологических ресурсов (например, пищевых в экосистемах) другими, понижается качество

Таким образом, одним из важнейших лимитирующих факторов выживания человека как биологического вида (*Homo sapiens*) является ограниченность и исчерпаемость важнейших для него природных ресурсов. Но человек еще и социальное существо, поэтому для развития и выживания человеческого общества очень важен характер использования ресурсов.

В настоящее время человечеству доступны климатические и космические ресурсы, ресурсы Мирового океана и континентов. Постоянно растет количественное их потребление, растет их «ассортимент», зачастую без учета ресурсообес-печенности.

Ресурсообеспеченность — это соотношение между величиной природных ресурсов и размерами их использования. Она выражается либо количеством лет, на которое должно хватить данного ресурса, либо его запасами из расчета на душу населения. На показатели ресурсообеспеченности прежде всего влияет богатство или бедность территории природными ресурсами. Но не меньшее значение имеют и масштабы их потребления (например, добыча полезных ископаемых), поэтому само понятие «ресурсообеспеченность» является социально-экономическим. Таким образом, о ресурсообеспеченности нельзя судить только по размерам запасов, а надо учитывать интенсивность извлечения (потребления их обществом).

Потребление природных ресурсов обусловлено прежде все* го тем, что человек, стремясь «снять» влияние лимитирующих природных факторов, для того чтобы выжить и победить в конкурентной борьбе, начал создавать свай, антропогенные экосистемы.

Мировая обеспеченность человеческого общества минеральными ресурсами

Таблица 9.2

Минеральные ресурсы	Обеспеченность минеральными ресурсами (в годах) по литературным источникам		Минеральны е ресурсы	Обеспеченность минеральными ресурсами (в годах) по литературным источникам	
	Земля и чело-вечество, 1985	Геологическа я служба, 1993		Земля и чело-вечеств о, 1985	Геологическа я служба, J 993
Топливо-энергети-ческие:			Цветные металлы:		
нефть	35/2020	45,7/2036	медь	50/2035	54/2044
газ	45/2030	64/2054	кобальт	35/2020	
уголь	125/2110	330/2320	свинец	30/2015	25/2015
			цинк	24/2007	25/2015
уран		30-40/2030	олово	20/2005	26/2016
Черные и			алюминий		

легированные			сурьма	25/2010	
металлы:	70/2050	172/2162	ртуть	23/2008	
железо	105/2090	120/2110	Золото		21/2011
марганец		270/2260	Алмазы		26,5/2017
хром		65/2055			
титан		100/2090			
ванадий	20/2005	84/2074	I		
вольфрам	45/2030	50/2040	1		
молибден		1	1		

о»

Примечание: 1) данные взяты из табл. 28 книги В.Т. Трофимова, Д. Г. Зилинга. < Геоинформмарк, 2002; 2) в числителе — обеспеченность в годах, в знаменателе

<p class=MsoN