

Частное образовательное учреждение высшего образования  
«Камский институт гуманитарных и  
инженерных технологий»



## ЭКОЛОГИЯ

Учебно-методическое пособие

Ижевск 2022

## ЛЕКЦИЯ 1. ВВЕДЕНИЕ

Судя по пещерным рисункам древнего человека, можно заключить, что экология, если и не древнейшая профессия, то, по-видимому, самая древняя из наук. Ощувив первые проблески сознания, наши первобытные предки, должны были оценить важность сведений о том, где можно отыскать съедобные растения, наловить животных и укрыться от преследовавших их врагов. Сегодня мы можем поставить задачу шире. Чтобы пользоваться дарами природы не губя их, чтобы добывать пищу, чтобы угадывать, что случится потом с окружающим нас миром, мы обязаны понимать мир природы и населяющие его существа.

Предмет экологии в отличие от некоторых других наук известен всем и каждому; поскольку большинство из нас предавалось созерцанию природы – постольку большинство из нас – своего рода экологи.

Научная экология, однако, непроста – у неё свои тонкости и сложности. Она должна по-своему подходить к каждому из трёх отчетливо выделяемых уровней биологической иерархии – к особям, популяциям особей и образуемым популяциями сообществам.

При этом себе в ущерб, она пренебрегает либо деталями биологии особей, либо последствиями исторических, эволюционных и геологических событий.

Возникновение современной экологии относится приблизительно к 30-м годам XX века. В настоящее время она получила широкое распространение во многих странах. Но развитие экологии задержалось на 50 лет по сравнению с эмбриологией и генетикой, которые благодаря интересу к ним со стороны биологов развивались быстрыми темпами.

В чём же причины отставания экологии?

Первая – это недооценка потребности открыть законы, применимые ко всему живому. Изучение взаимоотношений организмов друг с другом и со средой не может идти без учёта огромного разнообразия животного и растительного мира, и если общие законы существуют, то в ряде случаев их ещё предстоит открыть

Вторая причина, объясняющая отставание экологии состоит в том, что степень развития научных знаний вынуждала учёных к изучению изолированных естественных явлений, как если бы они были независимы и не связаны друг с другом.

Также существовали жесткие барьеры между науками. Эти искусственные барьеры разрушились только во второй половине XIX – начале XX веков с появлением новых отраслей знания, сформировавшихся благодаря слиянию ранее отдельных наук – физики и химии, химии и биологии. Рождение и развитие экологии – науки, также обязанной своим появлением на свет разнообразным дисциплинам и имеющей свои собственные методы, – также относится к этому же периоду. Разумеется один и тот же исследователь не может одновременно быть зоологом, физиологом, климатологом, почвоведом, но ему необходимо иметь представление о всех этих науках.

Третья причина состояла в отсутствии реальных перспектив её развития вплоть до 30-х годов XX века. Казалось эта наука, в отличие, например, от медицины, успеху которой способствовали лабораторные исследования, ограничивалась теоретическими изысканиями. Непосредственное перенесение на природу методов выработанных в лабораторных условиях, часто приводило к непредвиденным, иногда катастрофическим, последствиям.

К этому периоду накопились факты, показывающие к чему приводит незнание элементарных экологических законов.

1. Например, многолетнее возделывание хлопка без севооборотов привело к бесплодию и эрозии почвы, так как не было изучено воздействие растений на почву.

2. Распыление ДДТ в яблоневых садах часто вызывало усиленное размножение вредных насекомых, от которых хотели избавиться, т. к. при этом нарушалось естественное равновесие и полезные насекомые, более чувствительные к инсектицидам, гибли в большем количестве, чем вредные.

3. Отстрел койотов, которых американские фермеры винили в истреблении овец, повлёк за собой размножение грызунов, уничтожавших в прериях всю траву; тогда для того, чтобы овцы не оказались лишёнными пищи, стали травить грызунов и убивать койотов. Число последних стало расти, но так как грызунов, составлявших их естественную пищу, больше не было, то они стали чаще нападать на овец.

4. В Англии считая, что причиной сокращения куропаток являются хищные птицы стали их уничтожать. При уменьшении численности хищников, куропаток стало ещё меньше, так как серые куропатки в отсутствие естественного отбора стали чаще передавать болезни друг другу.

5. В России в конце 60-х начале 70-х гг. XX века практически уничтожили волка. Как следствие стали дичать собаки, которые приносили большой ущерб.

В настоящее время прикладная экология стала необходимой наукой для агронома, врача, географа и даже работников законодательных учреждений. В эпоху, когда в силу чрезвычайно быстрого увеличения народонаселения на Земле естественная среда всё более изменяется, будущее человечества может быть обеспечено только при использовании всей совокупности сведений, полученных современной экологией.

В последние годы термин экология сделался обиходным словом. Им стали пользоваться при обсуждении экономического развития, промышленного роста и уровня жизни. Однако при этом часто возникает путаница. Большинство людей считает, что экология – это слово, характеризующее загрязнение среды или охрану редких животных; другие видят в ней нечто вроде политического заговора против экономического развития. Сравнительно недавно у значительного количества людей начало возрастать беспокойство за будущее в связи с тенденцией роста численности населения и потребления природных ресурсов.

Чем объясняется подобный интерес и почему экология до недавнего времени бывшая малоизвестным предметом выдвинулась на передний край?

В промышленно-развитых странах самой важной и единственной причиной было осознание и наглядная демонстрация того, что промышленное и с/х загрязнение опасно для жизни человека. Индустриальное загрязнение окружающей среды происходит от выброса отходов перерабатывающей и обслуживающей промышленности, и эти отходы трудно или очень дорого ликвидировать. Сельскохозяйственное загрязнение среды происходит от накопления токсичных химических соединений из пестицидов и удобрений. Однако, несмотря на то, что нынешняя осведомлённость об экологии, вероятно вызвана опасностью неизбежного загрязнения среды, оно (это загрязнение) не является вопросом первостепенной важности, который рассматривает экология.

Экология намного более обширный и сложный предмет, и для того, чтобы понять его, следует держаться подальше от этой ограниченной, хотя и общепринятой точки зрения. Экология – наука, охватывающая все живые организмы; и хотя преобладающая часть людей интересуется значением экологии в жизни человека и общественном благосостоянии, понять этот предмет можно ориентируясь не на человека, а рассматривая взаимосвязи всех форм жизни с окружающей средой. Такой подход приведёт к лучшему пониманию и уважению жизни растений и животных и, вероятно, поможет объяснить, как возникло современное нарушение равновесия между человеком и окружающей средой.

У нашего предмета есть два аспекта. Первый – это в основном, но не полностью – отвлечённое научное исследование, второй, менее чёткий, связан с политическими и экономическими проблемами перенаселённости, потребления ресурсов, загрязнения окружающей среды, охраны природы и с положением отсталых стран.

Экология, как наука включает изучение размеров популяций растений и животных, уровня рождаемости и смертности, поступления и использования энергии и питательных веществ в окружающей среде и её компонентах. Экология является действительно сложной и академической формой биологии.

Второй аспект более тесно связан с местом человека в природе и условиями его жизни.

Эти два аспекта совместимы, хотя часто люди активно принимают участие в решении одного вопроса и гораздо меньше интересуются другим.

Как в любой области знания, нам необходимо обосновать определённые представления, специфические для данного предмета, также важно установить связь экологии с другими областями науки.

Термином, которым обозначают «биологию организмов в отношении к среде», служит слово экология – наука об обитании (от греч. oikos-дом, logos-учение). Т. о. Экология – это наука об обиталищах, или говоря более широко, об «условиях существования». Термин ввёл в 1866 году немецкий биолог Эрнст Геккель.

Экология представляет собой одно из многих подразделений биологии, связанное с принципами, свойственными всем формам жизни. Подразделениями биологии являются также физиология, генетика, эмбриология, эволюция и др. Биология расчленяется также на разделы, рассматривающие строение, физиологию, экологию различных форм жизни (т.е. систематических групп). Зоология и ботаника – наиболее крупные подразделения этого типа, тогда как микология (наука о грибах), энтомология (наука о насекомых) или орнитология (наука о птицах) имеют дело с ограниченными группами растительных и животных организмов.

### **Смежные области науки**

Экологию следует чётко отграничивать от этологии, которая является наукой о повадках или поведении. Смешивают эти дисциплины потому, что поведение животного (объект этологии) может проявляться только в определённой среде и по отношению к ней. Например, общественная жизнь муравьёв или термитов в их постройке, т.е. отношения, существующие между этими насекомыми (например, кормовые контакты, инстинкт строительства), составляют область исследования этолога, но муравейник, или термитник, кроме того является специфической средой, характеризующейся особыми микроклиматическими условиями (свет, влажность, температура), которая привлекает многочисленных сожителей муравьёв или термитов. Изучение этой среды относится к компетенции эколога.

Некоторые авторы отождествляют экологию с биогеографией – наукой, изучающей распространение живых организмов в природе. Но распространение животных объясняется как действующими и, следовательно, экологическими причинами (например, климатическими) так и причинами палеогеографического характера. Таким образом, одна экология не может полностью объяснить распространение вида. Биогеография является самостоятельной отраслью науки, имеющей тесную связь с экологией.

Экологию иногда отождествляют с дисциплиной «Охрана природы» или «Охрана окружающей среды». Но охрана традиционно имеет смысл введения запретов, а не общей рационализации природопользования.

Экология занимает центральное место среди других биологических дисциплин, поэтому со многими она перекрывается – прежде всего с генетикой, эволюционным учением, этологией и физиологией.

По высказыванию американского эколога Э.Макфедьена: « Приходится признать, что эколог – это нечто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, физиолога, метеоролога, зоопсихолога, геолога, физика и даже социолога; он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах».

**Экология** – это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем. (Чернова).

**Экология** – это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов в их естественной среде обитания с учётом изменений, вносимых в среду деятельностью человека. (Радкевич).

Предмет экологии – уровни организации биологических макросистем.

*Задачи экологии:*

- 1) Изучение закономерностей, характерных для этих уровней.
- 2) Практическое использование этих закономерностей.

Итак, один из путей определения экологии – это идея об уровнях организации. Можно условно представить себе своего рода «биологический спектр», охватывающий цитоплазму, клетки, ткани, органы, системы органов, организмы, популяции, сообщества, экосистемы и биосферу. Экология в основном занимается четырьмя последними уровнями, лежащими за пределами отдельного организма.

В настоящее время существуют классификации подразделяющие экологию:

- По размерам объектов изучения – на географическую или ландшафтную экологию, объектами изучения которой являются крупные геосистемы, географические процессы с участием живого и их средой и глобальную экологию – учение о биосфере Земли.
- По отношению к предметам изучения экологию подразделяют на экологию микроорганизмов, грибов, растений, животных, человека, сельскохозяйственную, прикладную, инженерную и общую экологию – теоретически обобщающую дисциплину.
- По средам и компонентам различают экологию суши, пресных водоёмов, морскую, Крайнего Севера, высокогорий.
- По подходам к предмету исследований выделяют аналитическую и динамическую экологии.
- Во временном аспекте различают историческую и эволюционную экологию.

Общая экология включает в себя три подразделения: аутэкология, популяционная экология и синэкология.

Аутэкология изучает взаимоотношения представителей вида с окружающей его средой; она главным образом определяет пределы устойчивости и предпочтения вида по отношению к различным экологическим факторам и исследует действие среды на морфологию, физиологию и поведение организма. Абстрагирование от взаимодействия данного вида с другими видами часто даёт выигрыш в точности получаемой информации.

В таком понимании аутэкология связана с физиологией и морфологией, но имеет и собственные проблемы. Например, установление преферендума (предпочитаемых зон) того или иного вида к определённой температуре позволяет объяснить его локализацию в различных местообитаниях, географическое распространение, численность и степень активности.

Популяционная экология рассматривает вопросы о наличии или отсутствии отдельных видов, о степени их обилия или редкости, об устойчивых изменениях и колебаниях численности популяций.

Синэкология (биоценология). В синэкологии исследования могут проводиться с двух точек зрения:

1) С точки зрения статической (описательная экология). Она показывает группировки организмов, живущие в определённой среде. Т.о. устанавливает видовой состав группировок, численность, частоту встречаемости, постоянство составляющих его видов и их пространственное распространение.

2) С точки зрения динамической (функциональная синэкология), имеющей два аспекта. Можно описывать развитие группировок и исследовать под влиянием каких причин происходила их смена в данной местности. Можно также изучать обмен веществ и энергии между различными компонентами экосистемы, определяемой такими понятиями, как пищевая цепь, пирамида чисел, биомасса и энергия, продуктивность и производительность. Эту последнюю часть называют количественной синэкологией.

## ЛЕКЦИЯ 2. ОСНОВНЫЕ СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К АРХИТЕКТУРНОЙ ЭКОЛОГИИ

Города, крупные поселения — это центры возникновения основных экологических проблем и вместе с тем места сосредоточения жителей Земли, призванные удовлетворить их потребности и обеспечить достаточно высокое, экологически обоснованное качество жизни.

Перед специалистами — архитекторами и строителями стоят две важнейшие задачи: создать высокое качество жизни и одновременно обеспечить экологичность городов, снизить поступление загрязнений в среду и достичь экологического равновесия между городами и природой. В статье дано основное содержание новой отрасли инженерной экологии — архитектурно-строительной экологии, науки об экологических, устойчивых и здоровых городах, регионах и странах, включающей комплексы общих экологических знаний, позволяющих помочь формированию экологического мышления специалистов, и специальных знаний по экологизации градостроительства, архитектуры и строительства.

В конце XX века особенно сильно стали заметны признаки глобального экологического кризиса и техногенной эволюции городов. Природа отступает под антропогенным воздействием, и для восстановления экологического равновесия и природной среды исследователями предлагается только один способ: сократить площадь антропогенно измененных и застроенных земель, вернуть значительную часть (называется огромная цифра — около трети используемых земель) "освоенных" и загрязненных территорий в естественное состояние. Такой возврат невозможен при наблюдающемся росте урбанизированных территорий и возрастании численности человечества.

Однако нам представляется возможной замена этого возврата устойчивым строительством, экологизацией урбанизированных территорий, устойчивой биопозитивной реконструкцией мест расселения, зданий и инженерных сооружений. Будут созданы принципиально новые биопозитивные объекты, родственные природе, не отторгаемые природой и включаемые в естественные экосистемы. Природа будет воспринимать биопозитивные объекты (здания, сооружения, поселения, страны) как естественные природные объекты, что постепенно приведет к достижению устойчивости, восстановлению нарушенного равновесия и исключению отступления природы под антропогенным давлением человека.

Это положение делает исключительно актуальной задачу практического применения архитектурно-строительной экологии, экологизации мест расселения, их устойчивого проектирования и строительства, экологичной реконструкции и создания экосити. Архитектор и инженер-строитель как основные участники процесса создания среды обитания человека должны представлять, каким образом они будут влиять на окружающую среду и живые организмы, как будут взаимодействовать искусственная и естественная природная среда. От знания законов развития природы, основ экологии будет зависеть их профессиональное умение исключить негативное воздействие зданий и сооружений на природу, органично вписать их в природную среду, помочь развитию природных систем и одновременно повысить качество жизни человека. В связи с этим сформулируем задачи архитектурно-строительной экологии:

- изучение особенностей взаимодействия природной среды и мест расселения (включая все виды человеческой деятельности в местах расселения) и разработка способов экологизации этого взаимодействия с учетом равного инвайронментального пространства, обеспечения устойчивого развития поселений;

- устойчивое проектирование и строительство, поддержание урбоэкологическими, архитектурно-экологическими и строительно-экологическими средствами экологического равновесия между местами расселения и окружающей природной средой и устойчивого развития мест расселения;

•повышение качества жизни в местах расселения и жилых домах путем экологизации жизни и деятельности человека в городе, экореставрации природной среды, приближения к природной среде, фитомелиорации, создания привлекательного образа города, мягкого взаимодействия города и природной среды;

•экологичная оптимизация устойчивых архитектурно-градостроительных, конструкторских, технологических решений с учетом исключения негативных воздействий на окружающую природу и восстановления ранее нарушенной среды, реставрации антропогенных ландшафтов;

•использование биопозитивных (экологических) зданий и сооружений, а также градостроительных, архитектурных, конструктивных, технологических решений, воспринимаемых природной средой как родственные ей объекты и включаемых ею в экосистемы, помогающие существованию, восстановлению и развитию естественной природной среды;

•экологичная реконструкция ранее созданных городов, отдельных зданий и сооружений; сенсорная экология и экологическая красота зданий и города;

•экономия всех ресурсов, их устойчивое потребление, использование в большей мере возобновимых ресурсов, сокращение и исключение отходов с целью достижения устойчивого развития при равном инвайронментальном пространстве для всех стран;

•применение природных и природоподобных экологических материалов, а также экологически допустимых отходов производства при изготовлении строительных материалов и изделий с целью исключения поступления отходов в окружающую среду;

•прогнозирование и оценка возможных негативных последствий строительства, эксплуатации новых и реконструируемых мест расселения, зданий и сооружений для окружающей среды;

•своевременное выявление объектов, наносящих ущерб окружающей среде, при помощи эколого-экономического мониторинга и принятие соответствующих решений;

•экологическая паспортизация материалов, изделий, зданий, сооружений с целью выявления их экологичности для города;

•периодический анализ движения города к большей устойчивости развития и к экологичности путем сопоставления предыдущих и текущих значений индикаторов устойчивого развития.

Архитектурно-строительная экология — это широкая область прикладной экологии, органично связанная практически со всеми разделами теоретической и прикладной экологии (рисунок). Возможно, наиболее общим ее разделом можно считать градостроительную экологию (мест расселения) — урбоэкологию — на макро- (планета, страна, регион), мезо(область, край) и микротерриториальных (места расселения) уровнях. Архитектурная экология — следующий раздел, органично связанный с урбоэкологией и, как считают некоторые архитекторы, являющийся даже более общей ее частью. Архитектурная экология направлена на создание благоприятной, экологически обоснованной среды для человека в городе и на поддержание хорошего состояния природной среды — флоры и фауны — в городах. К архитектурной экологии примыкает и в нее входит ландшафтная (ландшафтно-архитектурная) экология, а также климатическая экология — влияние климата на города и влияние городов на климат.

Конструкционно-строительная экология тесно связана с архитектурной экологией. Она изучает конструктивные решения экологических зданий и сооружений, поддерживающих и даже воспроизводящих природную среду. Важным разделом архитектурно-строительной экологии является экология строительных материалов, в том числе производства конструкций и материалов.

Строительно-технологическая экология учитывает экологическое влияние технологий на рабочих в период строительства, на жителей городов и на природу.

Все разделы архитектурно-строительной экологии пронизывает экология человека, экология создаваемой для человека среды и удовлетворения его многочисленных

потребностей. Таким образом, архитектурно-строительная экология состоит из ряда органично связанных между собой и взаимопроникающих друг в друга разделов. Архитектор и инженер-строитель-экологи должны обладать как общими знаниями, формирующими их экологическое "круговоротное" мышление, так и специальными, дающими возможность проектировать и строить в согласии с природой, не загрязнять и восстанавливать среду при строительстве и эксплуатации зданий и сооружений.

### ЛЕКЦИЯ 3. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ В ЭКОЛОГИИ И ОБЩЕЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МЕТОДОЛОГИЯ

Прежде чем приступить к любому экологическому исследованию, необходимо чётко определить его цели и задачи, а также требуемую степень точности. Это в свою очередь позволяет выбрать необходимые методы исследования и обеспечит сбор данных, достаточных для получения обоснованных выводов. Часто это позволяет упростить используемые методы, сократить время, деньги, ресурсы и усилия, требуемые для проведения исследования. Однако нередко ход исследований может измениться в зависимости от того, какие проблемы возникают по мере изучения объекта.

Для правильного понимания экологической обстановки требуется одновременный учёт всех взаимодействующих в данном месте факторов, и уже сама сложность такой задачи делает её нелёгкой. На практике большинство экологов, предпринимая новое исследование, применяют один из нескольких основных подходов:

- Экосистемный подход;
- Изучение сообществ;
- Популяционный подход;
- Анализ местообитаний;
- Эволюционный подход;
- Исторический подход.

Эти подходы в экологии частично перекрываются и взаимодействуют друг с другом.

#### *Экосистемный подход.*

При экосистемном подходе в центре внимания эколога оказываются поток энергии и круговорот веществ между биотическим и абиотическим компонентами биосферы. Его больше интересуют здесь функциональные связи живых организмов между собой и с окружающей средой, чем видовой состав сообществ и определение редких видов или колебания численности. Экосистемный подход выдвигает на первый план общность организации всех сообществ, независимо от местообитания и систематического положения входящих в них организмов.

Вместе с тем, в экосистемном подходе находит применение концепция гомеостаза (саморегуляции), из которой становится понятным, что нарушение регуляторных механизмов, например в результате загрязнения среды, может привести к биологическому дисбалансу. Экосистемный подход важен также при разработке в будущем научно обоснованной практики ведения сельского хозяйства.

#### *Изучение сообществ.*

Экология сообществ уделяет особое внимание биотическим компонентам экосистем. При изучении сообществ исследуют растения, животных и микроорганизмы, обитающие в различных биотических единицах, таких как лес, луг, водоём. Могут быть выявлены и лимитирующие факторы, но функциональные аспекты влияния элементов физической среды, например климата, обычно подробно не рассматриваются. Вместо этого упор делается на определение и описание видов и изучение факторов, ограничивающих их распространение, в частности на конкуренцию и расселение.



Одним из аспектов подобных исследований является представление о сукцессиях и климаксовых сообществах, очень важное для решения вопросов рационального использования природных ресурсов.

#### *Популяционный подход.*

В современных экологических исследованиях используются математические модели роста, самоподдержания и уменьшения численности тех или иных видов. Построение этих моделей связано с рядом важных понятий, таких как рождаемость, выживаемость и смертность. Популяционная экология обеспечивает теоретическую базу для понимания всплесков численности вредителей и паразитов, имеющих значение для сельского хозяйства и медицины, и открывает возможности борьбы с ними при помощи биологических методов (например, использование хищников и паразитов вредителя), а также позволяет оценить критическую численность вида, необходимую для его выживания. Последнее особенно важно при организации заповедников, ведении охотничьего хозяйства, а в теоретическом плане – при изучении вопросов эволюционной и исторической экологии. Приложение экологических идей к палеонтологии позволило лучше понять взаимоотношение видов в ископаемых сообществах. Популяционная экология обеспечила теоретические основы для анализа расселения и вымирания видов начиная с самых ранних этапов эволюции жизни на нашей планете.

#### *Изучение местообитаний.*

Местообитание – это участок среды определённого типа, где живёт данный организм, например живая изгородь, пресноводное озеро, дубовая роща или каменистый берег. Организм приспособлен к определённым физическим условиям среды местообитания. Но в пределах последнего могут быть места с особыми условиями (например, под корой гниющего ствола в дубовой роще), иногда называемые *микроместообитаниями*. Каждый вид занимает в своём местообитании определённую *экологическую нишу*. Понятие экологической ниши подразумевает не только физическое пространство, где может быть обнаружен вид, но также, что ещё важнее, определённую его роль в сообществе, в частности его питание и взаимоотношения с другими видами. Когда два вида занимают одну и ту же нишу, они обычно конкурируют друг с другом, пока один из них не будет вытеснен. Сходные местообитания включают сходный набор экологических ниш, и в различных частях земного шара можно встретить морфологически близкие, хотя и различные по таксономическому положению виды животных и растений. Например, открытые луга, степи и заросли низкого кустарника служат экологическими нишами для быстро бегающих травоядных, но это могут быть лошади, антилопы, бизоны, кенгуру и т.п.

Анализ местообитания особо выделяют в связи с удобством проведения исследований, но он даёт мало дополнительной информации по сравнению с другими подходами. Тем не менее он широко распространён в полевых исследованиях, поскольку местообитания легко поддаются классификации. Анализ местообитаний очень удобен также при изучении физических факторов среды, таких как почва, влажность, освещённость, с которыми тесно связана жизнь животных и растений. Здесь связи с экосистемным подходом и изучением сообществ особенно сильны. Развитие смежных наук – гидрологии, почвоведения, метеорологии, климатологии, океанографии и др. – открыло новые важные междисциплинарные области исследования. К сожалению это привело к тому, что выполнение всестороннего исследования становится слишком трудоёмким для одного человека и требует создания рабочей группы, где каждый отдельный эколог обычно изучает лишь один аспект взаимодействия животных или растений с окружающей средой, например, гидрологию леса, климатологию поля или восстановление заброшенных земель. Можно ожидать, что здесь будут использоваться и функциональные подходы (экосистемный, популяционный, изучение сообществ).

#### *Эволюционный и исторический подходы.*

Изучая, как экосистемы, сообщества, популяции менялись во времени, мы можем получить важный материал для суждения о характере вероятных будущих изменений.

Эволюционная экология рассматривает изменения, связанные с развитием жизни на нашей планете, и позволяет понять основные закономерности, действовавшие в биосфере до того момента, когда важным экологическим фактором, влияющим на большинство организмов и на физическую среду, стала деятельность человека. Эволюционная экология пытается реконструировать экосистемы прошлого, используя как палеонтологические данные (ископаемые остатки, анализ пыльцы и др.), так и сведения о современных экосистемах.

Историческая экология занимается изменениями, связанными с развитием человеческой цивилизации и технологии, с их возрастающим влиянием на природу, и рассматривает период от неолита до наших дней.

Используя эти подходы, можно выявлять долговременные экологические тенденции, установить которые только путём изучения современных экосистем невозможно; таковы, например, изменения климата, конвергентная эволюция, расселение видов животных и растений.

#### Методы измерения факторов окружающей среды.

Для того, чтобы дополнить анализ биотического компонента необходимо изучить основные факторы окружающей среды – эдафические (почвенные), топографические и климатические (такие как влажность, температура, свет, ветер и др.). Существуют различные методы измерения факторов окружающей среды.

##### *Эдафические факторы.*

Почвы значительно различаются по своей структуре и химическому составу. Для получения общего представления о структуре или профиле почвы почвенный разрез делают таким образом, чтобы он был строго вертикальным и были чётко видны отдельные слои. При этом можно непосредственно измерить толщину ясно различающихся по цвету и структуре горизонтов и отобрать из них образцы для проведения различных анализов. Почву с различных глубин раскладывают по отдельным полиэтиленовым пакетам. При отборе почвенных образцов необходимо записывать, на какой глубине находился каждый взятый образец.

##### *Методы количественного анализа почвы:*

- Определение содержания воды в почвенном образце
- Определение содержания органического вещества (гумуса) в почвенном образце
- Определение содержания воздуха в почвенном образце
- Определение приблизительного соотношения твёрдых частиц в почвенном образце (текстура почвы)

- Определение pH почвенного образца.

##### *Климатические факторы:*

- Определение pH воды
- Определение содержания хлоридов в пробе воды (приблизительная оценка солёности)
- Определение содержания кислорода в пробе воды
- Определение скорости течения воды
- Определение относительной влажности воздуха
- Измерение температуры (воздуха, воды, почвы)
- Измерение интенсивности света, продолжительности и качественного состава (длины волны)
- Определение направления и скорости ветра.

#### Биотический анализ.

При исследовании организмов, населяющих данное местообитание (биотический компонент экосистемы), необходимо охарактеризовать структуру сообщества, т.е. определить встречающиеся в местообитании виды и численность популяции каждого вида. Очевидно, что выявить и подсчитать все организмы данного вида невозможно, поэтому

применяется такой метод отбора образцов, который позволяет определить присутствующие виды и их численность. Для получения более точных результатов используются методы, требующие больших затрат времени, поэтому необходимо ясно представить цель предстоящих исследований. И, если это, возможно, применять методы, не нарушающие естественных сообществ.

Всегда необходимо использовать достоверные методы отбора и регистрации образцов, и тщательно осматривать укромные места, потому, что организмы занимают все доступные микроместообитания.

При записи данных все виды растений и животных, поддающиеся определению, необходимо определить прямо в поле, пользуясь, если нужно, определителями. Сбирать надо только те виды, о которых известно, что они широко распространены в данной местности и не относятся к редким видам. Массовый сбор видов может иметь серьёзные последствия для местных сообществ. При отборе животных нужно постараться сохранить их живыми и выпустить в местообитаниях, сходных с теми, из которых были изъяты. Организмы необходимо определять с максимальной точностью, т.е. до видов. Часто это сделать невозможно, тогда надо установить их принадлежность к определённому классу, отряду или семейству.

Список всех видов, населяющих данное местообитание, даёт некоторое представление о многообразии структуры сообщества, о его видовом разнообразии или богатстве. Существуют различные способы выражения видового богатства с помощью математических формул. Числовое значение называется индексом видового разнообразия.

С помощью полученных данных можно построить пищевые цепи и пищевые сети, но для количественной характеристики сообщества этого недостаточно. Степень разнообразия может считаться полностью выявленной только тогда, когда установлена численность организмов каждого вида (т.е. размер популяции). Эти данные дают возможность построить более детальную картину сообщества, например пирамиду численности.

Полученные качественные и количественные данные о местообитании зависят от особенностей методов сбора образцов и оценки численности организмов. Метод выбирают в соответствии с образом жизни, поведением и размерами организма.

Для того, чтобы унифицировать (сравнивать) участки, на которых проводятся исследования абиотического и биотического компонентов экосистемы, обычно закладывают трансекты и (или) квадраты и сбор образцов ограничивают их площадью. Используются:

- Линейная трансекта
- Ленточная трансекта
- Квадрат
- Рама со спицей (точечный метод)
- Постоянный квадрат

#### Методы оценки размеров популяции.

При проведении любых количественных экологических исследований важно с большой степенью точности дать оценку численности организмов, населяющих определённую площадь на суше или объём воды или воздуха. Выбор метода зависит от размеров и образа жизни организма и площади исследуемой территории. На небольшом участке можно непосредственно подсчитать число или оценить проективное покрытие или обилие растений и прикреплённых или медленно передвигающихся животных. На больших открытых пространствах для оценки численности быстро передвигающихся животных необходимы косвенные методы учёта. В местообитаниях, в которых наблюдение за организмами затруднено вследствие особенностей их поведения и образа жизни, приходится оценивать численность организмов, используя либо метод изъятия, либо метод мечения и повторного отлова. Существуют объективные и субъективные методы оценки численности популяции.

#### Объективные методы:

- 1) Методы прямого учёта: прямое наблюдение, фотографирование, квадраты;
- 2) Косвенные методы учёта: метод изъятия, метод мечения и повторного отлова

Метод мечения и повторного отлова позволяет оценить размер популяции:

$$\text{Общий размер популяции} = \frac{\text{число ж-х в 1 отлове} \times \text{число ж-х во 2 отлове}}{\text{Число ж-х с меткой во 2 отлове}}$$

Субъективные методы:

Эти методы включают в себя определённый способ оценки частоты, шкалу частоты или оценку обилия.

Например: А – обильный > 50%

С -- обычный – 10-50%

F – часто встречающийся – 1-10%

О – редкий < 1%

R – единичный – (за 30 мин. поисков обнаружено лишь несколько особей).

Соотношение процентов и словесных обозначений частоты условное, поэтому оно может меняться. Например, в отдельных случаях обильным может считаться вид с покрытием > 90%.

#### ЛЕКЦИЯ 4. ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ

Хорошо известно, что люди, сами того не подозревая, занимаются экологическими наблюдениями: рыбак знает, что форель ловится в ручьях с быстрым течением и насыщенной кислородом водой, а плотва или карп держатся обычно в медленно текущих или стоячих водоёмах.

Этими знаниями об экологических требованиях живых организмов располагал уже доисторический человек, который получал их при поиске добычи, съедобных растений и убежищ с благоприятным микроклиматом. Элементы экологии можно обнаружить в сочинениях многих учёных античного времени.

Древние египетские, индусские, китайские, тибетские и античные европейские письменные источники содержат много экологических сведений. В индийской эпической поэме «Рамаяна» и древних сказаниях «Махабхарата» относимых к VI-II вв. до нашей эры имеются сведения о повадках и образе жизни десятков видов животных, есть упоминания об изменениях численности животных и даже об охотничьих запретах (грехом признаётся убой самок).

В книге «Бхагавата Парана» правильно оценено значение диких животных в распространении опасных болезней. Она рекомендует людям бросать дома, «когда крыса падает с крыши, прыгает как пьяная по полу и падает мёртвой – ибо тогда, наверное, близко чума». Сходные сведения можно найти и в ранних китайских сочинениях.

Наивными, но во многом правильными были представления античных философов о целостной, постоянно меняющейся, развивающейся природе. О связях растений со средой и их зависимости от окружающего мира писал ещё Эмпедокл (V в. до н.э.).

Отец многих наук Аристотель (384-322 гг. до н.э.) описал более 500 видов известных ему животных и растений и рассказал об их поведении, например, о миграциях и зимней спячке рыб, перелётах птиц, строительной деятельности животных, паразитизме кукушки, способе самозащиты у каракатицы и др. (книга «История животных»). Аристотель различал животных наземных, амфибиотических и водных, классифицировал их по образу жизни (одиночные и общественные, осёдлые, кочевые и бродячие, дневные и ночные), по способам передвижения (плавающие, ходящие, летающие, извивающиеся, волочащиеся), питания (плотоядные, травоядные, всеядные, специализированные), «темпераменту» (добродушные, медлительные, свирепые, робкие, храбрые).

По мнению ряда современных учёных, ещё более экологическими были воззрения ученика Аристотеля Теофраста (370-285 гг. до н.э.), который заложил основы геоботаники. Теофраст описал естественные группировки растений, приуроченные к известным местообитаниям, типы деревьев, произрастающие на разной высоте в горах. В своей книге

«Исследования о растениях» он привёл сведения о своеобразии растений в разных условиях, зависимости их формы и особенностей роста от почвы и климата, способов возделывания; он предлагал и элементы экологической классификации растений. Наряду с этими и многими другими геоботаническими наблюдениями Теофраст подметил изменения в окраске животных и приспособительное значение этого явления.

Об отношении растений к условиям произрастания имелись сведения также у Плиния Старшего (23—79 н. э.). В период позднего средневековья (13 в.) Альберт Великий касался и экологических вопросов — причин зимнего покоя, зависимости роста и размножения от питания, почвы, от «солнечного тепла». В эпоху Возрождения огромное влияние на биологию вообще оказали великие географические открытия. Они дали мощный толчок развитию всех естественных наук. Позднее, в 16—18 вв., много сведений экологического характера можно найти в трудах крупнейших ботаников того времени — Чезаль-пино, Турнефора, Джона Рея, К. Линнея и др.

В 18—19 вв. много экологических сведений включали в себя работы крупнейших русских ученых академиков С. П. Крашенинникова (1711—1755), И. Гмелина (1709—1755), П. С. Палласа (1741—1811). Академик И. И. Лепехин (1740—1802) описал растительные ландшафты пустынь, тропиков, умеренной зоны; он указал на зависимость распространения растений от изменений климата и на сходство высокогорных и тундровых растений. Агроном А. Г. Болотов (1738—1833) разработал приемы воздействия на сеянцы плодовых деревьев, подчеркивая роль минеральных солей в жизни растений, создал классификацию местообитаний; он затрагивал в своих работах и вопросы взаимоотношений между растениями.

Зарождение особой науки — географии растений — является заслугой А. Гумбольдта (1769—1859). Его труд «Идеи о географии растений» (1807), в котором подчеркнуто значение температурного фактора для распределения растений, повлек за собой целый ряд ботанико-географических работ, носивших экологический характер. основополагающими считают работы крупнейшего французского ботаника Огюста Пирама Декандоля (1778—1841). В своей книге «Очерки начальной географии растений» (1820) он дает определения понятиям (и различиям) — «местообитание» и «местонахождение». В 1832 г. О. П. Декандоль обосновал выделение особой науки — «эпирреологии» (аутэкологии в современном понимании). Среду уже стали понимать как совокупность условий, воздействующих на растение. Сын О. П. Декандоля Альфонс Декандоль в книге «География растений» (1855) классифицирует местообитания, основываясь на таких факторах внешней среды, как температура, свет, влага, почва. Он, подобно А. Гумбольдту, считал, что климатические факторы (прежде всего температура) ограничивают распространение растений; особенное значение он придавал не средним температурам (как иногда делают до сих пор), а температурам периода вегетации, в первую очередь периода цветения. А. Декандоль положил начало изучению влияния экспозиции склонов на границы распространения растений, изучал привязанность видов к разным типам почв, впервые указал на более высокую экологическую пластичность растений, по сравнению с животными, из-за «прикрепленности» растений и «невозможности» уйти от неблагоприятных факторов. Таким образом, А. Декандоль по праву можно считать одним из основоположников экологии растений как науки.

Победа эволюционного учения Дарвина после 1859 г. ознаменовала новый этап в истории экологии. Экология, зародившаяся в недрах ботанической географии, превращается в самостоятельную науку, в основном в науку о приспособлениях, об адаптациях растений к факторам среды. Большую роль в развитии экологии растений в России сыграли труды крупнейшего русского ученого, четкого последователя Ч. Дарвина в России — А. Н. Бекетова (1825—1902), основоположника русской ботанической географии. В своей работе «География растений» (1896) он сформулировал понятие о биологическом комплексе как сумме внешних условий, к которым растения приспособляются в процессе исторического развития.

Если в начале 19 в. основное значение в распределении растений отводилось климатическим факторам (теплу, осадкам), то по мере изучения сходных по климату регионов все большую роль отводили факторам почвенным. Постепенно экологи подошли к необходимости изучения таких факторов, как засоленность почвы, мощность снегового покрова, вечная мерзлота, аэрация почвы, грунтовые воды и т. д.

К концу прошлого века в экологии наметилось два направления. В 1895 г. вышла в свет книга датского ученого Е. Варминга «Plantesamfund». На русский язык она переводилась дважды — в 1901 и в 1902 гг. Последнее издание под названием «Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений)» сопровождалось статьей Г. И. Танфильева о растительности России. Е. Варминг, продолжая «географическое направление», определяет задачи экологии, отделяет «экологическую географию» от «флористической географии». Он по праву считается отцом экологии растений, хотя официально, в качестве самостоятельной отрасли ботаники, экология растений признана только в 1910 г. на III Всемирном ботаническом конгрессе в Брюсселе. Е. Варминг особенно подчеркивает, что жизнь растений протекает в сообществах и что растения сами оказывают большое влияние на среду. Книга Е. Варминга стала мощным толчком развития экологии. Оформляется особое «морфолого-биологическое» направление в экологии, которое в дальнейшем вылилось в учение о жизненных формах. Продолжением этого направления стала книга немецкого ботаника О. Друде «Экология растений» (1913).

Однако в те же годы наметилось и другое направление в экологии — попытка объяснить морфолого-анатомические признаки, исходя из физиологических процессов. Так, в 1898 г. вышла книга А. Шимпера «География растений на физиологической основе» — основательная сводка, сближающая экологию с экспериментальными науками, особенно с физиологией растений. Это «физиологическое направление» особенно сильно выражено в работах Клебса, например «О произвольном изменении растительных форм» (1905), и Г. Люндегорда «Влияние климата и почвы на жизнь растений» (1925, 1937).

В 20 в. дальнейшее усовершенствование методов экологического исследования позволило обратиться к новым экологическим факторам: длине светового периода, спектральному составу света, реакции почвенного раствора, влиянию микроэлементов, растворимого алюминия, азота и др. Усиление воздействия человека на среду вызвало необходимость изучать загрязнение воздуха промышленными газами, радиацией, выбросами тяжелых металлов.

В Америке (США) в эти же годы большое распространение в экологии получило особое направление, так называемое «учение о видах-индикаторах», т. е. о «растениях-показателях» различных свойств почв (карбонатных, песчаных, гипсовых, засоленных и т. д.), а позднее (Linstow, 1929) — об индикаторах содержания в почве определенных химических элементов. Благодаря работе Клементса (Clements, 1920) «Растения-индикаторы», а также работе Уивера и Клементса (Weaver, Clements, 1929, 1938) «Экология растений» было обосновано использование природной растительности для индикации условий произрастания растений (хотя подобного рода работы были начаты задолго до этого Б. А. Келлером). Надо указать, что с самого начала американские ученые понимали экологию в очень широком плане, включая в нее и фитоценологию. Это во многом относится и к современной зарубежной («англоязычной») экологии.

Своими путями развивалась экология в России.

Профессор Московского университета Карл Францевич Рулье (1814-1858) широко пропагандировал необходимость развития особого направления в зоологии, посвященного всестороннему изучению и объяснению жизни животных, их сложных взаимоотношений с окружающим миром. Рулье подчёркивал, что в зоологии наряду с классификацией отдельных организмов нужно производить «разбор явлений образа жизни». При этом следует различать явления жизни особи (выбор и запасание пищи, выбор и постройка жилища и т.д.) и «явления жизни общей» (взаимоотношение родителей и потомства, законы

количественного размножения животных, отношение к животным того же вида других видов, отношения животных к растениям, почве, к физическим условиям среды). Наряду с этим следует специально изучать периодические явления в жизни животных – линьку, спячку, сезонные перемещения.

В 1868 г. Н. Ф. Леваковский пишет диссертацию, содержащую первые русские экологические, не только описательные, но и экспериментальные исследования. Далекое продвижение не только физиологии, но и экологии работы К. А. Тимирязева.

Широкие почвенно-ботанические исследования в России конца прошлого и начала нашего века способствовали не только зарождению фитоценологии как таковой, но и формированию многих экологических идей П. А. Костычева, А. А. Измаильского, В. В. Докучаева о взаимосвязях между растениями и почвой. Работами сотрудников и учеников В. В. Докучаева были выяснены многие закономерности распределения растений и растительных группировок в зависимости от исторических, а также современных климатических и почвенных условий существования. Большой вклад в развитие советской экологии внес академик Б. А. Келлер. Он основал в экологии особое направление — «динамическую экологию», которая требует рассматривать экологические типы растений не в статике, а в их движении. Наконец, Б. А. Келлер всегда призывал к тесной связи между «экологической физиологией», изучающей процессы в растениях на фоне среды, и «физиологической экологией», в центре внимания которой стоит все растение как представитель данного вида в данной среде, в процессе своего онтогенеза и филогенеза.

Впоследствии экологическая физиология развивалась в трудах Л. А. Иванова (влияние света), Н. А. Максимова (засухоустойчивость), В. Н. Любименко, А. А. Ничипоровича, О. В. Заленского, В. Л. Вознесенского (экология фотосинтеза), И. И. Туманова (морозостойкость), П. А. Генкеля (солеустойчивость). В классических трудах В. Н. Сукачева развивалось экологическое направление в фитоценологии и биогеоценологии, заложенное еще замечательными работами Г. Ф. Морозова в его «Учении о лесе». Большой вклад в развитие экологии внесли Л. Г. Раменский и А. П. Шенников, особенно в изучение луговых растений.

Последние десятилетия характеризуются бурным ростом экологических исследований почти во всех странах. Это связано с чрезвычайно обострившейся проблемой охраны среды, с развитием отдельных стран и т. д. В 60-е годы произошло объединение точек зрения экологов разных школ и направлений по основным вопросам, началось унифицирование понятий и терминов. Сейчас иногда выделяют количественную экологию (статистика, классификация, ординация), экологию экосистем (продуктивность, цепи питания, биоэнергетика, моделирование, системный анализ), аутоэкологию, физиологическую экологию, генэкологию, популяционную экологию, тропическую экологию, экологию, связанную с антропогенным влиянием, экологию человека и т. д. Однако структура новой и старой экологии по существу совпадают, но меняются лишь используемые методы, оснащенность исследований и т. д.

## ЛЕКЦИЯ 5.

### **ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ОРГАНИЗМЫ. СПЕЦИФИКА ФАКТОРОВ ЭКОЛОГИИ**

Существование любого организма, или группы организмов зависит от комплекса определённых условий или факторов среды, среди которых выделяют абиотические, биотические и антропогенные, а их совокупность – экологические факторы среды.

Экологический фактор – это любое условие среды способное оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы, хотя бы на протяжении одной из фаз их индивидуального развития.

Экологические факторы воздействуют на живые организмы различно:

1. Устраняя некоторые виды с территорий (климатические и физико-химические особенности которых им не подходят) и, следовательно изменяя их географическое распространение.

2. Изменяя плодовитость и смертность разных видов путём воздействия на развитие каждого из них и вызывая миграции, т.е. влияя на плотность популяций.

3. Способствуя появлению адаптивных модификаций: количественных изменений обмена веществ и таких качественных изменений, как диапауза, зимняя и летняя спячки, фотопериодические реакции и т. д.

Экологические факторы делятся на абиотические, биотические и антропоические.

Абиотическими факторами среды называется совокупность условий неорганической среды, влияющих на организмы. Абиотические факторы делятся на химические (химический состав атмосферы, морских и пресных вод, почвы или донных отложений) и физические или климатические (температура и влажность воздуха, осадки, снежный покров, барометрическое давление, ветер, лучистая и тепловая энергия Солнца и др.).

Климатические факторы оказывают на организмы как непосредственное, так и косвенное влияние. Известно, что от климатических условий зависит развитие растительности. Вместе с тем местные условия оказывают существенное влияние на климат. В частности, это относится к растительным сообществам, которые сильно изменяют микроклимат.

Биотическими факторами среды называется совокупность влияний, оказываемых на организмы жизнедеятельностью других организмов. Эти влияния носят самый разнообразный характер. Живые существа могут служить источником пищи для других организмов, являться средой обитания, способствовать их размножению, оказывать химическое (токсины бактерий), механическое и другие воздействия. Действие биотических факторов проявляется в форме взаимовлияния живых организмов друг на друга. Например, растения выделяют кислород, необходимый для дыхания животных, а животные обеспечивают поступление в атмосферу углекислого газа, который используется растениями в процессе фотосинтеза. Действие биотических факторов среды может быть не только непосредственным, но и косвенным, выражаясь в изменении условий окружающей неживой природы (например, взаимоотношения ондатры и выхухоли).

Антропоический фактор. В современных условиях действие факторов окружающей среды часто определяется не природной обстановкой, а теми изменениями, которые внесены в неё человеком.

Вся разнообразная деятельность человека, которая приводит к изменению природы как среды обитания всех живых организмов или непосредственно на их жизни, называется антропоическим фактором среды. Причём деятельность человека может оказывать на природу прямое или косвенное воздействие. К прямому воздействию относятся истребление, размножение и расселение человеком как отдельных видов животных и растений, так и целых биоценозов. Косвенное воздействие осуществляется путём изменения среды обитания организмов: климата, режима рек, распашка земель и т.д.

В настоящее время влияние человека на природу в значительной степени утратило локальный характер и имеет глобальное распространение. К сожалению, это влияние чаще всего имеет негативное значение и отрицательно сказывается на развитии животного и растительного мира, чистоте атмосферного воздуха и качестве природных вод.

Число экологических факторов, которые можно выделить очень велико и может показаться, что нет никакой возможности оценить воздействие их на организм. Однако рассмотрение конкретных ситуаций показывает, что многие факторы или вообще не влияют на изучаемые организмы, или же влияние их настолько слабое, что им можно пренебречь.

Следует отметить, что один и тот же фактор среды имеет различное значение в жизни совместно обитающих организмов разных видов. Например, сильный ветер зимой неблагоприятен для крупных, обитающих открыто животных, но не действует на более мелких, которые укрываются в норах или под снегом. Солевой состав почвы важен для питания растений, но безразличен для большинства наземных животных.



Факторы среды могут изменяться во времени. Изменения могут быть:

1. Регулярно-периодическими, меняющими силу воздействия в связи со временем суток или сезоном года или ритмом приливов и отливов в океане.

2. Нерегулярными, без чёткой периодичности, например, изменения погодных условий в разные годы, явления катастрофического характера – бури, ливни, обвалы.

3. Направленными на протяжении длительных отрезков времени, например, при похолодании, или потеплении климата, зарастании водоёмов, постоянном выпасе скота на одном и том же участке.

Несмотря на большое разнообразие экологических факторов, в характере их воздействия на организмы и в ответных реакциях живых существ можно выявить ряд общих закономерностей.

1. Закон оптимума. Каждый фактор имеет лишь определённые пределы положительного влияния на организмы. Результат действия переменного фактора зависит прежде всего от силы его проявления. Как недостаточное, так и избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизнедеятельности особей. Благоприятная сила воздействия называется зоной оптимума экологического фактора или просто оптимумом для организмов данного вида. Чем сильнее отклонение от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организмы (зона пессимума).

Максимально и минимально переносимые значения фактора – это критические точки, за пределами которых существование уже невозможно, наступает смерть.

Пределы выносливости между критическими точками называют экологической валентностью живых существ по отношению к конкретному фактору среды. Экологической валентностью вида обозначают его способность заселять различную среду, характеризующуюся большими или меньшими изменениями экологических факторов. Вид с низкой экологической валентностью может выносить лишь ограниченные вариации экологических факторов, его называют стенотопным (или стенобионтным). Вид, способный заселять очень различные местообитания или местообитания с очень различными условиями называют эвритопным (или эврибионтным). Если эти понятия относятся к таким факторам, как температура, солёность, пища, то виды называют стенотермными, эвритермными, стеногалинными, эвригалинными, стенофагами и эврифагами. В среде, где экологические факторы претерпевают большие изменения, фауна, обычно бедна видами с повышенной экологической пластичностью. Но распространение живых организмов нельзя объяснить одной лишь экологической валентностью. Следует принимать во внимание и другие причины, такие, как геологическая история, возможности пассивных и активных миграций, способность к размножению и т.п. Кроме того, пределы выносливости одного и того же вида могут изменяться в зависимости от его географического распространения.

*Неоднозначность действия фактора на разные экологические функции.*

Каждый экологический фактор неодинаково влияет на разные функции организма. Оптимум для одних процессов может являться пессимумом для других. Так, температура воздуха от 40 до 45\*С у холоднокровных животных сильно увеличивает скорость обменных процессов в организме, но тормозит двигательную активность, и животные впадают в тепловое оцепенение. Для многих рыб температура воды, оптимальная для созревания половых продуктов, неблагоприятна для икрометания, которое происходит при другом температурном интервале.

Жизненный цикл, в котором в определённые периоды организм осуществляет преимущественно те или иные функции (питание, рост, размножение, расселение и т.п.), всегда согласован с сезонными изменениями комплекса факторов среды. Подвижные организмы могут также менять места обитания для успешного осуществления всех своих жизненных функций.

Следует сказать, что степень выносливости, критические точки, оптимальная и пессимальная зоны отдельных особей не совпадают. Эта изменчивость определяется как наследственными качествами особей, так и половыми, возрастными и физиологическими

различиями. Например, у бабочки мельничной огнёвки – одного из вредителей муки и зерновых продуктов – критическая минимальная температура для гусениц  $-7^{\circ}\text{C}$ , для взрослых форм  $-22^{\circ}\text{C}$ , а для яиц  $-27^{\circ}\text{C}$ . Мороз в  $10^{\circ}\text{C}$  губит гусениц, но не опасен для имаго и яиц этого вредителя. Следовательно, экологическая валентность вида всегда шире экологической валентности каждой отдельной особи.

Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет экологический спектр вида.

Каждый вид специфичен по своим экологическим возможностям. Даже у близких по способам адаптации к среде видов существуют различия в отношении к каким-либо отдельным факторам.

Правило экологической индивидуальности видов сформулировал русский ботаник Л.Г.Раменский (1924) применительно к растениям, а затем оно было подтверждено и зоологическими исследованиями.

*Взаимодействие экологических факторов.*

Исследования показали, что взаимодействие между двумя или несколькими факторами среды может изменить пределы выносливости по отношению к этим факторам. Эта закономерность получила название взаимодействия факторов. Например, жару легче переносить в сухом, а не во влажном воздухе. Угроза замерзания значительно выше при морозе с сильным ветром, чем в безветренную погоду. Т.о. один и тот же фактор в сочетании с другими оказывает неодинаковое экологическое воздействие.

Степень воздействия экологических факторов на организмы и популяции весьма различна. Поэтому при их анализе необходимо выделять наиболее значимые. Из перечня экологических факторов любой фактор может выступать как лимитирующий (ограничивающий), если он отсутствует (например, кислород в воздухе), находится ниже критического уровня или превосходит максимально высокий уровень.

Лимитирующим называется такой фактор, который ставит рамки для протекания какого-либо процесса, явления или существования организма, вида, сообщества.

Ограничивающие факторы среды определяют географический ареал вида. Это следует учитывать при акклиматизации видов. Чтобы определить, сможет ли вид существовать в данном географическом регионе, нужно в первую очередь выяснить, не выходят ли какие-либо факторы среды за пределы его экологической валентности, особенно в наиболее уязвимый период развития.

Ход жизни организмов не нарушается, если все абиотические факторы действуют в привычных для организма пределах. Однако картина резко меняется, если величина одного из факторов начнёт уменьшаться. Жизненность организма будет снижаться пропорционально фактору, величина которого стремиться к минимуму. Идея о том, что выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей впервые была высказана химиком Юстусом Либихом в 1840 году и получила название «закон минимума». Согласно Ю.Либиху «Рост растений ограничивается элементом, концентрация которого лежит в минимуме». Он установил, что развитие растений зависит не только от тех химических элементов, или веществ (т.е. факторов), которые присутствуют в достаточном для организма количестве, но и от тех, которых не хватает. Например, избыток воды или азота не заменяет недостатка бора или железа, которые обычно присутствуют в почвах в микроколичествах.

Закон минимума справедлив не только для растений. Известно, что здоровье человека, определяется специфическими веществами (витаминами), которые обычно присутствуют в организме в ничтожном количестве. Если содержание этих веществ снижается за пределы допустимого минимума, то человек должен компенсировать их недостаток употреблением витаминов или микроэлементов.

Спустя 70 лет американский учёный В. Шелфорд показал, что не только вещество, присутствующее в минимуме, может определять урожай или жизнеспособность организма, но и избыток какого-то элемента может приводить к нежелательным отклонениям.

Например, избыток ртути в организме человека по отношению к некоторой норме вызывает тяжёлые функциональные расстройства. Если при недостатке воды в почве затруднено минеральное питание растений, то при избытке воды возможно задохание корней, закисание почвы.

Следовательно процветание организма ограничено зонами минимума и максимума экологических факторов. Так у каждого живого организма в отношении различных экологических факторов существуют пределы выносливости, между которыми располагается его экологический оптимум. На основе представлений о лимитирующем влиянии максимума наряду с минимумом Шелфорд сформулировал закон толерантности: каждый вид характеризуется своей толерантностью – способностью переносить неблагоприятные условия среды.

Экологические факторы среды оказывают на живые организмы различные воздействия, т.е. могут влиять как раздражители, вызывающие приспособительные изменения физиологических и биохимических функций; как ограничители, обуславливающие невозможность существования в данных условиях; как модификаторы, вызывающие анатомические и морфологические изменения организмов; как сигналы, свидетельствующие об изменениях других факторов.

Наилучшее соответствие между организмами и изменяющимися условиями неизбежно предполагает некий компромисс между приспособлением к переменам и способностью к их переживанию.

Существуют два основных способа, которыми организмы приурочивают свои реакции к изменениям в окружающей среде:

- Изменения в ответ на изменение внешних условий;
- Реагирование на сигнальный фактор, предвосхищающий изменение внешних условий.

В том случае, если изменение условий среды выражены слабо, то наилучшим способом приспособления организмов к таким условиям является прямое реагирование на них. Для организмов, которые не могут избежать неблагоприятных условий наиболее эффективным решением проблемы выживания в изменяющейся среде могут оказаться сезонные изменения особенностей строения.

Животные и растения вынуждены приспособляться ко множеству факторов, причём эти приспособления вырабатываются и закрепляются в процессе эволюции и естественного отбора на генетическом уровне.

Эволюционно выработанные и наследственно закреплённые особенности живых организмов, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность в условиях динамичных экологических (абиотических и биотических) факторов называют адаптациями. (от лат. *adapto* – приспособляю).

Основными адаптациями к тем факторам, которые наиболее подвержены изменениям, являются:

- Морфологические адаптации
- Физиологические адаптации
- Поведенческие (этологические) адаптации.

## ЛЕКЦИЯ 6. ВАЖНЕЙШИЕ АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ И АДАПТАЦИИ К НИМ ОРГАНИЗМОВ

*Понятие о микроклимате.*

Климатические особенности среды, в которой обитают живые организмы, частично зависят от размера видов. Так, в африканской саванне совместно живут крупные млекопитающие и насекомые. Для жирафа, который возвышается над землёй на два метра, и

для муравья, скрывающегося в гуще травы, условия среды будут совершенно различными. Поэтому необходимо дать определение макроклимата, мезоклимата и микроклимата.

Макроклимат (региональный климат) есть результат географического и орографического местоположения. Примером может служить климат Мещерской низменности. Этот макроклимат локально претерпевает изменения некоторых своих компонентов, которые определяют мезоклимат (местный климат). Климат леса, склона холма – это мезоклимат.

Понятия макро- и мезоклимата вошли в науку с введением в практику точной аппаратуры, устанавливаемой в сходных условиях.

Микроклимат (эоклимат Уварова) – это климат на уровне организма. Его изучение в противоположность макро- и мезоклимату должно выявить значение среды. Его свойства могут быть обнаружены только с помощью специальной аппаратуры. Некоторые элементы микроклимата, либо ввиду их ещё неясной роли, либо из-за отсутствия необходимой аппаратуры остаются мало или совсем не изученными.

В зависимости от протяжённости исследуемых биоценозов рассматриваемые климатические факторы можно будет отнести к макро-, мезо- или микроклиматическим. Распределение больших растительных формаций на поверхности земного шара подчинено макроклимату; размещение личинок златок, являющихся ксилофагами, под корой дерева определяется господствующим там микроклиматом.

#### Главные факторы климата.

##### *Освещенность (свет).*

Практически вся энергия, получаемая поверхностью Земли, исходит от Солнца. От него до Земли доходит поток лучей, длина волны которых измеряется от менее чем тысячной ангстрема до нескольких тысяч метров. Практически поверхности Земли достигают только видимые лучи, небольшая часть ультрафиолетовых и инфракрасных лучей. С экологической точки зрения только инфракрасные, видимые и ультрафиолетовые лучи играют биологическую роль. Значение лучей с очень короткой длиной волны ещё мало известно, если не считать их возможной мутагенной способности.

Количество лучистой энергии, проходящей через атмосферу, практически постоянно и составляет около 2 кал/кв.смхмин., или  $5 \times 10^*$  ккал (где  $*=20$ ) в год на весь земной шар. Эту величину именуют солнечной постоянной. Тем не менее возможно, что эта постоянная может меняться. Действительно за последние годы отмечено усиление яркости Солнца на величину порядка 2%. Максимум этого усиления совпадает с высшей точкой солнечной активности, наблюдающейся каждые 11 лет.

До земной поверхности при ясной погоде доходит в среднем 47% солнечной радиации. Часть радиации, отражённой от облаков, уходит в мировое пространство. Другая часть, приходящаяся на инфракрасную часть спектра, поглощается водяным паром и участвует в нагревании воздуха. Озон поглощает большую часть ультрафиолетовых лучей. Остающаяся солнечная радиация достигает Земли либо в форме прямой, либо рассеянной радиации. Рассеяние вызывается, с одной стороны, молекулами атмосферных газов, с другой твёрдыми частичками, находящимися в воздухе во взвешенном состоянии. Количество доходящей до Земли радиации зависит от продолжительности дня, угла падения солнечных лучей и прозрачности атмосферы.

Световой поток, доходящий до Земли состоит из теплового излучения (инфракрасные лучи и небольшая часть видимого спектра), лучей, обладающих химической активностью (ультрафиолетовые лучи), и лучей видимой части спектра.

Видимые лучи (мы их называем «солнечным светом») состоят из лучей разной окраски и имеют разную длину волны.

В жизни организмов важны не только видимые лучи, но и другие виды лучистой энергии: ультрафиолетовые, инфракрасные, электромагнитные (особенно радиоволны) и даже проникающие до Земли гамма- и икс- излучения.

Например, *ультрафиолетовые лучи* с длиной волны 0,20-0,30 мк оказывают мощное губительное действие на различные микроорганизмы, в то же время лучи с длиной волны

0,25-0,30 мк способствуют образованию витамина Д в животных организмах. При длине 0,325 мк в коже человека образуется защитный пигмент. Ультрафиолетовые лучи с длиной волны 0,38-0,40 мк обладают фотосинтетической активностью. Эти лучи (ультрафиолетовые), особенно когда они представлены в умеренных дозах, стимулируют рост и размножение клеток, способствуют синтезу высокоактивных биологических соединений, повышая в растениях содержание витаминов, антибиотиков, увеличивают устойчивость растительных клеток к различным заболеваниям.

*Инфракрасные лучи* воздействуют на тепловые центры нервной системы животных, осуществляя тем самым у них регуляцию окислительных процессов и двигательные реакции как в сторону к предпочитаемым температурам, так и в направлении от них.

*Видимые лучи* имеют очень большое значение в жизни всего органического мира, т.к. с ними связана активность животных и растений и только в условиях видимого света протекает фотосинтез.

Среди всех лучей солнечного света обычно выделяются лучи, которые так или иначе оказывают влияние на растительные организмы, особенно на процесс фотосинтеза, ускоряя или замедляя его протекание. Эти лучи принято называть «фотосинтетически активной радиацией» (ФАР). Наиболее активными среди ФАР являются оранжево-красные (0,65-0,68), сине-фиолетовые (0,40-0,50) и близкие ультрафиолетовые (0,38-0,40). Меньше всего поглощаются жёлто-зелёные и почти не поглощаются инфракрасные. Инфракрасные лучи, с длиной волны более 1,05 мк принимают участие в теплообмене растений и поэтому оказывают некоторое положительное воздействие, особенно в местах с низкими температурами.

Поглощение световой энергии у растений обеспечивается разными пигментами. В зависимости от того, какие из них представлены, растения имеют тот или иной максимум поглощения. Зелёные пигменты (хлорофиллы а,в,с,д) обеспечивают максимум поглощения в красной и сине-фиолетовой части спектра ФАР, каротиноиды поглощают часть сине-фиолетовых лучей, а фикоцианы обеспечивают поглощение в жёлтой и зелёной части спектра.

Лучи разной окраски хорошо различаются животными, особенно насекомыми. Одни из них при посещении цветков предпочитают ярко окрашенные красные или жёлтые (бабочки), другие выбирают белые и голубые (двукрылые). Установлено что муравьёв раздражает жёлтый цвет. Освещённые жёлтым светом, они проявляют большое беспокойство. Пчёлы, проявляя повышенную активность к лучам жёлто-зелёным, зелёным, сине-фиолетовым и фиолетовым, не реагируют на красный, воспринимая его как темноту.

Имея разную длину волн в своём спектре, свет по-разному действует на организмы. Поэтому в характеристике света как экологического фактора состав его имеет весьма существенное значение. Например, опытами доказано, что гусеницы медведицы развивались значительно быстрее в садках под фиолетовым стеклом, чем под голубым. В то же время под голубым стеклом гусеницы развивались быстрее, чем под красным. Аналогичное отмечается и у растений.

На спектральный состав света влияет высота солнца над горизонтом, а так как она является величиной непостоянной и меняющейся в течение дня и года, то и качество световых лучей в разное время различно. Например, при низком солнцестоянии в спектре почти полностью исчезают фиолетовые и голубые лучи, зато красных остаётся много. Так же сильно меняется состав света в различных фитоценозах.

Интенсивность освещения влияет на активность животных, определяя среди них виды, ведущие сумеречный, ночной и дневной образ жизни. Например, майские хрущи начинают летать только в 21-22 часа и заканчивают лёг вскоре после полуночи. Только в сумерки летают бражники, а комары активны с вечера до утра. Летучие мыши вылетают на охоту только после заката Солнца. С наступлением сумерек выходит на охоту ёж, появляется в воздухе козодой. Эта насекомоядная птица хватается на лету майских хрущей и других листоедов, ночных бабочек, мошек. Днём козодой прячется под кучами хвороста или сидит

прямо на земле (в лесу), а на заре вылетает кормиться. Ночной образ жизни ведёт куница. Бесшумно, обследуя одно дерево за другим, отыскивает она гнёзда белок и нападает на спящих зверьков. У большинства растений светлое время суток является периодом их высшей активности, однако и среди них имеются виды, цветение которых происходит в тёмное время суток. Так, ночная красавица, душистый табак открывают цветки около 8 часов вечера, маттиола – почти в 9 часов, а около 5 часов утра её цветки закрываются..

Обычно цветки, открывающиеся на ночь, являются насекомопыляемыми и поэтому обладают сильным запахом. Выделение пахучих веществ у них происходит лишь с наступлением темноты.

Суточный режим активности организмов связан с периодическими изменениями освещенности, обусловленными движением Земли. Вращение планеты вокруг своей оси определяют суточный режим в жизни организмов, а вращение вокруг Солнца меняет соотношение дня и ночи в разное время года. Установлено, что сезонная ритмичность в жизнедеятельности организмов определяется не абсолютной величиной дневных и ночных часов, а постепенным сокращением светлой части суток, происходящим осенью, и увеличением зимой. В соответствии с этим в действиях всех организмов выработались особые механизмы, реагирующие на продолжительность дня. Они обеспечивают протекание всех процессов жизни у организмов и служат сигналом сезонных изменений в их состоянии и поведении. Например, уменьшение светового дня в конце лета ведёт к прекращению роста, стимулирует отложение запасных питательных веществ организмов, вызывает у животных осеннюю линьку, определяет сроки группирования в стаи, миграции, переходов в состояние покоя и спячки.

Увеличение длины светового дня, наблюдаемое в конце зимы и весной, является фактором, стимулирующим половую функцию, особенно у птиц и млекопитающих, определяет сроки цветения у растений, например ольхи, орешника, мать-и-мачехи и других.

Закономерные изменения положения Земли по отношению к Солнцу обуславливают разную продолжительность освещённости земной поверхности в различных географических зонах. Это повлекло за собой появление приспособленности к жизни в условиях продолжительного и короткого освещения.

Длинный день способствует нормальному развитию организмов наших северных зон, и они обычно называются длиннодневными. Среди растений к ним относятся: рожь, пшеница, клевер, цикорий, фиалки, незабудки и др. Организмы, развитие которых протекает нормально при сокращённом световом дне, называются короткодневными. К их числу относятся виды, являющиеся выходцами из южных районов. Это гречиха, просо, подсолнечник, астры, георгины, топинамбур и др.

Подобные группы отмечаются и у насекомых. Капустная белянка, берёзовая пяденица и многие другие нормально развиваются в условиях длинного дня. К короткодневным относятся: совки, саранча, тутовый шелкопряд.

Зная реакцию видов на продолжительность освещения, можно влиять на сроки развития организмов. Например, можно ускорить или замедлить цветение растений, развитие насекомых и других животных. Увеличив освещение короткодневных насекомых, можно замедлить развитие гусениц, с укорочением дня -- ускорить прохождение стадий личинки и куколки. Продолжительность освещения короткодневных растений приводит к усиленному росту их вегетативных органов – стеблей, листьев, усилению ветвления, но цветение и созревание плодов при этом задерживается.

Конечно, в проявлении суточной и сезонной активности организмов принимают участие многие факторы, но влияние света, особенно продолжительность светового дня, имеет ведущее значение. Именно продолжительность освещённости (фотопериод) является сигналом для протекания жизнедеятельных процессов в разное время года.

В экологии значение освещённости определяется тремя аспектами:

- Продолжительностью
- Интенсивностью

- Характером (длиной волны светового потока)

С продолжительностью связан макроклимат, а интенсивность и характер подвержены сильной изменчивости под действием местных факторов и сказываются в основном на мезо- и микроклимате.

#### *Экологические группы растений по отношению к свету.*

По требованию к условиям освещённости принято делить растения на следующие экологические группы:

1. Светолюбивые, или гелиофиты – растения открытых, постоянно хорошо освещаемых местообитаний.

2. Тенелюбивые, или сциофиты – растения нижних ярусов тенистых лесов, пещер и глубоководные растения; они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами.

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

Среди животных также различают виды светолюбивые (фотофилы) и тенелюбивые (фотофобы); эврифотные, выносящие широкий диапазон освещённости, и стенофотные, переносящие узкоограниченные условия освещённости.

Свет для животных необходимое условие зрительной ориентации в пространстве. Развитие зрения у животных шло параллельно с развитием нервной системы.

#### Действие температуры.

Тепловой режим – одно из важнейших условий существования живых организмов, т.к. все физиологические процессы в них возможны лишь при определённых температурах. В основном живые организмы могут существовать только в интервале температур между 0 и 50\*, т.к. эти температуры совместимы с нормальным ходом процессов обмена.

Температурный фактор характеризуется ярко выраженными сезонными и суточными колебаниями. Это действие фактора в ряде районов Земли имеет важное сигнальное значение в регуляции сроков активности организмов, обеспечивая их суточный и сезонный режим жизни.

В характеристике температурного фактора очень важны его крайние показатели, продолжительность их действия, а также то, как часто они повторяются. Изменения температуры в местах обитания, выходящие за пределы терпимости организмов, сопровождаются их массовой гибелью.

Значение температуры особенно важно проявляется в том, что она изменяет скорость протекания физико-химических процессов в клетках, а это отражается на всей жизнедеятельности организмов. Она влияет на анатомо-морфологические особенности организмов, влияет на ход физиологических процессов, их рост, развитие, поведение и во многих случаях определяет географическое распространение растений и животных.

По отношению к температуре как экологическому фактору все организмы могут быть разделены на теплолюбивые и холоднолюбивые. Теплолюбивыми (термофилами) являются те, что хорошо растут и развиваются лишь в условиях довольно высоких температур, тогда как холодолюбивые (криофилы) способны жить в условиях сравнительно низких температур (но обязательно положительных) и не выносят высоких.

Термофилы – это преимущественно обитатели тропических районов Земли, криофилы же населяют умеренные и холодные зоны.

Настоящими термофилами являются растения – выходцы из жарких тропических районов. Они совсем не переносят низких температур и гибнут уже при 0\*С. При наступлении холодов они начинают болеть, и если охлаждение продолжительное, то растения могут от «простуды» погибнуть, хотя физического замораживания их тканей не происходит. Причиной гибели в этих случаях обычно являются нарушения в обмене веществ.

Большинство наземных животных – термофильные. Среди многочисленных беспозвоночных (паукообразных, насекомых, моллюсков, червей), холоднокровных и

теплокровных позвоночных имеется очень много видов (и даже целых отрядов) живущих исключительно в тропиках.

Многие организмы обладают поразительной способностью переносить очень высокую температуру. Так, верблюжья колючка переносит нагревание воздуха до 70\*, некоторые водоросли постоянно живут в горячих источниках при температуре 75-82\*. При температуре 52\* в горячих источниках Калифорнии живёт рыбка пятнистый ципринодон. Некоторые виды жуков и бабочек способны выдерживать температуру 45-50\*, такую же температуру выдерживают пресмыкающиеся. Однако температурный оптимум большинства живых организмов находится в пределах 20-25\*. И лишь у некоторых обитателей очень жарких сухих районов, температурный оптимум жизнедеятельности находится в пределах 25-28\*.

Для организмов наших умеренных и холодных зон оптимальны температуры от 10 до 20\*, например, у ветреницы дубравной процесс фотосинтеза наиболее интенсивно протекает при 10\*С.

Способность переносить высокие температуры особенно удивительна у растений, т.к. они в отличие от животных, не могут путём перемещения уйти в места, защищённые от перегрева. Многие животные с наступлением жары уходят в более прохладные, сильно затенённые места, забираются на растения, зарываются в песок до глубины влажных и более прохладных слоёв, забираются в щели, норы, под камни. Многие организмы переходят на режим с ночной активностью.

Растения, не имея таких возможностей активного укрытия от жары, переносят её благодаря особым приспособлениям в строении, физиологии и ритме жизни. Это сокращение поверхности тела (листовые пластинки – иглы, щетинки, чешуи); развитие волосков, создающих войлочное покрытие; появление эфирных желёзок и др.

Также распространённым у растений жарких мест является способность впадать в состояние вынужденного покоя. Последний в виде летней спячки и теплового оцепенения представлен у многих животных, обитающих в аридных условиях. Многообразные приспособления развиваются у растений и животных, обеспечивающие им выживание и в условиях низких температур. В Якутии, например, нередко морозы достигают 68070\*С, а деревья и кустарники, не укрытые снежным покровом, остаются живыми.

В тяжёлых термальных условиях находятся живые организмы, обитающие в районах Арктики и Антарктиды, где до 10 месяцев в году держатся очень низкие температуры (ниже 60-70\*). В Антарктиде обнаружены водоросли, накипные лишайники, ногохвостки, пингвины.

Холодостойкая способность видов, также как и жаростойкость, сложилась исторически под влиянием условий окружающей среды. Она обеспечивается целым рядом приспособлений на клеточном, тканевом и организменном уровнях.

Клеточные и тканевые адаптации к низким температурам выражаются в изменении физико-химического состояния веществ, содержащихся в клетках. В них повышается концентрация растворов, увеличивается осмотическое давление клеточного сока, уменьшается процент свободной воды.

Не менее важным приспособлением к выживанию при низких температурах является отложение запасных питательных веществ в виде высокоэнергетических соединений – жира, масла, гликогена и др.

У животных, обитателей полярных областей, возрастает содержание гликогена в печени, повышается содержание аскорбиновой кислоты в тканях почек. Большое скопление питательных веществ наблюдается в бурой жировой ткани, особенно у животных впадающих в спячку (к зиме).

Важным приспособлением к перенесению низких температур являются многие поведенческие особенности организмов. Они проявляются в перемещениях животных в места с более благоприятными температурами (миграции и перелёты), в изменениях сроков активности и в переходе на питание более калорийной пищей. Например, белки в тёплое время года поедают более ста видов кормов, зимой питаются в основном семенами хвойных,



богатых жирами. Олени, поедая летом главным образом травы, зимой питаются почти исключительно лишайниками, в которых содержится много белковых, жировых и сахаристых веществ.

Важны в перезимовывании также выбор мест для жилища, утепление гнёзд и убежищ сухими листьями, пухом, углубление нор и закрывание входов в них, принятие особой позы (обычно скручивание кольцом и укутывание хвостом), собирание в группы (скучивание) в период холодов, которые наблюдаются и у холоднокровных животных перед залеганием в зимнюю спячку.

Поведенческие, морфологические и физиологические приспособления проявляются у организмов на всех стадиях онтогенетического развития, обеспечивая выживание видов в местах обитания.

Для каждого вида можно установить:

- Нижнюю летальную температуру, или температуру гибели от холода;
- Верхнюю летальную температуру, или температуру гибели от перегрева;
- Минимальную эффективную температуру, т.е. самую низкую температуру, при которой организм может оставаться живым, ведя длительную активную жизнь;
- Максимальную эффективную температуру, т.е. наиболее высокую температуру, совместимую с длительной активной жизнью;
- Температуру оцепенения от холода и температуру оцепенения от жары;
- Оптимальную предпочитаемую температуру, которую ищет животное.

Стенотермные виды переносят лишь ограниченные колебания температуры; эвритермные виды выносят значительные изменения температуры. Мегатермные виды (стенотермные теплолюбивые) приспособлены к высоким температурам, а микротермные (стенотермные холодовыносливые) – к низким.

#### Действие влажности.

В жизни организмов вода выступает как чрезвычайно важный экологический фактор. Известно, что без воды нет жизни. Живых организмов, не содержащих воду, на нашей планете не найдено. Все процессы питания, дыхания, выделения, т.е. весь обмен веществ, протекают только с участием воды. Необходимое количество, требуемое организмами, часто является ограничивающим фактором в жизнедеятельности вида, обуславливающее его расселение и численность. Говоря об экологическом действии воды в наземной среде, важно учитывать количество воды; физическое состояние; особенности распределения влаги на суше; влажность почвы и др. – всё это вызывает приспособительные реакции организмов.

Важными в жизни организмов являются и особенности распределения влаги в течение года – выпадают ли осадки в зимнее или летнее время. Обильные осадки, выпадающие в холодное время года, практически недоступны растениям, тогда как даже малые осадки летом оказываются жизненно необходимыми.

Следует учитывать и характер выпадающих осадков. Известно, что летний дождь, хорошо увлажняющий почву, более эффективен для растений, чем ливень, несущий потоки воды. В то же время затянувшиеся надолго морозящие дожди неблагоприятно сказываются на жизнедеятельности многих животных, особенно насекомоядных птиц (в период выкармливания птенцов).

Существенным в характеристике экологической роли фактора влажности является продолжительность выпадения осадков и то, как долго лежит слой снега, льда или паводка.

Условия водного режима сказываются на внешнем облике организмов, на их внутреннем строении, поведении и на всех процессах жизнедеятельности. Эти приспособления экологи делят на морфологические, физиологические и поведенческие.

К морфологическим приспособлениям от высыхания можно отнести особенности структуры покровов (у растений – восковое покрытие, расположение устьиц, щетинки, волоски), (у насекомых – строение трахеальных отверстий; у рептилий – отсутствие желёз, наличие роговых чешуй).

К числу физиологических приспособлений к жизни в засушливых условиях можно отнести: запасание большого количества в тканях растений и животных, разнообразные способы удержания её в организме. Важным приспособлением является способность организмов выделять метаболическую воду, образованную за счёт диссимиляции жиров.

Многообразны приспособления поведенческого характера. У животных это особенности, обеспечивающие выбор мест, защищённых от высыхания, миграции в более влажные слои почвы, зарывание в подстилку, отлёт с наступлением сухости к лесонасаждениям.

Организмы, не способные сокращать испарение, обладают обычно ночной активностью, пребывая днём в норах или зарываясь в песок.

Как приспособление к выживанию в период засухи выступает летняя спячка и диапауза у животных и состояние вынужденного покоя у растений. Эти явления обычны в жизни обитателей пустынь и сухих степей.

Очень важным приспособлением к сухому климату является своеобразный ритм сезонного развития организмов. Например, многие растения степей используя весеннюю влагу, успевают в очень короткие сроки (за 12-30 дней) прорасти, отцвести и сформировать плоды и семена. Такие однолетние растения называются эфемерами. Эфемерами могут быть и насекомые, ракообразные и даже рыбы. Например, южноамериканские карпозубые живут в реках, образованных ливневыми дождями. В течение нескольких месяцев, пока существуют эти реки, рыбы успевают пройти полный цикл развития: из икры выводятся мальки, которые быстро растут, развиваются до взрослых и вымётывают икру. С наступлением засухи родители гибнут.

По отношению к фактору влажности среди сухопутных организмов различают гигрофильные (влаголюбивые), мезофильные (предпочитающие умеренную влажность) и ксерофильные (сухолобивые). Водный обмен у них со средой различен. Обычно он протекает интенсивнее у гигрофилов и слабее у ксерофилов. Примером гигрофилов могут служить мокрицы, ногохвостки, комары, ужи и др. Все они не выносят значительного водного дефицита и плохо переносят даже кратковременную засуху. Настоящими ксерофилами являются термиты, вараны, верблюды.

У растений также существуют черты приспособленности к жизни в местообитаниях с большим или малым количеством влаги. В зависимости от этого среди сухопутных растений различают экологические группы: гигрофитов, мезофитов и ксерофитов.

- Гигрофиты – растения, обитающие в местах, где в почве и в воздухе постоянно имеется много влаги.
- Мезофиты – растения умеренно влажных местообитаний.
- Ксерофиты – это растения, приспособившиеся к жизни в местообитаниях с засушливым климатом.

#### Действие второстепенных климатических факторов.

1. Ветер. Имеет прежде всего косвенное значение – он понижает или повышает температуру. Ветер увеличивает также скорость испарения и обладает, следовательно, иссушающим действием. Ветер способствует расселению насекомых.

2. Атмосферное давление. Активность насекомых становится выше при низком атмосферном давлении, например перед бурей.

3. Ионизация атмосферы.

4. Электрическое поле. В зависимости от величины поля оно оказывает действие на насекомых, на мышей и людей.

## ЛЕКЦИЯ 7. ОСНОВНЫЕ СРЕДЫ ЖИЗНИ

Мы часто противопоставляем живое неживому. Но несмотря на то, что живую природу почти всегда легко отличить и отделить от неживой, они не существуют раздельно. Совершенно очевидно, что жизнь без физической среды невозможна. Влияние, оказываемое живыми существами на физическую среду, менее явно, однако оно имеет столь же важное значение для сохранения жизни на Земле. Свойства почвы, атмосферы, озёр и океанов, а также разнообразных осадков, превратившихся в породу под действием геологических факторов, частично обусловлены жизнедеятельностью растений, животных и микроорганизмов.

Жизнь полностью зависит от физической среды: во-первых, организмы получают пищу из этой среды, а во-вторых, распространение растений и животных ограничивается их выносливостью к физическим условиям. Жаркий и сухой климат пустыни препятствует жизни в ней большинства организмов, точно также как из-за жестокого холода в полярных областях обитать в них могут лишь очень немногие, наиболее выносливые виды.

Форма и функции живого организма также определяются физическими условиями среды: так, рыбы, для того, чтобы быстро плавать в воде, обладающей вязкостью и плотностью, должны иметь обтекаемую форму, предписываемую законами гидродинамики. Содержание кислорода в воздухе, равное 21%, определяет верхнюю границу скорости метаболических процессов у живых организмов. Подобным же образом способность растений и животных рассеивать тепло при помощи таких чисто физических процессов, как охлаждение за счёт испарения, теплопроводность и излучение тепла с поверхности тела в окружающую среду, ограничивают уровень их активности и их пребывание под прямыми солнечными лучами.

Жизнедеятельность организмов в свою очередь оказывает влияние на физическую среду, и нередко это влияние очень существенно. Кислород, который мы потребляем при каждом вдохе, выделяется главным образом зелёными растениями в процессе фотосинтеза. До того как в первичном океане появились зелёные растения, атмосфера Земли состояла в основном из метана, аммиака, водяных паров и водорода. Когда первые водные растения стали использовать солнечный свет, в качестве источника энергии, они начали выделять кислород, часть которого освобождалась из океана и накапливалась в атмосфере. На протяжении последних двух миллиардов лет, большая часть водорода, содержавшегося в первичной атмосфере Земли, улетучилась в космическое пространство. Углерод, входивший в состав метана атмосферы, и азот аммиака ассимилировались растениями, и их место в атмосфере частично занял кислород, высвобождающийся в процессе фотосинтеза.

Не менее важное влияние оказывают растения на свойства почвы. Их корни проникают в трещинки, даже самые маленькие, и способствуют измельчению породы. Бактерии и грибы ускоряют выветривание горной породы. Грибы выделяют кислоты, растворяющие питательные минеральные вещества, которые затем вымываются из породы, ослабляя её кристаллическую структуру и ускоряя её разрушение. Гниющие растительные остатки также выделяют кислоты, которые вызывают химическое выветривание, а частицы детрита изменяют физическую структуру почвы. Животные, в свою очередь, участвуют в процессе почвообразования, прорывая в земле норы и ходы, вытаптывая её, а также внося в неё экскременты.

Роль растений и животных в сохранении свойств почвы выступает особенно ярко при нарушении сообществ. Примером служит возникновение пыльных бурь. В засушливых и ветренных районах только обширная корневая система естественной растительности (в основном многолетних злаковых трав) закрепляла почву, удерживая её на месте. Когда же землю распахали, превратив целину в поля, многолетники сменились однолетними сельскохозяйственными культурами с гораздо менее мощной корневой системой; к тому же поля ежегодно перепахивали. Несколько лет засухи привели к ослаблению роста растений и

к превращению поверхностного слоя почвы в тонкую пыль. Это и привело к возникновению пылевых бурь.

Растения оказывают влияние на движение вод. Вода не скапливается в тех местах, где выпадают дожди, иначе Рязанская область за время жизни одного поколения оказалась бы под водой на глубине 60 м. часть воды стекает по поверхности почвы или просачивается сквозь лежащую под ней породу в реки, озёра и в конечном счёте в океан. Остальная вода испаряется с поверхности почвы и с листьев. В листопадных лесах площадь листовой поверхности в среднем в 4 раза больше поверхности земли, т.е. на каждый гектар лесной почвы приходится 4 га листовой поверхности. Следовательно вода испаряется главным образом растениями. Когда леса вырубают, большая часть воды, которая в нормальных условиях испарялась бы листьями, вместо этого стекает по поверхности земли в реки. Уничтожение лесов, не сопровождаемое мерами по их восстановлению, приводит к увеличению паводков, усилению эрозии и отложению ила, а также к вымыванию минеральных питательных веществ из обнажённой почвы.

Испарение воды с листьев растений способствует удержанию влаги в данной местности, т.к. большая часть водяных паров быстро конденсируется и выпадает поблизости в виде дождя. В некоторых областях, в частности в тропиках, наличие лесного покрова повышает количество осадков. Сведение лесов на больших площадях в сельскохозяйственных целях привело в ряде мест к значительному усилению засушливости климата.

#### Водная среда.

Жизнь зародилась в океане. В мелких прибрежных водах условия для возникновения первых групп растений и животных и для развития их разнообразия были благоприятными: относительное постоянство температуры и солёности, обилие солнечного света, растворённых газов и минеральных веществ. Благодаря своей выталкивающей силе вода одинаково легко поддерживает как тонкие структуры, так и массивные организмы.

К числу свойств воды, которые почти всецело определяют форму и функции водных организмов, относятся такие её свойства, как плотность (примерно в 800 раз превышающая плотность воздуха) и способность растворять газы и минеральные вещества. Вода представляет всё, что нужно для жизни; большинство морских организмов независимы от находящегося под ними дна, за исключением тех, кто использует его (на мелководьях) в качестве субстрата для прикрепления или зарывания в него.

Водная среда поддерживает находящиеся в ней организмы, однако, в большинстве случаев плотность живых тканей выше, чем плотность солёной или пресной воды. У водных животных и растений в процессе эволюции выработалось множество разнообразных структур, препятствующих погружению или замедляющих его. У рыб имеются плавательные пузыри – небольшие, наполненные газом мешки, находящиеся в полости тела и приближающие удельный вес рыбы к удельному весу воды. У бурых водорослей, растущих в мелких прибрежных водах, имеются воздушные пузыри, выполняющие аналогичную функцию. Микроскопические одноклеточные водоросли содержат мельчайшие капельки масел, плотность которых ниже плотности воды.

Быстро передвигающиеся водные организмы должны иметь обтекаемую форму, что позволяет им уменьшить сопротивление, испытываемое при перемещении в такой вязкой среде, как вода. Воздух оказывает гораздо менее сильное сопротивление движению, поскольку его вязкость более чем в 50 раз ниже вязкости воды.

Вода обладает большей выталкивающей силой, чем воздух, поэтому сила тяжести ограничивает максимальные размеры водных организмов в меньшей степени, чем наземных. Самые крупные наземные животные выглядят карликами по сравнению с некоторыми китами, достигающими в длину свыше 30 м и обладающими массой более 100 т (масса крупных слонов всего 7 тонн). Но, несмотря на то, что киты дышат воздухом, оказавшись на берегу, они быстро начинают задыхаться, т.к. их лёгкие сплющиваются под давлением огромной массы тела. Для наземных животных характерны жёсткие структуры, благодаря которым они сохраняют форму и положение тела, несмотря на действие силы тяжести.

Каждый внутренний скелет позвоночных, хитиновый наружный скелет насекомых, жёсткие целлюлозные стенки растительных клеток – всё это структуры, несущие одну и ту же, опорную функцию. У водных животных жёсткие структуры служат обычно для защиты (раковина моллюсков) или для прикрепления мышц (панцирь ракообразных или костный скелет рыб), а не для поддержания веса тела.

Способность воды к поглощению и рассеиванию света достаточно высока и это сильно ограничивает глубину освещаемой солнцем зоны океана. Поскольку для фотосинтеза необходим свет, глубина, на которой в океане можно встретить растения, также ограничена; они обитают только в относительно узкой зоне, куда проникает свет и где интенсивность фотосинтеза превосходит интенсивность дыхания растений. Крупные бентосные водоросли встречаются только вблизи материков, где глубина воды не превышает 100 м. в более мелких прибрежных зонах встречается фитопланктон.

У мелких водных организмов кислород поступает в ткани за счёт диффузии из окружающей их среды. Кислород в воде плохо растворяется. Растворимость кислорода в воде снижается с повышением температуры или солёности. В условиях, наиболее благоприятных для растворимости – при 0\*С в пресной воде – концентрация кислорода не достигает даже одной четвертой его концентрации в воздухе. Концентрация кислорода в воде редко превышает 6 куб.см на литр, что примерно в 30 раз ниже его концентрации в воздухе. В стоячих водоёмах, особенно в болотах, кислорода иногда нет совсем, т.к. бактерии используют весь имеющийся его запас при разложении органических веществ. Среда, лишённая кислорода, называется анаэробной.

У рыб, живущих в стоячих водоёмах, содержание гемоглобина в крови обычно выше, чем у рыб, местообитания которых богаче кислородом.

Скорость, с которой организм может извлекать из воды растворённый в ней кислород, часто зависит от скорости, с которой он может пропускать воду через свои органы дыхания. Поэтому высокая вязкость воды по сравнению с воздухом ещё более затрудняет водным животным добывание кислорода. Двустворчатые моллюски и многие рыбы создают непрерывный поток воды через жабры. Другие рыбы находятся в постоянном движении, чтобы обеспечить омывание жабр водой.

Содержание кислорода в воде обычно понижается с удалением от поверхности. В проточных водоёмах кислорода больше, т.к. благодаря перекатам, водопадам и волнам происходит интенсивное перемешивание воды и воздуха. В большинстве случаев концентрация растворённого кислорода в водной среде увеличивается днём, когда происходит выделение кислорода в результате фотосинтеза. Это увеличение сводится на нет ночью, когда животные и растения в процессе дыхания поглощают кислород, а фотосинтеза не происходит.

Высокая удельная теплоёмкость воды (которая примерно в 500 раз выше, чем у воздуха) и её высокая теплопроводность определяют постоянство и относительно равномерное распределение температуры в водной среде. Даже в небольших озёрах суточные колебания температуры поверхностных слоёв воды не выходят за пределы нескольких градусов, тогда как перепады температуры окружающего воздуха могут достигать 10-20\*. Вода сглаживает также и сезонные колебания температуры.

Теплопроводность воды обеспечивает однородность водной среды, но в тоже время обуславливает быструю теплоотдачу у водных организмов.

Бедность воды кислородом наложила ограничение на эволюцию теплокровности у водных животных. Теплокровность свойственна только тем водным млекопитающим и птицам (киты, тюлени, пингвины, утки и др.), которые дышат воздухом и могут поддерживать высокую скорость метаболических процессов.

Водных обитателей у которых осмотическое давление в их теле зависит от солёности окружающей среды называют пойкилоосмотичными (радиолярии, амёбы, инфузории). Поэтому для гидробионтов основной способ поддерживать свой солевой баланс – это избегать местообитаний с неподходящей солёностью.

Позвоночные животные, высшие раки, насекомые и их личинки, обитающие в воде, относятся к гомойосмотическим видам, сохраняя постоянное осмотическое давление в теле независимо от концентрации солей в воде.

Типично морские и типично пресноводные организмы не переносят значительных изменений солёности и являются стеногалинными. Эвригалинные организмы встречаются редко и в солоноватых водах (лещ, судак, щука), (из морских кефаль).

#### *Экологические группы гидробионтов.*

Нектон (nektos –плавающий) – скорость меч-рыбы достигает 130 км/час

Планктон (planktos – парящий) – зоопланктон, фитопланктон

Бентос (benthos – глубина) – зообентос (мидии, устрицы, губки, кораллы), фитобентос (водоросли).

#### *Особенности адаптации животных к водной среде.*

1. Животные могут использовать поверхностное натяжение воды (клопы водомерки, жуки вертячки).

2. Животные, способные активно плавать имеют специализированные органы (реснички, жгутики, плавники, ласты). Способы передвижения (изгибание тела, реактивный способ).

3. Биофильтраторы (мидии, обитающие на площади 1кв.м могут прогонять через мантийную полость 150-280 куб. м воды за сутки).

4. Эхолокация (киты, дельфины).

5. Наличие электрических органов. Около 300 видов рыб способны генерировать электричество и использовать его для ориентации и сигнализации. Некоторые – электрический скат, электрический угорь используют свои органы для нападения и защиты.

6. Гипобиоз – способность переносить длительные периоды без воды, переходя в состояние пониженной жизнедеятельности (двоякодышащие рыбы).

#### Почва как среда обитания.

Почва представляет собой сложную трёхфазную систему, в которой твёрдые частицы окружены воздухом и водой. Она пронизана полостями и в ней складываются разнообразные условия, благоприятные для жизни микро- и макроорганизмов. В почве сглаживаются температурные колебания, а наличие грунтовых вод и проникновение осадков создают запасы влаги и обеспечивают режим влажности, промежуточный между водой и наземной средой. В почве концентрируются запасы органических и минеральных веществ, поставляемых отмирающей растительностью и трупами животных. Всё это определяет большую насыщенность почвы жизнью.

На 1кв.м почвенного слоя приходится более 100 млрд клеток простейших, миллионы коловраток, десятки миллионов нематод, сотни тысяч клещей и коллембол, сотни дождевых червей, моллюсков и других беспозвоночных. Кроме того 1кв. см почвы содержит десятки и сотни млн бактерий, микроскопических грибов и других микроорганизмов.

Живые организмы также характерны для почвы, как и её неживые компоненты. Поэтому В.И. Вернадский отнёс почву к биокосным телам природы.

Чтобы познакомиться с экологическими факторами, влияющими на жизнь обитателей почвы следует вспомнить, что в почве выделяют 3 основных горизонта, различающихся по морфологическим и химическим свойствам:

- 1) верхний перегнойно-аккумулятивный горизонт;
- 2) горизонт вымывания, или аллювиальный;
- 3) материнскую породу.

Как структура, так и химизм этих слоёв очень различны, и поэтому обитатели почвы, перемещаясь всего на несколько сантиметров вверх или вниз, попадают в другие условия.

Важно знать, что:

- размеры полостей между частицами почвы, пригодных для обитания в них животных, обычно быстро уменьшаются с глубиной;
- содержание воды неодинаково в разных почвах и в разное время;

- изменчив состав почвенного воздуха. С глубиной в нём падает содержание кислорода и возрастает концентрация углекислого газа;
- колебания температуры резки только на поверхности почвы. С каждым сантиметром вглубь суточные и сезонные температурные изменения становятся меньше, и на глубине 1-1,5 м их практически нет.

Все перечисленные особенности приводят к тому, что несмотря на большую неоднородность экологических условий, почва выступает как достаточно стабильная среда. Большая изменчивость температур и влажности в почвенном профиле позволяет почвенным животным путём незначительных перемещений обеспечить себе подходящую экологическую обстановку.

Неоднородность почвы приводит к тому, что для организмов разных размеров она выступает как разная среда.

Для мелких почвенных животных, которых объединяют под названием микрофауна (простейшие, коллатриды, нематоды), почва – это система микроводоёмов. По существу это водные организмы. Однако почвенные формы намного мельче обычных пресноводных и отличаются способностью долго находиться в инцистированном состоянии, переживая неблагоприятные периоды.

Для дышащих воздухом немного более крупных животных почва представляет собой систему мелких пещер. Таких животных объединяют под названием мезофауна. К этой группе относятся в основном членистоногие: клещи, первичнобескрылые насекомые (коллемболы, двухвостки), мелкие виды крылатых насекомых, мелкие многоножки. У них нет приспособления к рытью. Они ползают по стенкам почвенных полостей при помощи конечностей или червеобразно извиваясь. Периоды затопления почвы водой представители мезофауны переживают в пузырьках воздуха.

Более крупных почвенных животных, с размерами от 2 до 20 мм, называют представителями макрофауны. Это личинки насекомых, многоножки, дождевые черви. Для них почва – плотная среда, оказывающая механическое сопротивление при движении. Эти животные передвигаются в почве, либо расширяя естественные щели путём раздвигания почвенных частиц, либо роя новые ходы. Раздвигая частицы почвы за счёт давления стенок тела, передвигаются дождевые черви, личинки комаров-долгоножек. Многоножки (костянки и геофилы) имеют тело с малым поперечным сечением, способным изгибаться в извилистых ходах.

Газообмен животных этой экологической группы происходит при помощи специализированных органов дыхания, но возможен газообмен и через покровы. Встречается и исключительно кожное дыхание, например у дождевых червей.

Мегафауна почв – это крупные землерои, в основном из числа млекопитающих. Многие виды проводят в почве всю жизнь (слепыши, кроты, цокоры). У них недоразвиты глаза, компактное, вальковатое тело с короткой шеей, короткий густой мех, сильные копательные конечности с крепкими когтями. К мегафауне почвы можно отнести и крупных олигохет обитающих в тропиках и южном полушарии. Самый крупный австралийский червь достигает в длину 2,5 и даже 3 м.

Кроме постоянных обитателей почвы, среди крупных животных можно выделить большую экологическую группу обитателей нор (суслики, хомяки, тушканчики, кролики, барсуки). Эти животные только кормятся на поверхности. Норники обладают чертами строения, характерными для наземных животных, но имеют приспособления, связанные с роющим образом жизни (сильная мускулатура передних конечностей, укороченная шея, небольшие ушные раковины).

По степени связи с почвой как средой обитания животных объединяют в три экологические группы: геобионты, геофилы и геоксены.

Геобионты – животные, постоянно обитающие в почве (дождевые черви, первичнобескрылые насекомые).

Геофилы – животные, часть цикла развития которых (одна из фаз) обязательно проходит в почве (большинство насекомых: саранчовые, личинки жуков).

Геоксены – животные, которые посещают почву для временного укрытия (тараканы, жуки, грызуны).

Почва, по ряду экологических особенностей является средой промежуточной между водной и наземной. С водной средой почву сближают её температурный режим, пониженное содержание кислорода в почвенном воздухе, насыщенность его водяными парами, присутствие солей и органических веществ в почвенных растворах, возможность двигаться в трёх измерениях.

С воздушной средой сближают наличие почвенного воздуха, угроза иссушения в верхних горизонтах, довольно резкие изменения температурного режима поверхностных слоёв.

Промежуточные экологические свойства почвы как среды обитания животных позволяют предполагать, что почва играла особую роль в эволюции животного мира. Для многих групп, в частности членистоногих, почва послужила средой, через которую водные обитатели смогли перейти к наземному образу жизни и завоевать сушу (акад. М.С.Гиляров).

#### Живые организмы как среда обитания.

Использование одними живыми организмами других в качестве среды обитания – широко распространённое в природе явление. Даже прокариотические организмы (бактерии и сине-зелёные водоросли) имеют сожителей. Практически нет ни одного вида многоклеточных организмов, не имеющих внутренних обитателей. Чем выше организация хозяев, тем больше степень дифференцированности их тканей и органов, тем более разнообразные условия они могут предоставить сожителям. Паразитов больше всего среди микроорганизмов и относительно примитивных многоклеточных, а подверженность паразитизму наиболее развита у позвоночных и цветковых растений.

Паразиты обитают в специфических условиях внутренней среды организма хозяина. Это даёт им ряд экологических преимуществ:

1) Обильное снабжение пищей за счёт содержимого клеток, соков и тканей тела хозяина или содержимого его кишечника. Неограниченные пищевые ресурсы служат для паразитов условием высокого потенциала их размножения.

2) Вторым важным экологическим преимуществом для обитателей живых организмов является их защищённость от непосредственного воздействия факторов внешней среды.

Защищённость от внешних врагов, обилие пищи, стабильность условий делают ненужной сложную дифференцировку тела, и поэтому внутренние паразиты характеризуются вторичным упрощением строения, вплоть до потери целых систем органов.

Если у эндопаразитов в процессе жизненного цикла наблюдается выход во внешнюю среду, у них развиваются различные защитные приспособления (яйца гельминтов, цисты кишечных амёб).

Основные экологические трудности, с которыми сталкиваются внутренние сожители живых организмов:

- Ограниченность жизненного пространства для тканевых и особенно внутриклеточных обитателей;
- Сложности снабжения кислородом;
- Трудность распространения от одной особи хозяев к другим;
- Защитные реакции организма хозяина против паразитов.

Среда обитания паразитов ограничена как во времени (жизнью хозяина), так и в пространстве. Поэтому основные адаптации направлены на возможность распространения в этой среде, передачи от одного хозяина к другому. Главнейшие приспособления к этому – повышенная способность к размножению, выработка сложных жизненных циклов, использование переносчиков и промежуточных хозяев.



Иногда паразиты сами становятся средой обитания других видов – возникает явление гиперпаразитизма. Например, многоядерные опалины, живущие в амфибиях, сами бывают заражены амёбами. Много сверхпаразитов в классе насекомых.

Много паразитов обитает не внутри, а на поверхности тела хозяина (эктопаразиты). Хозяин в этом случае выступает лишь как часть внешней среды паразита, снабжая его пищей, предоставляя убежище и создавая микроклимат. Связь эктопаразита с хозяином может быть постоянной или временной. Одна из основных жизненно важных задач эктопаразитов – удержаться на теле хозяина. Поэтому у них выработались многочисленные органы прикрепления – присоски, крючки, коготки.

Таким образом, паразиты, как и свободноживущие виды, обладают сложной системой приспособлений к своей среде обитания.

#### Особенности наземно-воздушной среды.

Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые оказались возможными лишь при достаточно высоком уровне организации растений и животных.

Наземная жизнь приурочена к верхнему слою суши и прилегающей к нему атмосфере. Воздух содержит кислород, необходимый для дыхания и двуокись углерода, необходимую для фотосинтеза, а почва служит источником воды и минеральных веществ. Из-за низкой плотности воздуха обитатели воздушной среды должны обладать собственной опорной системой, поддерживающей тело: растения – механическими тканями, животные – скелетом.

Жизнь во взвешенном состоянии в воздухе невозможна, поэтому все обитатели воздушной среды тесно связаны с поверхностью земли, которая служит им для прикрепления и опоры.

Малая плотность воздуха обуславливает низкую сопротивляемость передвижению, поэтому многие наземные животные в процессе эволюции приобрели способность к полёту. К активному полёту способны 75% видов всех наземных животных, преимущественно насекомые и птицы. Летают наземные животные в основном с помощью мускульных усилий, но некоторые могут планировать за счёт воздушных течений.

Благодаря передвижениям воздушных масс возможен пассивный полёт ряда организмов. У многих видов развита анемохория – расселение с помощью воздушных потоков. Анемохория характерна для спор, семян и плодов растений, цист простейших, мелких насекомых и пауков. Переносимые потоками воздуха организмы получили название аэропланктона.

Кроме физических свойств воздушной среды, для существования наземных организмов очень важны её химические особенности. Высокое содержание кислорода (21%) способствовало повышению обмена веществ у наземных организмов по сравнению с первичноводными. Именно в наземной обстановке, на базе высокой эффективности окислительных процессов в организме, возникла гомойотермия животных.

## ЛЕКЦИЯ 8. БИОРИТМЫ

Жизнь организмов протекает в условиях весьма изменчивой и непостоянной, динамичной внешней среды. Эти колебания среды существовали до возникновения жизни и с первого дня сопровождали её развитие. Естественно, что у всех организмов возникли к ним приспособления, выражающиеся в чередовании биологических явлений, протекающих периодически и приуроченных к наиболее благоприятной для их осуществления обстановке.

В разное время неодинакова интенсивность действующих на живые организмы факторов, иногда с течением времени изменяется и их состав. В одних случаях изменения условий закономерно распределены во времени и носят регулярный характер; это периодические (или циклические, ритмические) явления, связанные с вращением Земли, обращением её вокруг солнца и др. Таковы чередования света и темноты, пониженных и повышенных температур в

суточном цикле; приливно-отливные циклы на побережьях морей и океанов; смена сезонов года и соответствующих им режимов экологических факторов в годичном цикле. Известны и изменения среды с более продолжительным периодом, например многолетние периодические колебания климатических факторов, обусловленные циклическим изменением активности Солнца.

В других случаях изменения среды имеют характер аритмических (нерегулярных, случайных). Самым обычным примером их могут служить непродолжительные колебания погоды или изменение освещённости при прохождении облаков. Сочетание регулярных и случайных изменений среды создаёт тот динамичный экологический фон, который вызывает необходимость определённой организации жизни организмов не только в пространстве, но и во времени.

Иногда ритмические изменения целиком определяются соответствующими изменениями в среде – это экзогенные ритмы. В принципе они мало отличаются от случайных экзогенных изменений, таких, например, как закрывание устьиц при усилении ветра. При устранении колебаний среды, т.е. при помещении растений в постоянные условия, такие ритмы сразу же исчезают. В других случаях ритмические проявления жизнедеятельности сохраняются некоторое время, и после перенесения организма в постоянные условия. Такие ритмы называют эндогенными. Они были обнаружены более 200 лет назад. В настоящее время проявление эндогенных ритмов (или «биологических часов») установлено на большом числе примеров у растений, животных, человека и микроорганизмов. Изучением эндогенных ритмов занимается область биологии, названная биоритмологией (или биохронометрией), которая исследует физиологические механизмы «биологических часов», их происхождение и приспособительное значение.

Учёные заметили, что изменения в жизнедеятельности организмов совпадают по периоду с внешними, геофизическими циклами. Это так называемые адаптивные биологические ритмы – *суточные, лунные, приливно-отливные, годичные*.

Благодаря им самые важные биологические функции организма, такие, как питание, рост, размножение, совпадают с наиболее благоприятным для этого времени суток или года.

Адаптивные биологические ритмы возникли как приспособление физиологии живых существ к регулярным экологическим изменениям во внешней среде.

#### **Суточные (циркадные) ритмы.**

Ритмы, период которых равен или близок к 24 часам, называют циркадными. Суточные, или циркадные ритмы обнаружены в самых различных проявлениях жизнедеятельности у разных организмов. У некоторых растений в определённое время происходит открывание и закрывание цветков, поднятие и опускание листьев, интенсивность дыхания, интенсивность фотосинтеза и др. процессы. Экологический эффект эндогенных суточных ритмов в жизни растений проявляется в закономерности раскрывания и закрывания цветков, заключающейся в определённой приспособленности к суточной активности определённых групп опылителей.

Циркадные ритмы представляют собой ритмичное чередование периодов покоя и деятельности у животных. Различают ночных, дневных, сумеречных и круглосуточно активных животных. Для всех характерно чередование времени покоя и деятельности, но у одних то и другое занимает значительные отрезки времени, иногда целиком ту или другую часть суток (ночные и дневные животные), тогда как у круглосуточно активных видов краткие периоды активной деятельности сменяются столь же кратковременными периодами покоя во все части суток. Хорошо выражена дневная активность у домашних кур, большинства воробьиных птиц, сусликов, муравьёв, стрекоз. Ночью активны совы, кабаны, лисы, летучие мыши. *Полифазный* ритм активности имеют землеройки, горностаи, ондатры, лягушки.

Циркадные ритмы поддерживаются внутренним малоизученным механизмом, именуемым «биологическими часами». В «настройке» этих часов принимают участие различные экологические факторы, и, в частности, температура и свет. Когда животные подвергаются постоянному действию света или всё время пребывают в темноте, циркадные ритмы

сохраняются в течение нескольких суток. Например, летучие мыши покидают свои убежища в сумерки и сохраняют ритм своей активности даже в том случае, если их держат в лаборатории в условиях полной темноты или при световом режиме, отличном от ритма смены дня и ночи.

У многих видов продолжительность суточной активности изменяется по временам года. С этой точки зрения на протяжении года изучалось поведение галки на 49°35' с.ш. Установлено, что летом галки садятся на ночлег раньше, чем заходит солнце, а дневную активность возобновляет позже, чем зимой. Благодаря такой адаптации влияние сезонных изменений продолжительности дня на продолжительность её активности уменьшается.

При изучении ритма активности большой синицы установлено, что этот вид стремится компенсировать сезонные и широтные изменения продолжительности дня тем, что на 68° с.ш. начинает летом свой ночной отдых почти в то же время, что и на широте 52°, несмотря на различия во времени заката солнца.

Хорошими примерами суточного ритма служат многочисленные планктонные организмы, которые ночью держатся на поверхности, а днём в силу своей чувствительности к свету перемещаются в глубинные слои воды. В некоторых случаях эти вертикальные перемещения могут превышать 100 метров.

Некоторые виды планктонных рачков мигрируют на глубину до 600 метров.

Многие рыбы, совершая суточные миграции на 400 м, дважды в сутки подвергают себя изменениям давления в пределах 40 атм.

Суточные миграции наземных животных бывают как вертикальными, так и горизонтальными. Они связаны со сменой мест добывания корма и отдыха и регулируются преимущественно светом, температурой, влажностью и другими факторами.

У горных козлов весной и осенью преобладают суточные горизонтальные кочёвки, а летом – вертикальные, что объясняется высокими дневными температурами летом, заставляющими зверей в поисках прохлады уходить с пастбищ вверх.

У наземных беспозвоночных нет ни одной группы вполне осёдлой, т.е. такой, центр населённости которой не испытывал бы суточных смещений. Все они совершают передвижения разных масштабов, в различные часы суток, перемещаясь в те или иные слои почвы или в разные ярусы растительных сообществ, меняя места кормёжки и отдыха. Миграции иногда оказываются совсем небольшими. Так, в средней полосе панцирные (орибатидные) клещи, мигрируют с вечера из подстилки на травяной покров на высоту 2-3 см и возвращаются на поверхность почвы в начале дня, когда поднимается температура и падает влажность воздуха.

Активность пустынных мокриц или жуков-чернотелок сдвигается на разное время суток в зависимости от температуры и влажности на поверхности почвы. Они выходят из норок либо рано утром и вечером (двухфазный цикл), либо только ночью (однофазный), либо в течение всего дня.

В начале XX в. было установлено, что пчёлы в результате дрессировки способны прилетать за кормом в определённое время суток. Стало ясно, что у пчёл имеется «чувство времени», которое они используют при посещении цветков, выделяющих нектар в определённое время суток.

Отличить эндогенные суточные ритмы от экзогенных, т.е. навязываемых внешней средой, можно в эксперименте. У многих видов при полном постоянстве внешних условий (температуры, освещённости, влажности и т.п.) продолжают длительное время сохраняться циклы, близкие по периоду к суточному.

Например, белки-летяги, для которых характерна сумеречная активность, просыпаются вечером синхронно, в строго определённый час. В эксперименте, находясь в полной темноте, они сохраняют околосуточный ритм. Однако одни особи начинают свой «день» на несколько минут раньше; другие – на несколько минут позже обычного суточного цикла. Через несколько суток эксперимента все летяги просыпаются и начинают двигаться в совершенно разное время, хотя каждая сохраняет постоянство своего цикла. При восстановлении смены

дня и ночи сон и бодрствование зверьков вновь синхронизируются. Таким образом, внешний суточный цикл регулирует продолжительность врождённых циркадных ритмов, согласуя их с изменением среды.

Аналогичные эксперименты проводились и у человека. Добровольцы жили в пещерах по несколько суток. Обнаружилось, что в отклонениях от суточного цикла у человека большую роль играют типологические особенности нервной системы.

Перестройка циркадного ритма возможна, но происходит она не сразу, а захватывает несколько циклов и сопровождается нарушениями в физиологическом состоянии организма. Например, у людей, совершающих перелёты на значительные расстояния в широтном направлении, наступает десинхронизация их физиологического ритма с местным астрономическим временем. При этом чувствуется повышенная усталость, недомогание, желание спать днём и бодрствовать ночью. Адаптивный период может продолжаться несколько дней.

Некоторые животные способны использовать ориентацию во времени для ориентации в пространстве. Например, птицы во время перелётов постоянно корректируют направление по отношению к Солнцу (звёздному небу), учитывая время суток.

### **Лунные ритмы.**

Лунные ритмы хорошо известны у очень многих морских животных. По мнению некоторых учёных, они могут существовать также у пресноводных и наземных видов.

У людей отмечают факты проявления лунатизма, связанные с проявлением неадекватного поведения в полнолуние.

Существование лунного ритма обнаружено у некоторых видов паразитических инфузорий, живущих на жабрах пресноводных моллюсков. Конъюгирующих особей чаще всего встречают перед новолунием.

К определённым фазам Луны приурочено роение комаров-хиროномид и подёнок.

Лунные ритмы хорошо изучены у полихет. На островах Полинезии полихета палоло появляется на поверхности в первой четверти лунных месяцев в октябре и ноябре в таком количестве, что морскую воду можно сравнить с супом из вермишели. Местные жители вылавливают её в огромных количествах. На побережье Франции другой вид полихет, обитающий в приливно-отливной зоне выше зоны водорослей фукуса, выходит размножаться после прилива на 2-й, 3-й и 4-й дни после первой четверти мая. Что касается особей, живущих на границе отлива, то они размножаются ночью в мае и в июне в промежутке между полнолунием и первой четвертью, с максимумом в момент новолуния.

На песчаных пляжах Калифорнии рыба Атерина мечет икру через 3-4 дня после апрельских и июньских приливов. Эту маленькую рыбку, живущую обычно в открытом море, во время наиболее сильных ночных приливов волны выбрасывают на берег, и, когда море отступает, она зарывается в морской песок, где самки откладывают икру, а самцы её оплодотворяют. Со следующим приливом они возвращаются в море. Ввиду того, что икра откладывается в период отлива после наиболее высоких приливов, вода не доходит до неё в течение двух недель, и она может развиваться в морском песке без всяких перемещений. При следующем высоком приливе из икринок выходят мальки, и волны, омывающие песок, увлекают их за собой. Причины столь замечательного синхронного размножения и развития данного вида с приливами и отливами, а также лунными фазами ещё не выяснены.

### **Годичные ритмы.**

Годичные ритмы в большинстве источников именуется сезонными ритмами или циклами.

Сезонные циклы представляют приспособление к сезонным изменениям основных условий существования (питания, теплообмена, водного и газового обмена и др.); в основе этих изменений лежит климатическая сезонность. Климатическая сезонность слабо выражена в тропиках, где колебания среднемесячных температур за год (1 - 6\*С) меньше даже обычной суточной амплитуды. В умеренных и высоких, особенно арктических широтах, световые, тепловые и иные условия в разные сезоны резко различны. Соответственно различается и сезонная динамика запасов растительных и животных кормов.

Во внетропических районах летнее обилие кормов сменяется их бедностью или недоступностью. Травянистые растения здесь заканчивают вегетацию и отмирают, лиственные деревья сбрасывают листву. Большинство плодов и семян опадает, только немногие поздно созревающие остаются на зиму, а в коре и подземных частях растений накапливаются резервные вещества. Многие животные, прекратив размножение, отмирают, откочёвывают или впадают в оцепенение (в спячку). Небольшое количество пришельцев из высоких широт далеко не компенсирует убыли. В снежных зонах даже имеющийся зимой корм в значительной доле становится недоступным под снежным покровом.

Сезонные биологические циклы являются сезонной сменой питания одними кормами – поеданием других, времени активного состояния – спячкой, времени размножения – периодом полового покоя, осёдлого образа жизни – миграциями и т.п. В основе циклов лежат сложные физиологические механизмы, с помощью которых животное встречает наступающие сезонные изменения погоды и других условий существования уже подготовленным к ним. Такое предварительное приспособление основано на сложных рефлекторных зависимостях; подготовка необходимых изменений метаболизма обеспечивается воздействием специальных раздражителей, которыми могут служить любые внешние явления (изменение светового режима, температуры, влажности, выпадение осадков, появление или исчезновение какого-либо корма). Эти сложные формы зависимости организма от среды могли возникнуть лишь в результате длительного естественного отбора.

В высоких широтах, где зимой появляется снежный покров, большинство наземных беспозвоночных и пойкилотермные позвоночные на холодное время года впадают в оцепенение, отказываясь от питания; некоторые рыбы сокращают его до минимума.

Особой формой приспособления к сезонным изменениям условий существования служит спячка животных. Метаболизм животных перестраивается, активность, температура тела снижаются обычно ещё до наступления неблагоприятного сезона. Подготовительные изменения в организме происходят под влиянием внешних раздражителей (изменение светового режима и др.).

Различают зимнюю спячку и летнюю.

## ЛЕКЦИЯ 9. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ОРГАНИЗМОВ

Морфологический тип приспособления растения или животного к основным факторам местообитания и определённому образу жизни называют жизненной формой организма.

Лишь причины методического характера побуждают экологов изучать и рассматривать влияние на растения отдельно взятых экологических факторов, а соответственно и выделять экологические типы растений по отношению к одному фактору (например, по отношению к влажности — гигрофиты, мезофиты, ксерофиты; по отношению к засолённости почвы — гликофиты, галофиты и т. д.). В действительности среда влияет на организмы как нераздельное целое, и адаптации вырабатываются у них ко всему комплексу факторов. Потребность типизировать растения по сходству их приспособлений к среде привела к возникновению понятия об основных группах растений, имеющих сходный облик в результате сходства путей приспособления. На первых порах такие группы выделяли по чисто внешним признакам. Так, в трудах древнегреческого естествоиспытателя и философа, «отца ботаники» Теофраста, все растения подразделяются на деревья, кустарники, полукустарники и травы. По мере расширения географического кругозора ботаников и накопления экологической информации о растениях все яснее оформлялась идея о сходных типах приспособления растений в сходных условиях. В 1806 г. известный ботаник, основоположник ботанической географии А. Гумбольдт, изучивший растительный мир разных континентов, предложил выделить 9 «основных форм» растений. Вот некоторые из них:

- |                                 |                            |
|---------------------------------|----------------------------|
| 1. Форма пальм                  | 5. Форма лиан              |
| 2. Форма бананов                | 6. Форма лавровых деревьев |
| 3. Форма хвойных деревьев       | 7. Форма злаковидная       |
| 4. Форма кактусовидных растений | 8. Форма мхов              |
|                                 | 9. Форма орхидей           |

Принцип выделения этих групп в основном физиономический: хотя они и названы по имени определенных таксонов, но далеко не всегда совпадают с ними (так, «форма лавровых деревьев» кроме лавра включает олеандры, магнолии и прочие жестколистные породы; «форма злаковидная» — злаки, осоки, ситники). Вместе с тем некоторые группы имеют определенное экологическое и географическое содержание: например, «форма хвойных деревьев» подразумевает приспособление к климату с холодной зимой, «форма кактусовидных растений» — к летней сухости, «форма лиан» — светолюбие, отсутствие собственной опоры, «форма орхидей» — эпифитный образ жизни и т. д.

Таким образом, «основные формы» растений А. Гумбольдта отражали первую попытку выделить основные типы растений со сходным приспособлением ко всему комплексу факторов среды. В последующие годы число этих «форм» было одними авторами увеличено (до 54 Х. Гризебахом в 1872 г.), другими — уменьшено (до 11 А. Кернером в 1863 г.). Принцип их выделения оставался неопределенным, использовались и особенности роста, и морфология листовой пластинки, и принадлежность к определенной таксономической группе. Само разделение на группы скорее выражало идею о разнообразии растительного мира вообще, чем о путях приспособления к среде. Только с оформлением основных понятий экологии растений «основным формам» растений стали придавать экологическое содержание.

Один из основоположников экологии растений Е. Варминг ввел понятие о «жизненной форме» как совокупности приспособительных признаков. По его определению, это форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни. Современное определение этого понятия, более краткое и общее, имеется у А. П. Шенникова (1964). «Виды растений, сходные по форме и приспособлению к среде, объединяют в одну жизненную форму». Та же мысль по-иному выражена В. В. Алехиным (1944): «Жизненная форма — это результат длительного приспособления растений к местным условиям существования, выраженный в его внешнем облике».

Поскольку необходим какой-то критерий этого сходства, нужно выбрать определенные признаки, в наибольшей степени отражающие приспособление растений к среде. Очевидно, для этого непригодны так называемые «конституционные», или «организационные», признаки, закрепленные в генотипе и не подвергающиеся быстрому изменению под влиянием среды (характер листорасположения, число лепестков и других частей околоцветника и т. п.), поскольку они не изменяются под влиянием условий. Сравнительно мало экологической информации дают и такие признаки, которые унаследованы от предковых форм и отражают приспособление к прошлым, уже изменившимся условиям (например, вечнозеленость у некоторых травянистых и кустарничковых видов еловых лесов). Для определения жизненных форм наиболее применимы так называемые «приспособительные» признаки, пластичные и быстро реагирующие на изменение среды (форма роста, ритм сезонного развития, степень защищенности от неблагоприятных условий наиболее уязвимых частей, способность к вегетативному размножению и т. д.). Часто такие признаки бывают конвергентными, т. е. развиваются в сходной экологической среде у систематически отдаленных групп. Вот почему жизненные формы не совпадают с систематическими единицами (видами, родами, семействами). Но в экологии растений они являются своего рода единицами классификации. Подобно тому как в систематике принадлежность растений к одной и той же таксономической единице означает общий путь происхождения, в экологии отнесение к одной жизненной форме означает одинаковый путь приспособления растений к

среде. В этом смысле некоторые авторы называют жизненные формы таксономическими единицами в экологии растений.

Систем жизненных форм предложено много, причем разные авторы используют для классификации различные признаки.

#### СИСТЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАУНКИЕРА

В качестве примера классификации жизненных форм рассмотрим систему датского ботаника Раункиера, давно и прочно вошедшую в обиход экологических и фитоценологических исследований. В основу ее положена идея о том, что сходные типы приспособлений растений к среде — это прежде всего сходные способы перенесения наиболее трудных условий (действительно, благоприятные условия в целом благоприятны для всех растений, если исключить случаи резкого сдвига экологических оптимумов в особых условиях, и не требуют особых приспособлений; адаптивные же изменения связаны в основном с преодолением условий, лежащих за пределами оптимальных). В областях с сезонной периодичностью климата такие трудные для растений условия наступают главным образом в осенне-зимний сезон, а в аридных областях — еще и в период летних засух. Значит, основное сходство приспособлений растений к среде должно заключаться в сходстве способов перенесения неблагоприятного периода года.

В качестве признака, выражающего приспособленность к перенесению неблагоприятного сезона, Раункиер использовал способ перезимовки почек возобновления, т. е. их положение в пространстве (относительно поверхности земли) и способ защиты. Этот признак, на первый взгляд как будто частный, имеет глубокий биологический смысл (именно защита меристем, предназначенных для продолжения роста, обеспечивает непрерывное существование особи в условиях резко переменной среды) и широкое экологическое содержание, так как речь идет о приспособлении не к одному какому-либо фактору, а ко всему комплексу факторов среды. Вот почему выбранный Раункиером признак оказался коррелятивно связанным с целым рядом других, в том числе и чисто физиономических.

Основные жизненные формы в системе Раункиера следующие:

**Фанерофиты.** Эта группа объединяет растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей. Сюда принадлежат главным образом деревья и кустарники. Раункиер весьма дробно подразделил эту группу, выделив 15 подтипов по признакам размеров (мега-, мезо-, микро- и нанофанеро-фиты), длительности жизни листьев (вечнозеленые и с опадающими листьями) и степени защищенности почек возобновления. Отдельно выделен подтип стеблесуккулентных фанерофитов (древесные кактусы, молочаи и др.). В группу фанерофитов отнесены также растения совсем иной морфологии и биологии, но подходящие под определение фанерофитов по пространственному положению почек возобновления (эпифиты, растущие на деревьях и кустарниках).

Удаленное от поверхности земли положение почек означает возможность их открытой перезимовки, без защиты снегом или иным покровом, предохраняющим от вымерзания. Действительно, фанерофиты — растения в основном мягкого климата, они наиболее обильны и разнообразны в тропических областях. Преобладание их в столь благоприятных условиях связано еще и с тем, что дерево — сравнительно неэкономная структура с точки зрения продуктивности фотосинтеза, поскольку оно имеет небольшую долю фотосинтезирующих тканей при большой массе механических и проводящих. Правда, эта жизненная форма достаточно представлена и в более суровых условиях (хвойные леса), но здесь ее видовое разнообразие весьма ограничено.

Жизненная форма фанерофитов (особенно крупных размеров) в гораздо большей степени, чем другие формы, обеспечивает средообразующую роль растений и господствующее положение видов в растительном сообществе.

**Хамефиты** — невысокие растения с почками возобновления на зимующих побегах, расположенных вблизи поверхности земли, реже — на поверхности). Положение почек на высоте не более 20—30 см над поверхностью почвы означает их зимовку под защитой снежного покрова (а в более теплых областях — частичное укрытие отмершими частями

растений). Среди хамефитов есть кустарнички с вечнозелеными (брусника, вороника, линнея) или опадающими (черника, голубика) листьями, а также полукустарнички, у которых в неблагоприятный период отмирают не только листья, но и части побегов; особенно много таких видов в средиземноморском климате, где отмирание части побегов происходит в засушливый период. К группе хамефитов относятся и некоторые травянистые растения, сохраняющие на зиму лежащие или приподнимающиеся побеги с почками на их концах и в пазухах отмерших листьев (например, звездчатка ланцетовидная — *Stellaria holostea*, барвинок — *Vinca minor* и др.). Хамефитами являются также растения-подушки, об эколого-морфологическом своеобразии которых уже было сказано выше (см. с. 86). Здесь лишь напомним, что для них характерны крайне ограниченный рост побегов в сочетании с усиленным ветвлением, приводящий к чрезвычайно плотному строению, и очень большая продолжительность жизни.

**Гемикриптофиты** — травянистые многолетники, у которых надземные органы (или их большая часть) в конце вегетации отмирают, а почки возобновления находятся на уровне почвы и защищены собственными отмершими листьями, лиственной подстилкой и снегом. Морфологически эта группа довольно разнообразна: у одних видов имеются несколько удаленные от основания воздушные побеги с почками, зимующие при благоприятных условиях, а также надземные или подземные столоны (группа протогемикриптофитов, по Раункиеру; например, крапива, чистец лесной — *Stachys sylvatica*, котовик — *Nepeta* и др.). У других листья (или большинство их) собраны в виде розетки у основания побега (одуванчик, росьянка, примула). Первая группа довольно пластична и хорошо приспособлена к изменчивым метеорологическим условиям, как это видно по наблюдениям за перезимовкой растений в степях: в суровые зимы они сохраняют только почки, при мягкой зиме — еще и расположенные на разной высоте побеги с листьями. Розеточные гемикриптофиты, напротив, более консервативны, сохраняя на уровне почвы лишь одну-две почки. Обычно они зимуют под снежным покровом и хорошо выдерживают суровые зимы.

Гемикриптофиты распространены весьма широко, составляя значительную часть травянистых видов в луговых, степных, лесных растительных сообществах внетропических областей.

**Криптофиты.** Группа объединяет растения, у которых почки возобновления располагаются под землей (у геофитов) или на дне водоемов (у гидрофитов). Геофиты — травянистые многолетники, имеющие зимующие почки на подземных органах. Соответственно характеру подземных органов различают луковичные геофиты (тюльпаны, луки, пролески, гусиный лук и др.), клубневые (цикламен, хохлатка, чистяк, картофель, топинамбур и др.), корневищные (ландыш, кипрей, купена — *Polygonatum*, пырей ползучий — *Agropyron repens*), корневые (бодяк полевой — *Cirsium arvense*, вьюнок полевой — *Convolvulus arvensis*). Углубление в почву наиболее уязвимых частей растения — меристем, обеспечивающих продолжение развития, служит весьма эффективной защитой как от холодного, так и от засушливого периода. Этим объясняется широкое распространение геофитов в различных климатических условиях. Сюда относятся, в частности, многие лесные травянистые виды, а также весенние эфемероиды степей, пустынь, лиственных лесов (многолетники с коротким циклом вегетации и длительным летним покоем).

Отличительная адаптивная черта геофитов — запасание значительных количеств питательных веществ в подземных органах, что дает возможность быстро возобновить развитие весной, а для эфемероидов — возможность стремительного роста и начала цветения в очень ранние сроки, когда температурные условия для фотосинтеза еще мало благоприятны. Эта физиологическая адаптация, обеспечивающая занятие влажной весенней экологической ниши, так же важна для геофитов в засушливых районах, как и подземное положение почки возобновления.



Интересно отметить, каким путем у растений, первоначально прорастающих из семян близ поверхности почвы, через несколько лет почка возобновления оказывается на довольно значительной глубине. У многих геофитов развиваются специальные утолщенные контрактильные корни, которые, высыхая, сокращаются в поперечном направлении и постепенно, год за годом, втягивают луковицу или клубень в почву.

Гидрофиты — водные растения с плавающими или погруженными листьями, отмирающими на зиму; почки возобновления зимуют на дне водоема, на многолетних корневищах (кувшинки, кубышки) или в виде турионов, опускающихся на дно осенью и всплывающих к весне (водокрас, ряски, рдесты и др.). Благодаря постоянству зимних температур в придонном слое воды почки гидрофитов зимуют в еще более защищенных условиях, чем почки геофитов.

Терофиты. К этой группе относят монокарпические растения, переживающие неблагоприятный период (холодную зиму или засушливое лето) в виде семян или спор. Важнейшая адаптивная черта этой жизненной формы — способность быстро (часто в очень сжатые сроки — несколько недель) проходить годичный цикл развития от семени до семени, используя благоприятные сезонные экологические ниши, иногда весьма кратковременные. Во многих отношениях семена (споры) представляют наиболее надежный способ переживания неблагоприятного сезона, поскольку они снабжены защитой как морфологической (плотные наружные покровы), так и физиологической (состояние покоя, исключая возможность несвоевременного прорастания даже при случайном кратковременном возврате благоприятных условий). Но однолетний цикл развития имеет и свои недостатки: ограниченную продуктивность, а потому и невозможность для растения достигнуть больших размеров, заметно воздействовать на среду и быть конкурентноспособным.

Терофиты довольно скромно представлены в областях умеренного и холодного климатов, но весьма разнообразны в аридных зонах. К ним принадлежат, например, степные и пустынные весенние эфемеры, заканчивающие цикл развития до наступления знойного лета. У некоторых степных видов (рогозавник серпорогий — *Cegatocephalus falcatus*, веснянка весенняя — *Erophila verna*, вероника весенняя — *Veronica verna*) вегетация длится всего несколько недель. Столь же непродолжительна жизнь многих пустынных эфемеров. Следует заметить, что в ряде случаев отнесение пустынных терофитов к группе эфемеров довольно условно, поскольку при достаточном количестве тепла и осадков вегетация у них начинается гораздо раньше наступления весны — зимой или даже осенью — и длится, таким образом, несколько (иногда до 8—9) месяцев. Название «эфемеры», традиционно сохраняемое, например, в применении ко многим зимневегетирующим однолетникам среднеазиатских пустынь, означает здесь лишь очень раннее по календарным срокам (в конце весны) окончание вегетации, сдвинутой по отношению к обычным срокам развития растений умеренных широт.

Эфемеры известны не только в аридных, но и в достаточно увлажненных районах, где они встречаются в местообитаниях с очень кратким периодом, благоприятным для вегетации. Так, в нижнем течении Амура на берегах, в течение года неоднократно затопляемых паводками, в межпаводковые периоды развивается своеобразная группа эфемеров (более 100 видов), у которых весь жизненный цикл укладывается в 4—6 недель.

По характеру сезонных циклов группа терофитов довольно неоднородна. Она включает однолетники незимующие, или «яровые» (т. е. дающие всходы весной), зимующие, или «озимые» (всходы осенью), а также монокарпические двулетники. У некоторых видов продолжительность цикла развития меняется в разных условиях. Например, мятлик *Poa annua*, однолетний или двулетний в большинстве районов своего обширного ареала, становится многолетником в высокогорьях Пиренеев, но снова двулетником там же, в долинах. Некоторые арктические растения — ложечная трава (*Cochlearia arctica*), проломник северный (*Androsace septentrionalis*) — в южной части ареала являются двулетниками, а в северной — многолетними монокарпиками. Есть травянистые виды, которые

в зависимости от условий могут быть то многолетними гемикриптофитами, то двулетниками, то однолетниками. Интересна группа терофитов, способных в течение одного вегетационного сезона давать две-три генерации подряд благодаря прорастанию только что созревших семян (без периода покоя). Таковы мокрица — *Stellaria media*, пастушья сумка — *Capsetla bursa pastoris* и др.

Все эти особенности и отклонения ритмики привели некоторых авторов к мысли о том, что терофиты — группа ещё не совсем стабильная. По-видимому, это может быть связано с ее относительной молодостью как жизненной формы. Другое, не менее выразительное свидетельство ее молодости — полное отсутствие терофитов среди голосеменных.

#### **ДРУГИЕ СИСТЕМЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ И ПРИНЦИПЫ ИХ ПОСТРОЕНИЯ**

Система жизненных форм Раункиера не универсальна. Например, в тропиках типизация жизненных форм растений, естественно, должна быть основана на иных признаках, чем в умеренных широтах. В тропических областях отсутствуют сезонные понижения температур, от которых требовалось бы защищать почки возобновления: температура в течение года настолько постоянна, что ее годовые колебания, как правило, не превышают суточных. Однако в отдельных районах тропиков имеются неблагоприятные для растений сезоны (называемые некоторыми авторами «экологической зимой»): например, перерыв вегетации из-за недостатка влаги в сухой и жаркий период; остановка развития при периодическом затоплении лесов в аллювиальных долинах, когда многие деревья теряют листья, и т. д. В связи с этим многие фитогеографы используют систему Раункиера и для тропической растительности, однако вносят в нее разнообразные изменения и дополнения, в основном отражающие особенности морфологии (в том числе величину растений, форму роста, форму кроны, строение листьев и т. д.), а также сезонную периодичность (вечнозеленость или разные типы листопадности). Так, среди деревьев (фанерофитов) тропических лесов различают: деревья с досковидными корнями, деревья с лианоидным стволом, полуэпифитные деревья, пальмы и др. Пример довольно дробного выделения жизненных форм в пределах одной систематической группы представляет деление пальм на одноствольные, дихотомически разветвленные, бесстебельные пальмы — геофиты, лазящие пальмы (ротанги) и др.

В тропических дождевых лесах есть своеобразные жизненные формы, отсутствующие в умеренных широтах, например гигантские травянистые многолетники, которые, по Раункиеру, должны быть отнесены к «травянистым фанерофитам», так как их почки возобновления находятся довольно высоко над землей. Корневища у таких трав служат только функции вегетативного размножения, так как нет необходимости переживать неблагоприятные периоды. Очень велик и своеобразен здесь и набор эпифитных жизненных форм.

В высокогорьях тропических областей Африки описаны жизненные формы, также не укладывающиеся в рамки системы Раункиера, например гигантские розеточные «деревья», у которых практически нет покоящихся почек; крупные бесстебельные розеточные растения и др. Неблагоприятные периоды здесь определяются не столько сезонными, сколько суточными ритмами температур (ночные заморозки), к которым у растений вырабатываются своеобразные адаптации.

Для растительности умеренных областей, в связи с конкретными задачами исследований растительного покрова, были предложены различные системы жизненных форм применительно к отдельным группам растений и типам растительности. В 1915 г. Г. Н. Высокким разработана система для степных сообществ юга России.

Впоследствии она была развита и дополнена Л. И. Казакевичем (1922) и до сих пор широко применяется при анализе растительных сообществ, составленных травянистыми многолетниками. За основу выделения жизненных форм авторы взяли способ вегетативного размножения и расселения растений, в связи с чем большое внимание уделено строению их подземных органов. Исследуя растительность Саратовской области, Л. И. Казакевич на большом материале показал экологическую приуроченность

жизненных форм травянистых многолетников: например, преобладание стержнекорневых растений на меловых обнажениях и в сухих степях, корневищных — в лесах и т.д.

Эта система послужила основанием для более детализированной и усовершенствованной системы жизненных форм степных растений, предложенной в 1955 г. М. С. Шалытом и основанной на таких разнообразных признаках, как продолжительность жизни, форма роста, количество плодоношений, способ вегетативного размножения, строение корневой системы и др. Группа многолетников разделена на монокарпики и поликарпики. Среди трав-поликарпиков различаются длительновегетирующие и коротковегетирующие (весенние, летние и осенние); при дальнейшем подразделении выделяются группы жизненных форм по характеру роста (осевые, дернистые, ползучие) и строению подземных частей.

Следует еще упомянуть о системе жизненных форм луговых растений, предложенной В. Р. Вильямсом (1922). Из ее разделов в ботанический обиход вошло деление злаков по типу кущения (корневищные, рыхлокустовые, плотнокустовые), отражающее не только морфологические черты растений, но и особенности почвенной среды, к которой они приурочены. Так, уменьшение доли корневищных злаков и увеличение плотнокустовых обычно связано с уплотнением почвы и ухудшением ее аэрации.

На эколого-морфологическом принципе построена система И. Г. Серебрякова (1962, 1964), разработанная в основном для древесных и кустарниковых форм. Он определяет жизненную форму как своеобразный общий облик (габитус) группы растений (включая их надземные и подземные органы — подземные побеги и корневые системы). Этот габитус возникает в онтогенезе в результате роста и развития растения в определенных условиях среды. Он выражает приспособленность к наиболее полному использованию всего комплекса условий местообитания, пространственному расселению и закреплению территории.

И. Г. Серебряков особо подчеркивает, что жизненная форма — категория морфологическая. Если приспособления к одному фактору среды у экологических типов — ксерофитов, мезофитов, галофитов и т. д. — не обязательно отражаются на внешнем облике (могут идти по пути внутренних, физиологических адаптации), то приспособленность ко всему комплексу факторов достигается изменением роста (его интенсивности, направления, продолжительности) и развития растений, а также длительности жизни вегетативных органов. Понятно, что в первую очередь это отражается на внешнем облике и особенностях морфологии растения.

Классификация жизненных форм И. Г. Серебрякова подробно разработана для древесных, кустарниковых и кустарничковых растений. В ней выделен ряд подразделений по принципу соподчинения. Более крупные (отделы) делятся на меньшие (типы), которые в свою очередь включают более мелкие подразделения. Отделы и типы выделены по характеру структуры и длительности жизни надземных скелетных осей; дальнейшая детализация идет по признакам формы роста, строения надземных и подземных органов, вегетативного размножения и т. д. Так, отдел «Древесные растения» включает виды, которые имеют возвышающиеся над уровнем почвы многолетние скелетные оси, в большей или меньшей степени одревесневшие: тип «деревья» с многолетним (десяtkи и сотни лет) стволом высотой от 3—5 до 150 м; тип «кустарники», имеющие несколько (или много) надземных скелетных осей с длительностью жизни 10—20 лет и высотой от 1 до 5—6 м; тип «кустарнички», у которого имеется значительное количество ветвящихся скелетных осей, связанных друг с другом надземно или подземно и последовательно сменяющихся в течение онтогенеза; длительность их жизни не превышает 5—10 лет, а высота — от 5 до 50—60 см. Дальнейшее подразделение можно проиллюстрировать на примере деревьев. Столь же подробно разработана классификация жизненных форм и в других крупных разделах системы Серебрякова.

Некоторые авторы в понятие приспособленности жизненных форм к среде включают и позицию растения в растительном сообществе: так, по определению Б. А. Тихомирова (1963), под жизненной формой в широком смысле следует понимать форму уживаемости

растений, их сосуществования со своими соседями и окружающей средой. Г. М. Зозулиным (1959) разработана система жизненных форм на основе сходства приспособлений для удержания растительной особью площади питания и распространения по ней.

Кроме систем жизненных форм общего значения известны и более локальные, разработанные применительно к определенному региону или типу растительности. В этих случаях они обычно отличаются большой подробностью и используют весьма тонкие детали строения и образа жизни растений. Так, в еловых лесах таежной зоны РФ В. Н. Сукачев (1928), учитывая внешний облик, способ питания, листопадность или вечнозеленость, теневыносливость и другие признаки, различает следующие группы жизненных форм: теневыносливые микотрофные хвойные (ель, пихта); длинно-корневищные микотрофные травянистые растения теневого типа; длиннокорневищные травянистые микотрофы с листьями брусничного типа; злаковидные зимнезеленые растения теневого типа; теневые травы с клейстогамными цветками; вечнозеленые игло-листные микотрофные травы; зимнезеленые микотрофные кустарнички; летнезеленые кустарнички; полусапрофиты; сапрофиты; полупаразиты.

Нельзя не заметить, что почти во всех этих системах (а также во многих других, не упоминаемых здесь) в качестве критерия приспособленности растения к среде в первую очередь рассматриваются признаки структуры (почему иногда и само понятие жизненной формы определяют как «структурный тип растений»). Между тем приспособление растения к среде идет не только путем выработки соответствующих особенностей структуры, но включает и адаптивные изменения физиологических процессов, химического состава растения, сезонных ритмов развития и т. д. Предпочтение структурным признакам в выделении жизненных форм отдается отчасти из-за сравнительной легкости их наблюдения, отчасти потому, что информации об эколого-физиологических особенностях растений в естественных условиях очень мало.

В последние годы советскими геоботаниками (Е. М. Лавренко, В. М. Свешниковой) предложено понятие об «экобиоморфах» — типах растений, установленных не только по структурным особенностям, но и по тем эколого-физиологическим свойствам, которые показывают отношение растений к ведущим факторам среды. Для того чтобы установить и охарактеризовать эти типы, требуется всестороннее изучение жизни растений как в естественных условиях, так и в искусственно созданных (питомники, камеры искусственного климата). Программа исследований экобиоморф, предложенная авторами, включает характеристику развития растения в онтогенезе (рост, динамика побегообразования и т. д.), анатомии листа и корня, опыления, образования и распространения семян; сезонной и суточной динамики фотосинтеза, дыхания, основных показателей водного режима, минерального питания; устойчивости к экстремальным факторам; наконец, характеристику изменчивости эколого-физиологических свойств у растений из разных частей ареала вида. Должны быть также исследованы консортивные связи растений в сообществе с другими растениями и животными. Ясно, что столь обширная и трудоемкая программа под силу лишь большому и хорошо организованному коллективу, состоящему из специалистов разных профилей. Поэтому в качестве объектов исследований следует, по предложению авторов, выбирать лишь немногие наиболее важные виды — эдификаторы — зональных типов растительности. Полученная информация дает «синтетическое представление о растении как целостном организме» и возможность охарактеризовать жизненные формы как « типовые адаптационные системы на организменном уровне» (Е. М. Лавренко и В. М. Свешникова, 1966).

Впервые по программе, близкой к предложенной, в конце 60-х — начале 70-х годов Ботаническим и Зоологическим институтами АН СССР было проведено исследование ксерофильных микротермных дерновинных степных злаков (несколько видов ковыля, типчак и др.).

В зарубежной ботанике сходные идеи нашли выражение в понятии ценотипов (Дансро) — групп растений (или животных), имеющих одинаковый габитус, жизненный цикл,

периодичность и сходный обмен веществ. Характеристика ценотипов должна включать: размеры растения и его отдельных частей (форму и строение листьев); фенологию; физиологические показатели; распространение зачатков; а также ряд признаков, по которым можно оценить степень участия растения в круговороте веществ экосистемы (интенсивность накопления органических веществ, их отчуждения и повторного вовлечения в круговорот).

Использование многочисленных и разносторонних признаков жизнедеятельности растений для типизации их отношения к среде связано с огромной затратой труда. Но есть и еще одно затруднение: в этом случае очень нелегко наметить группы, совпадающие по всем признакам, — приходится прибегать к весьма дробному выделению групп. Не случайно некоторые авторы приходят к мысли, что «каждый вид представляет неповторимую систему эколого-биологических приспособлений и может рассматриваться как отдельная жизненная форма» (В. Н. Голубев, 1968, с. 1092). Ясно, что в таком случае исчезает сама идея жизненной формы как типовой категории.

#### Жизненные формы животных.

Классификация жизненных форм животных зависит от принципов, положенных в их основу. Например, по Д.Н. Кашкарову (1945):

- I. Плавающие формы.
  1. чисто водные: а) нектон б) планктон в) бентос
  2. полуводные : а) ныряющие б) неныряющие в) лишь добывающие из воды пищу
- II. Роющие формы.
  1. Абсолютные землерои (всю жизнь проводящие под землёй)
  2. Относительные землерои (выходящие на поверхность)
- III. Наземные формы.
  1. Не делающие нор: а) бегающие б) прыгающие в) ползающие
  2. Делающие норы : а) бегающие б) прыгающие в) ползающие
  3. Животные скал
- IV. Древесные лазящие формы
  1. Не сходящие с деревьев
  2. Лишь лазящие по деревьям
- V. Воздушные формы
  1. Добывающие пищу в воздухе
  2. Высматривающие пищу с воздуха.

Жизненные формы выделяются в пределах любой таксономической группы животных, характеризующейся экологическим разнообразием видов.

Отряд Насекомоядные:

Наземные формы – землеройка, ёж

Земноводные формы – кутора, выхухоль

Подземно-роющие формы – крот, златокрот

Во внешнем облике птиц проявляется их приуроченность к определённым типам местообитаний и характер передвижения при добывании пищи. В связи с этим различают птиц:

- Древесной растительности;
- Открытых пространств суши;
- Болот и отмелей;
- Водных пространств.

В каждой из этих групп выделяют специфические формы:

1. Добывающие пищу с помощью лазания (попугаи, дятлы, многие воробьиные).
2. Добывающие пищу в полёте (на открытых местах – ржанковые, длиннокрылые; в лесах – совы, козодои; над водой – трубконосые).

3. Кормящиеся при передвижении по земле (открытые пространства – журавли, страусы; лесные – куриные, киви; на болотах и отмелях – голенастые, фламинго).

4. Добывающие пищу с помощью плавания и ныряния (гагары, гусиные, пингвины).

У рыб различают следующие типы форм тела:

- Стреловидный (сарган)
- Торпедовидный (скупбрия)
- Сплюснутый с боков (лещ)
- Тип луны-рыбы
- Тип камбалы
- Змеевидный (угорь)
- Лентовидный (сельдяной король)
- Плоский (скат)
- Шаровидный (кузовок)

У насекомых В.В. Яхонтов (1969) выделяет следующие жизненные формы:

- Геобионты – обитатели почвы
- Эпигеобионты – обитатели более или менее открытых участков почвы
- Герпетобионты – живущие среди органических остатков на поверхности почвы, под опавшей листвой
- Хортобионты – обитатели травяного покрова
- Тамнобионты и дендробионты – обитатели кустарников и деревьев
- Ксилобионты – обитатели древесины
- Гидробионты – обитатели водной среды.

## ЛЕКЦИЯ 10.

### БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Живые организмы находятся друг с другом в определённых отношениях. Эти отношения могут быть симбиотическими, либо антибиотическими. Однако может быть и так, что совместно обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга. Такая форма отношений называется нейтрализмом.

Существует несколько точек зрения на классификацию биотических отношений. Например, Н.П. Наумов и А.Г. Воронов выделяют три основных типа отношений:

- сожительство;
- несовместимость;
- безразличная терпимость.

Другие экологи выделяют четыре типа биотических связей:

1. Взаимопользные отношения, при которых оба организма, вступающие в контакт, получают выгоду.
2. Полезно-нейтральные отношения, при которых один организм получает пользу, а другой или не чувствует вреда, или испытывает его в слабой мере.
3. Полезно-вредные отношения, при которых один организм получает явную пользу, другой испытывает очень сильное угнетение и даже гибель.
4. Взаимовредные отношения, при которых оба организма испытывают угнетение.

Взаимоотношения между животными, растениями и микроорганизмами (их ещё называют коациями), чрезвычайно многообразны. Учёные разделяют их на прямые и косвенные (опосредованные).

Прямые связаны с непосредственным воздействием одних организмов на другие, оказывая полезное или вредное воздействие на органы тела, физиологические процессы, жизнедеятельность организма и его поведение. Например, повилика, питающаяся соками клевера, угнетает его, не только подавляя развитие вегетативной массы, но и заметно задерживая развитие растения.

Прямое, положительное воздействие оказывают грибы-микоризообразователи, на высшие растения. Поселяясь на корнях растений гифы гриба обеспечивают высшее растение большей всасывательной способностью. Поверхность соприкосновения клеток коры корня и гиф в микоризе в 10-14 раз больше, чем поверхность корневых волосков корня.

Известно, что в смешанных лесах ель и сосна сильно страдают от охлестывающего действия ветвей берёзы. Раскачиваясь от ветра, тонкие, хлесткие ветки берёзы ранят хвою ели, сбивают мягкие молодые иглы. Очень заметно это сказывается зимой, когда ветви берёзы безлиственны.

Косвенные взаимоотношения часто проявляются в том, что растения своим присутствием изменяют режимы абиотических факторов среды для животных и других растений (например, затеняют).

Другой пример опосредованного взаимодействия животных приводит американский учёный Е. Одум. В штате Джорджия, в болотистых местах, в высоких травянистых зарослях живут маленькая птичка – болотный крапивник и небольшой грызун – рисовая крыса. Оба питаются насекомыми, улитками, а крыса ещё поедает мелких крабов и семена болотного риса. Весной и летом крапивник строит круглые гнёзда из травы, где выводит птенцов. Однако в этих гнёздах любит поселяться рисовая крыса. Занимая их, крыса разоряет гнездо, и тем самым заметно влияет на численность популяции крапивника. Если численность крыс высока, то численность крапивников резко снижается. Однако существуют факторы, ограничивающие численность крыс, поэтому плотность крыс невелика, что позволяет болотному крапивнику сохраняться в данных местообитаниях. Здесь мы видим косвенное влияние рисовой крысы на болотного крапивника через гнездо.

Типичный пример опосредованного влияния ондатры на выхухоль.

Также известны случаи, когда паутина, устилающая, как покрывалом заросли водных растений, спутывала ноги лисухам. Как известно, эти птицы способны плавать и «бегать» по воде, но со связанными паутиной ногами лисуха бегать по воде не может. Наблюдения, проведенные в дельте Волги, показали, что в дни массового лёта паутины у 50% лисух лапы оказываются крепко связанными жгутами паутины.

Взаимодействия живых организмов классифицируют также с точки зрения их реакции друг на друга. В частности, выделяют гомотипические реакции, под которыми понимают взаимодействия между особями одного и того же вида (например, эффект группы, защита кормового участка), и гетеротипические – коации между индивидуумами разных видов.

#### Симбиотические отношения.

Симбиотическими отношениями называют такие отношения в сообществе, при которых участники извлекают от совместного сожительства определённую пользу или хотя бы не вредят друг другу.

К симбиотическим отношениям можно отнести следующие формы отношений:

- собственно симбиоз (кооперация);
- мутуализм;
- комменсализм.

Симбиоз от греч. *симбиосис* – сожительство.

**Симбиозом** называют взаимовыгодное, но вовсе не обязательное существование организмов, пользу из которого извлекают все участники.

В качестве примера можно привести симбиоз раков-отшельников и актиний. На раковине, в которой прячется рак, поселяется актиния (некоторые полагают, что раки сами сажают актинию на раковину). Актиния защищает рака от нападения хищников, так как с помощью стрекательных клеток выделяет яд, смертельный для многих рыб. Рак, перемещаясь по дну

вместе с раковиной, способствует распространению актиний, ведущих прикрепленный образ жизни, а также увеличивает их кормовое пространство.

Мутуализм – от лат. *мутуа* – взаимно.

**Мутуализм** – особая форма симбиотических отношений, при которой либо один из партнёров, либо оба не могут существовать без сожителя.

Мутуализм является частным случаем симбиоза, только более специализированного. Примером является существование некоторых травоядных копытных и микроорганизмов, обитающих в их желудке и кишечнике. У копытных, питающихся растительной пищей, отсутствуют ферменты, превращающие целлюлозу в более усвояемые вещества. Такие ферменты выделяются бактериями, живущими в пищеварительном тракте млекопитающих. Таким образом, с одной стороны, наличие микроорганизмов в пищеварительной системе копытных является совершенно необходимым условием для нормального их существования; с другой стороны, находясь в желудке или кишечнике, микроорганизмы постоянно получают необходимые питательные вещества и не подвергаются резким изменениям условий окружающей среды.

Также в качестве примера мутуализма можно привести отношения медоеда с медоуказчиком. Птица медоуказчик, разыскав пчелиное гнездо, приводит к нему своего партнёра – медоеда. Медоед разрушает гнездо и поедает мёд и личинок пчёл, а медоуказчик довольствуется остатками. Польза от такого сосуществования обоюдная для обоих партнёров.

Комменсализм – от лат. *кум* – вместе и лат. *менса* – яства.

В случае **комменсализма** один из партнёров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично.

Коации между организмами – комменсалами характеризуются взаимной терпимостью. Экологи считают, что комменсализм – это целая группа взаимоотношений и дают дополнительные названия коациям типа – «сотрапезничество», «нахлебничество», «квартиранство». Действительно примеры, относящиеся к нахлебничеству нельзя объяснить термином «квартиранство».

Комменсализм		
сотрапезничество	нахлебничество	квартиранство
(трофобиоз)	(синойкия)	

Первые два вида комменсалистических связей основаны на контактах при добыче пищи, третий в связи с пространственно-территориальным размещением организмов.

Сотрапезничество обозначает отношение, при котором организмы делят друг с другом пищу, т. е. находясь примерно в одних условиях (в одном месте) они потребляют разные пищевые продукты. (*Взаимоотношения копытных и сурков*).

Нахлебничество (трофобиоз) означает отношения, при которых одни организмы доедают пищу, оставленную другими организмами, или потребляют её одновременно с теми, кто добыл, но в мизерном количестве. (*Взаимоотношения акулы и рыбы-прилипалы*). В качестве примера трофобиоза можно привести отношения крупных хищников, например, африканских львов и падальщиков (гиен, шакалов, грифов), которые поедают остатки жертв, убитых и частично съеденных хищниками.

Квартиранством обозначаются отношения организмов, поселившихся в жилищах или разместившихся на поверхности тела других организмов. (*Многие животные поселяются в норах кротов, грызунов. Например, в норах сурков проживают до 100 видов жуков*). Примером синойкии (от лат. *син-вместе* и лат. *ойкос* – жилище), служит взаимоотношение некоторых видов актиний и тропических рыбок-амфиприонов. Рыбы используют актинию как убежище и в случае опасности скрываются среди щупалец, при этом сами не подвергаются действию стрекательных клеток. Сама же актиния практически не извлекает никакой пользы от этих отношений.



Одной из форм комменсализма является форезия, отношения в которых организм больших размеров носит другой, менее крупный. Примером форезии может служить жизнь различных видов клещей на теле жуков-навозников.

К разновидностям комменсализма относят протокооперацию (первичное сотрудничество). Примерами могут служить совместное гнездование нескольких видов птиц, способствующее защите от хищников:

- совместное гнездование цапель и крачек;
- гнездование воробьёв в гнёздах крупных хищных птиц.

#### Антибиотические отношения.

Антибиотическими являются такие отношения между организмами, при которых один или же оба участника испытывают отрицательное воздействие партнёра.

К антибиотическим отношениям можно отнести следующие формы отношений:

- хищничество;
- паразитизм;
- конкуренцию;
- аменсализм.

Хищничество – это особая форма отношений, при которой один из участников (хищник) умерщвляет другого и использует его в качестве пищи.

Это основная форма межвидовой борьбы за существование. Состояние популяции хищника очень тесно связано с состоянием популяций жертв.

Однако жёсткой зависимости в отношении вида жертвы практически никогда не наблюдается и по мере сокращения численности популяции одного вида хищник переключается на другой. Так, например, волки в качестве пищи могут использовать самых разных животных: косуль, кабанов, оленей, зайцев, мышей, некоторых птиц, лягушек, ящериц, насекомых.

Частным случаем хищничества является каннибализм – умерщвление и поедание себе подобных. Это явление отмечается лишь в экстремальных условиях, когда другие виды жертв практически недоступны. Каннибализм характерен для многих видов рыб, амфибий, рептилий. Среди млекопитающих случаи каннибализма известны у крыс, хомяков, бурых медведей, некоторых куньих, а также у человека.

Экологическое понятие связи хищник-жертва несколько отличается от зоологического, так как оно используется не только по отношению к таким беспорным хищникам и их жертвам, как лев и антилопа, или щука и плотва, но также и к таким, как большая синица и насекомые, плотва и дафнии, дафнии и одноклеточные водоросли, или даже зебра и травянистые растения. Таким образом, в широком смысле слова отношения хищник-жертва охватывают все взаимодействия, при которых одни организмы используют в пищу другие.

Колебания численности хищников и жертвы нередко производят впечатление тесно связанных между собой циклов. Классическим примером служат периодические колебания численности зайца-беляка, за которыми следуют очень сходные колебания численности рыси – одного из главных врагов зайца. Поскольку эти циклы наблюдаются на протяжении длительных периодов, они отражают некое стабильное взаимодействие между популяциями хищника и жертвы. Экологи ещё не установили, действительно ли циклические колебания численности зайцев вызваны воздействием, оказываемым на их популяцию хищником-рысью. Возможно, что численность зайцев колеблется в соответствии с изменением количества их собственной пищи, а колебания численности рыси следуют за циклическими изменениями популяций их жертв.

Проведённые в лаборатории эксперименты, в которых жертва постоянно получала обильное количество пищи, показали, что хищники могут вызывать циклические колебания жертв.

В случае высокой эффективности хищников популяция жертвы нередко выедается до полного исчезновения; при этом вскоре после исчезновения жертвы вымирают и сами хищники. Взаимоотношения хищник-жертва могут стабилизироваться лишь в том случае,

если некоторому числу жертв удаётся найти какое-то убежище и избежать уничтожения хищником.

Этот принцип продемонстрировал в 30-х XX века русский эколог **Г.Ф.Гаузе** в своих работах, проведённых на одноклеточных животных. Гаузе использовал в качестве жертвы инфузорию *Paramecium*, а в качестве хищника – другой вид инфузорий – *Didinium*.

1. В одном эксперименте хищников и жертв помещали в обыкновенную пробирку, содержащую питательную среду. В этой простой среде хищники быстро уничтожали парамеций, после чего сами погибали от голода.

2. В другом эксперименте Гаузе несколько усложнял среду, помещая на дно пробирки немного ваты, в которой парамеции могли укрыться от хищников. В этом случае популяция *Didinium* погибала, уничтожив всех доступных ей особей жертвы, однако популяция *Paramecium* восстанавливалась за счёт нескольких особей, которым удалось спрятаться от хищников в вате.

В дальнейших экспериментах Гаузе сумел добиться установления периодических колебаний в популяциях хищника и жертвы, время от времени добавляя в культуру небольшое число хищников (пополняя их запасы). Такое многократное добавление особей к культуре соответствует происходящему в природных системах приходу колонистов из других районов в местность, где произошло вымирание либо хищника, либо жертвы.

Хищник, выедающий свою жертву так интенсивно, что её численность становится очень низкой, вырывает кусок из собственной пасти. Хищникам легче ловить добычу, а тем самым и увеличивать свою продуктивность, когда их жертвы многочисленны. Способность популяции жертвы поддерживать существование хищников варьирует в зависимости от её плотности.

Хищники могут не уменьшая величину популяции жертвы, изымать из этой популяции такое число особей, которое эквивалентно скорости ежегодного прироста: поэтому та популяция жертвы, которая способна к максимальному пополнению, будет также поддерживать и наибольшее число хищников.

Ещё в начале 20-х годов А.Лотка, а несколько позже и независимо от него

В. Вольтерра (1926) предложили математические модели, описывающие сопряжённые колебания численности хищника и жертвы. Модель Лотки-Вольтерры справедлива при условии:

- популяция жертв в отсутствие хищника растёт экспоненциально;
- пресс хищников тормозит этот рост;
- смертность жертв пропорциональна частоте встреч хищника и жертвы.

Согласно уравнениям, приведённым Лоткой и Вольтеррой каждая из взаимодействующих популяций в своём увеличении ограничена только другой популяцией, т.е. – **рост числа жертв лимитируется прессом хищников, а рост числа хищников – недостаточным количеством жертв.**

При обсуждении данного вопроса следует подчеркнуть два момента:

1. Некоторая доля хищничества необходима и благотворна для популяции, которая приспособилась к хищничеству (*куропатки и ястребы в Англии*).

2. Когда человек устраняет механизм естественного управления, он должен заменить его механизмом соответствующей эффективности для того, чтобы избежать огромных колебаний численности.

Паразитизм сходен с хищничеством, однако паразит не убивает сразу своего хозяина, а длительное время использует его как источник пищи.

Различают *облигатных* и *факультативных* паразитов. Облигатные паразиты ведут исключительно паразитический образ жизни и вне организма хозяина либо погибают, либо находятся в неактивном (анабиотическом) состоянии. Примером облигатных паразитов могут служить вирусы, жизнедеятельность которых непосредственно связана с организмом-хозяином.

К факультативным паразитам относятся те виды, представители которых ведут паразитический образ жизни, но в случае необходимости могут нормально жить во внешней среде. Например, некоторые виды патогенных грибов и микроорганизмов.

Также различают *постоянных* и *временных* паразитов.

Паразитизм, в отличие от хищничества, характеризуется более узкой специализацией.

Среди паразитов получают преимущество те, которые способны более полно и длительно использовать хозяина, не приводя его к слишком ранней гибели и обеспечивая тем самым себе наилучшее существование.

*Паразитозиды* – паразитические отношения, при которых гибель хозяина – обязательное следствие пребывания в нём паразита.

Конкуренция – это тип антибиотических отношений, при котором организмы соперничают друг с другом, пытаясь лучше и быстрее достичь какой-либо цели (конкуренция за пищевые ресурсы, полового партнёра, убежище, свет и др.)

Конкуренция – единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих партнёрах.

Различают *межвидовую* и *внутривидовую* конкуренцию. Межвидовая конкуренция наблюдается между родственными видами, обитающими в сходных условиях, что при ограниченных ресурсах питания и при отсутствии возможности эмиграции обычно приводит к полному вымиранию одного из видов.

Это явление часто называют конкурентным исключением. Явление конкурентного исключения было сформулировано Г.Ф. Гаузе при работе с культурами одноклеточных животных. Гаузе выращивал культуры близкородственных видов простейших рода *Paramecium* на одной и той же питательной среде. При выращивании по отдельности оба вида процветали, но в смешанных культурах выживал только один из них. Сходные эксперименты проводились с плодовыми мушками, с мышами и однолетними растениями. Они всегда приводили к одному и тому же результату: один вид выживает, а другой вымирает, обычно через 30-70 поколений.

Результаты лабораторных экспериментов по конкуренции привели к формулировке закона конкурентного исключения (закон Гаузе): два вида не могут существовать в одной и той же местности, если их экологические потребности идентичны. Такие виды обязательно должны быть разобщены в пространстве или во времени.

## ЛЕКЦИЯ 11. ПОПУЛЯЦИИ

Каждый вид, существующий в природе, представляет собой сложный комплекс внутривидовых групп, охватывающий в своём составе особей со специфическими чертами строения, физиологии и поведения. Таким внутривидовым объединением особей является популяция. Она также является генетической единицей вида, изменения которой осуществляют эволюцию вида.

Изучение строения, свойств и динамики популяций – важные вопросы современной экологии.

Популяцией в экологии называют группу особей одного вида находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию.

Впервые термин популяция был введён датским учёным В.Йоганzenом в 1903 году в генетике для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». Позднее этот термин приобрёл экологическое значение и им стали обозначать население вида, занимающее определённую территорию.

В 30-х годах XX века оформилась новая область экологической науки – популяционная экология. Основоположником её является английский учёный Чарльз Элтон. В своей книге «Экология животных» Элтон отмечал, что следует переключить внимание с отдельного

организма на популяцию как единицу, которую следует изучать самостоятельно, т.к. на этом уровне выделяются свои особенности экологических адаптаций и регуляций.

В популяциях проявляются все формы связей, характерные для межвидовых отношений, но наиболее выражены мутуалистические (взаимно полезные) и конкурентные.

В популяциях действуют законы, позволяющие использовать ограниченные ресурсы среды, чтобы обеспечить оставление потомства. Достигается это в основном через количественные изменения населения. Популяции многих видов обладают свойствами, позволяющими им регулировать свою численность.

Поддержание оптимальной в данных условиях численности называют гомеостазом популяции.

Основные характеристики популяции:

- Численность – общее количество особей на выделяемой территории;
- Плотность популяции – среднее число особей на единицу площади, или объёма занимаемого популяцией пространства;
- Рождаемость – число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения;
- Смертность – показатель, отражающий количество погибших в популяции особей за определённый отрезок времени;
- Прирост популяции – разница между рождаемостью и смертностью;
- Темп роста – средний прирост за единицу времени.

Популяции как внутривидовые единицы могут быть разных категорий. Среди учёных имеются разные точки зрения, разные подходы к этой проблеме. Рассмотрим одну из них.

Н.П.Наумов выделяет три типа популяций: географические, экологические и элементарные. Каждая соответствует определённой территории на земной поверхности.

Географическая популяция охватывает группу особей, населяющую территорию с географически однородными условиями существования. Обычно эти географические популяции занимают сравнительно большую территорию, на которой располагается несколько разных экосистем, в каждой из которых могут быть члены данной географической популяции. Для географической популяции характерен генетический обмен. В результате перекрёстного скрещивания особи каждой географической популяции приобретают общий морфобиологический тип. Размеры географической популяции могут быть очень различны. Например, географическая популяция белого медведя занимает территорию всего бассейна Северного Ледовитого океана. Также обширны географические популяции некоторых птиц, например пуночек и крачек. В то же время географические популяции некоторых моллюсков, амфибий и червей, перемещающихся в пределах небольшой территории, могут быть ограничены несколькими десятками квадратных метров.

Географические популяции обычно распадаются на группы, приуроченные к конкретным экосистемам, или являются обитателями какого-то одного типа местообитания. Например, они распределяются в глубине леса или на вырубках, пашнях или вдоль ручьёв и т.п. Такие популяции называются экологическими или местными.

Каждая из них слабо изолирована от других экологических популяций вида, так что обмен генетической информацией между ними, хотя и не постоянно, но происходит довольно часто.

Любая экологическая популяция подразделяется на более мелкие пространственные группировки – микропопуляции (или элементарные популяции), соответствующие многообразным условиям среды в экосистеме. В состав их обычно входят генетически однородные особи.

Популяции свойственна определённая организация. Соотношение групп по полу, возрасту, морфологическим, физиологическим, поведенческим и генетическим особенностям, распределение особей по территории отражают структуру популяции.

Для удобства изучения выделяют:

1. Биологическую структуру популяций.

2. Пространственную структуру популяций.
3. Этологическую (поведенческую) структуру популяций.

Каждая популяция охватывает большую группу разновозрастных экземпляров, среди них имеются особи обоих полов. Все они, входя в состав популяции, обуславливают её структуру. И чем она сложнее, тем выше приспособительные возможности популяции.

Важной стороной в характеристике структуры популяции является соотношение половых групп, особенно у видов с преобладающим половым размножением. То в каком возрасте, и при каких условиях наступает половозрелость самцов и самок, оказывает существенное влияние на поддержание популяции.

Соотношение полов редко бывает равным единице, т.к. чаще всего один из полов численно преобладает над другим. У позвоночных уже при рождении часто самцов бывает несколько больше чем самок. В популяции ондатры, при рождении, наблюдается численное равновесие полов, а через три недели отношение самцов к самкам рано 140 к 100. У утиных также самцов больше, чем самок. Перевес самцов отмечен в популяциях американского кролика. Зато в популяциях белок доминируют самки.

Исследованиями учёных установлено, что соотношение полов в популяциях устанавливается не только по генетическим законам, но и под влиянием среды. Например, у рыжих лесных муравьёв из яиц, отложенных при температуре ниже 20\*С развиваются самцы, при более высокой температуре – самки.

Известно также влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений (дафнии, тли).

Для чего это необходимо знать?

Установлено, что самцы и самки часто отличаются особенностями биологии, в частности питанием. Например, взрослые самцы иксодовых клещей в отличие от самок обычно не питаются. У комаров в имагинальной (взрослой) фазе кровью питаются только самки, самцы сосут соки растений.

Меньше по размерам самки куниц, горностаев добывают менее крупную добычу, у них облегчена структура черепа и слабее развита жевательная мускулатура. И наоборот, у хищных птиц самки крупнее самцов. Известно, что во многих случаях самцы и самки ведут раздельное существование большую часть года (морские коттики, олени).

Таким образом, отдельные группы, используя разные корма, а иногда и обитая в разных местах, занимают (чуть) отличающиеся экологические ниши и практически не конкурируют друг с другом.

Проблема встречаемости особей разных половых групп чрезвычайно актуальна для популяции, с точки зрения её воспроизведения. В этом отношении большое значение приобретает плотность популяции. Средняя плотность её обеспечивает высокие темпы размножения, тогда как при низкой плотности популяции брачные партнёры с большим трудом находят друг друга. Такое явление наблюдается в наше время у синих китов. Вследствие резкого сокращения численности создалась ситуация, при которой самцы и самки с трудом находят друг друга. В результате, в популяции наблюдается сокращение доли взрослых беременных самок. На это может влиять и тот факт, что при очень низкой плотности у многих видов исчезает стимул к спариванию.

Процентное соотношение половых групп иногда может служить индикатором на условия существования популяции. На примере зубров Беловежской пуши было показано, что повышение числа самцов в приплоде явилось следствием недокорма животных. В то же время с ухудшением условий жизни в популяциях многих видов отмечается высокая смертность самцов.

Большое значение в характеристике популяции имеет её возрастная структура. При этом важным является не только соотношение различных возрастных групп в популяции, но и то, как меняется это соотношение в разные сезоны года, при сменах биоценозов, какова скорость обновления популяции и каково взаимодействие возрастных групп с окружающей средой и особями данной популяции.

В популяциях обычно различают несколько возрастных групп. Примером является одна из классификаций растений:

1. Латентная группа, куда входят все зачатки в виде семян, плодов и отдельных почек возобновления.

2. Виргинильная (девственная), распадающаяся, в свою очередь, на три группы: всходы, ювенилы (молодые) и прематурные (т.е. взрослые девственные).

3. Генеративная, охватывающая взрослые, половозрелые особи, все они цветут и плодоносят.

4. Сенильная (старческая) группа, представленная растениями, которые вследствие старости уже потеряли способность к генеративному размножению.

Аналогичные группы могут быть выделены и у животных.

Необходимость выяснения соотношения разновозрастных групп очень важна, т.к. это может служить в качестве прогноза о дальнейшем существовании популяции в экосистеме. Обычно в популяции, если она находится в благоприятных условиях, присутствуют все возрастные группы. Между ними наблюдаются постепенные переходы, и регулярное возобновление обеспечивает поддержание нормального уровня численности. Но иногда это соотношение может быть нарушено или за счёт сокращения численности какой-то возрастной группы, что может привести к деградации популяции, или к чрезмерному увеличению одной из них. Количественное соотношение возрастных групп может служить индикатором состояния популяции и её будущего в экосистеме. В связи с этим популяция может быть инвазионной (внедряющейся), нормальной и регрессивной. Если в условиях экосистемы большинство особей проходят все стадии развития от рождения до смерти, то данная популяция считается нормальной; если в её пределах она представлена лишь в виде семян, зачатков и проростков, а цветущих и плодоносящих организмов нет, то мы наблюдаем популяцию инвазионного типа; если же большинство особей являются старыми, то популяция, которую они образуют, принадлежит к числу регрессивных.

Соотношения возрастных групп могут служить индикатором условий жизни вида. Продолжительное пребывание особей в виргинильном состоянии свидетельствует о неблагоприятности условий для вида в данной экосистеме. Быстрое прохождение виргинильной стадии имеет существенное значение в реакции популяции на режим сбора её биомассы (хищниками, паразитами, человеком). Те популяции, где особи быстро проходят стадии предгенеративного развития и скоро становятся половозрелыми, характеризуются обычно быстрым восстановлением своей численности. Поэтому они способны выдерживать даже очень высокую степень сбора их биомассы.

Изъятие части биомассы у любой возрастной группы такой популяции не приводит к её деградации, а в некоторых случаях даже стимулирует проявление особых качеств, обеспечивающих выживание и процветание популяции. Это встречается, например, в популяциях сельди, сардины, корюшки, мышевидных грызунов, лося, оленя.

В тех случаях, где особи поздно достигают половозрелости и особенно если воспроизводящая способность вида невелика (киты, осетровые, форель, сосна сибирская, жень-шень), изъятие биомассы при высокой степени эксплуатации может привести к деградации популяции. Особенно чувствительны такие популяции к сбору их биомассы, приуроченной к группе молодых и половозрелых особей.

#### Пространственная структура популяции.

В силу самых разных причин распределение особей в пространстве обычно бывает неравномерным. Существуют определённые закономерности пространственного распределения особей. Эти закономерности часто позволяют судить о характере взаимодействий между особями.

Среди всего многообразия пространственных распределений, встречающихся в природе, можно выделить три основных: случайное, регулярное и пятнистое. Если рассматривать пространственное распределение организмов какого-либо вида в масштабах, сопоставимых с размерами его ареала или крупных частей этого ареала, занятых более или менее

изолированными популяциями, то такое распределение почти всегда оказывается пятнистым (агрегированным). Так, например, птицы, гнездящиеся в лесах Центральной Европы, при определённом масштабе обследования окажутся распределёнными пятнисто постольку, поскольку все лесные массивы в Центральной Европе – это острова, окружённые полями.

Случайное распределение встречается среди представителей самых разных групп организмов. Какие абиотические и биотические факторы среды в каждом конкретном случае его определяют, сказать трудно, но видимо, сила и направление воздействия этих факторов случайно изменяются во времени и пространстве.

Пятнистое распределение встречается наиболее часто, причём свойственно оно не только наземным организмам, но и обитателям водной среды. Причины, приводящие к пятнистому размещению, разнообразны:

1. Связанные со способом размножения и расселения молодых особей.
2. Поведенческие (образование стад, гнездовых колоний).
3. Связанные с взаимодействием разных видов (конкуренция, выедание хищниками).

## ЛЕКЦИЯ 12. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Важными в характеристике популяции являются её численность и плотность. Численность популяции – это общее выражение количества особей данного вида, присутствующее на той или иной территории, а плотность, иначе густота населения, отражает количество особей, приходящееся на единицу поверхности занимаемой территории.

Та и другая величина никогда не остаются постоянными – повышение плодовитости или выживаемости приводит к повышению численности популяции. Если это увеличение численности происходит на территории, исключающей возможность расселения особей за её пределы, то соответственно наблюдается возрастание плотности данной популяции. В случае, если расселение возможно, с увеличением численности плотность может не повышаться, но увеличивается территория, занимаемая данной популяцией.

Причины, вызывающие изменения численности, чрезвычайно разнообразны. Это могут быть и абиотические, и биотические влияния, поскольку они влияют на плодовитость, темпы смертности и быстроту индивидуального развития. Но характер реакции популяции на них всегда специфичен для видов, поэтому можно считать, что динамика популяций есть приспособительный ответ популяции на те конкретные условия, в которых она существует.

Причины, вызывающие изменения численности, чрезвычайно разнообразны. Так, увеличение кормовой базы или снижение конкурентной ситуации, также как и уменьшение влияния хищников и паразитов на популяцию, часто способствуют росту её численности. Эти изменения могут носить регулярный характер, изменяясь в течение сезона или ряда лет. Например, колебание численности полёвки носит ярко выраженный сезонный характер. Причём изменения численности популяции полёвок в течение года достигают 300-400-кратных размеров. Очень большие сезонные колебания наблюдаются у насекомых, червей, птиц.

Сравнивая ход сезонных изменений численности, можно видеть, что эти постоянные колебания с неодинаковой силой проявляются в разные годы, выражая зависимость от условий окружающей среды.

Помимо сезонных колебаний численности, у целого ряда видов время от времени могут появляться вспышки численности, во время которых население популяции увеличивается до чрезвычайных размеров, в десятки и даже сотни раз превышая норму. Однако в таком виде популяция обычно существует недолго, и массовая вспышка численности сменяется её резким падением. Численность популяции при этом может сократиться до минимума, до

почти нулевых пределов и в таком виде существовать в биоценозе на протяжении ряда лет, проявляясь лишь в сезонной ритмике популяции.

Вспышки размножения у разных видов имеют различную продолжительность, могут более или менее регулярно повторяться. Они могут проявиться на ограниченной территории или же захватывать большие пространства, создавая настоящие пандемии. Видов, дающих пандемические вспышки размножения, сравнительно немного, но значение их в жизни биоценозов и человека огромно.

В лесах России вспышки массового размножения свойственны 100 видам вредителей хвои и листьев. Более 20 из них относятся к группе межзонального значения, которые могут давать пандемические вспышки; остальным 80 видам, преимущественно листогрызущим, свойственны локальные вспышки. Многие из видов межзонального значения – сибирский шелкопряд, непарный шелкопряд, сосновая совка, сосновая пяденица – изучены достаточно подробно.

На примере соснового шелкопряда установлено, что рост числа особей в популяции вначале идёт медленно, затем ускоряется, но, достигнув максимума на определённом этапе, замедляется и, наконец, прекращается. Причиной остановки роста численности служат неблагоприятные изменения среды, вызванные самой популяцией, в связи с её высокой плотностью. Они проявляются в недостатках кормов, в отравлении среды продуктами обмена, выделениями в виде экскрементов, в развитии каннибализма, в снижении плодовитости, в появлении нежизнеспособного потомства и увеличении смертности особей на всех возрастных стадиях, в усилении размножения паразитов, в росте числа врагов и в развитии заболеваний.

Вспышка развивается обычно на протяжении 7-9 лет, а повторяемость таких вспышек размножения может происходить через каждые 15-20 лет.

Учёные с давних пор выясняют причины колебаний численности в разные годы, выявляют закономерности и определяют признаки, позволяющие заблаговременно определить время и место увеличения или резкого падения численности. Результаты исследований показали, что колебания численности находятся в зависимости от целого ряда факторов. Колебания могут быть вызваны погодными изменениями. Например, установлено, что массовые вспышки саранчи всегда появляются вслед за продолжительными засухами.

Погода может изменять амплитуду колебаний численности полёвок и длину периода вспышки. Причём количество осадков и продолжительность времени, в течение которого светит солнце, влияют на амплитуду, а на продолжительность цикла влияет отклонение от нормы погодных условий: сравнительно мягкая зима увеличивает длительность вспышки, а более суровая – сокращает её.

Выявлена зависимость в колебаниях численности зайца-беляка от величины снегового покрова.

Некоторые авторы отмечают большое влияние на колебание численности популяций периодических смен солнечной активности.

*Биотические причины.* Только влиянием абиотического окружения процессы колебания численности популяций объяснить нельзя. Часто оно происходит в связи с определяющим действием биотических факторов. Например, деятельность популяций других видов и деятельность особей самой популяции, проявляются особым образом в связи с изменениями плотности популяций; также влияет качество и количество пищи.

Колебания численности популяций под влиянием количества кормов хорошо выражены у сусликов, мышевидных грызунов и др. видов. Обычно при избытке кормов эти животные интенсивно размножаются и тем самым увеличивают численность, тогда как при недостатке корма отмечается снижение или прекращение их размножения.

Аналогичная зависимость численности популяций прослеживается на целом ряде видов, в том числе у хищников и паразитов.

Взаимоотношения, существующие между жертвой и хищником, показали зависимость численности одного вида от численности другого. Обычно при увеличении численности



хозяина значительно возрастает численность паразитов. В свою очередь, увеличение численности паразитов приводит к ослаблению особей хозяина, среди них распространяются болезни, отчего плодовитость и жизнеспособность особей снижается. Члены популяции в связи с этим всё больше становятся жертвами хищников, что заметно снижает численность популяции. Процесс ускоряется, если в нём принимает участие несколько видов паразитов и хищников.

#### Биотический потенциал.

Известно, что скорость роста популяции зависит от величины биотического потенциала, свойственного виду. Понятие биотического потенциала введено в экологию в 1928 году Р.Чепменом. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, или за весь жизненный цикл.

Если бы всё потомство выживало, численность любой популяции, через определённое время, увеличилась бы в геометрической прогрессии. В природе биотический потенциал никогда не реализуется полностью.

#### Кривые выживания (смертности).

Один из факторов, влияющих на размеры популяции – это процент особей, погибающих до достижения половой зрелости. В пределах данного вида эта величина гораздо более изменчива, чем плодовитость. Для того чтобы численность популяции оставалась постоянной, в среднем только два потомка каждой пары должны доживать до репродуктивного возраста.

При изучении популяции учёные составляют таблицы и кривые выживания. Кривую выживания можно получить, если начать с некоторой популяции новорожденных особей и затем отмечать число выживших в зависимости от времени. По вертикальной оси обычно откладывают или абсолютное число выживших особей или их процент от исходной популяции:

**Число выживших**  $\times 100\%$

Численность исходной популяции

Каждому виду свойственна характерная кривая выживания, форма которой зависит от смертности неполовозрелых особей.

**А.** Идеальный случай, когда все особи одной генерации доживают до биологически предельного возраста, а затем в течение короткого срока отмирают. Этому соответствует минимальная смертность популяции. Средняя продолжительность жизни особей в таких популяциях высока и приближается к максимальной. Примером может служить популяция человека в современной развитой стране с высоким уровнем медицинского обслуживания и рациональным питанием.

**В.** Чаще всего встречается вариант – повышенная гибель особей в ранний период жизни. Взрослые формы более защищены или выносливы. Кривая смертности в таких популяциях резко падает к горизонтальной оси в самом начале. Например, у большинства рыб большая часть популяции гибнет ещё на стадии икры, велика смертность мальков, а смертность среди взрослых особей становится ниже. Кривая такого типа характерна так же для популяции человека в стране, где широко распространены голод и болезни.

**Б.** Плавная кривая наблюдается в природе крайне редко. Такой ход смертности отмечен у пресноводных гидр, содержащихся в аквариуме.

Вычерчивая кривые выживания для различных видов, можно определять смертность для особей разного возраста и таким образом выяснять, в каком возрасте данный вид наиболее уязвим. Установив причины смерти в этом возрасте, можно понять, как регулируется величина популяции.

#### Темпы роста популяции.

Известно, что если рождаемость в популяции превышает смертность, то популяция будет расти, в том случае если изменения в результате иммиграции и эмиграции незначительны. Изменения темпов роста популяции могут быть различными.

1. В некоторых популяциях темп роста с самого начала высок и постоянен. При достижении определённой плотности населения темп роста падает до нуля. Такой темп роста называют зависимым от плотности популяции, которая влияет на истощение пищевых ресурсов и накопление токсичных продуктов, а поэтому на рост. Такая S-образная кривая роста получена для ряда одноклеточных и многоклеточных организмов (клетки водорослей фитопланктона, для некоторых насекомых, клещей, мелких нематод).

2. Кривая другого типа получается, когда темп роста продолжается вплоть до внезапного падения плотности в результате истощения ресурсов среды. Тогда темп роста популяции снижается до нуля, а общая численность стабилизируется в соответствии с доступными для популяции ресурсами. Такая кривая характерна для мелких партеногенетических ракообразных (например, дафний).

#### Механизмы, сдерживающие рост популяции.

Среди механизмов задерживающих рост популяций, у многих видов большую роль играют химические взаимодействия особей. Так, например, головастики некоторых видов лягушек выделяют в воду вещества, которые задерживают рост других головастиков. Чем крупнее особь, тем сильнее она воздействует на более мелких. Поколение, вышедшее в близкие сроки из икры, отложенной в одном водоёме, вскоре разделяется на две размерные группы: более крупные, продолжающие расти головастики и мелкие, затормозившие свой рост. Экологическая выгода такого разделения популяции в том, что особи с наследственно более быстрым темпом роста, используя кормовые ресурсы водоёма, получают возможность быстро завершить метаморфоз. Оставшиеся мелкие головастики, после того как первая партия покинет водоём, также имеет шансы увеличиться в размерах и пройти метаморфоз. (Это же наблюдается и у рыб).

Второй механизм ограничения численности популяций – такие изменения физиологии и поведения при увеличении плотности, которые в конечном счёте приводят к появлению инстинктов массовой миграции. (Характерно для перелётной саранчи).

Третий механизм сдерживания роста популяции. Территориальное поведение животных, выработавшееся в ходе эволюции – наиболее эффективный механизм сдерживания роста численности популяции на данной площади. Выселение как ответная реакция на растущую плотность

Повышение плотности популяции может сопровождаться такими изменениями в физиологии особей, которые ведут к снижению рождаемости и увеличению смертности. У млекопитающих известно явление стресса, которое впервые было описано в 1936 году швейцарским учёным Г.Селье для человека.

Стресс, или реакция напряжения, возникает в ответ на любые отрицательные воздействия среды, в том числе и на отклонение плотности среды от оптимума.

Большую роль в развитии стресса играют сигналы коры головного мозга, меняющие активность гипоталамуса – центрального звена вегетативной нервной системы. Деятельность гипоталамуса вызывает изменения в функционировании гипофизарно-надпочечниковой гормональной системы.

В состоянии стресса у животных сильно увеличивается кора надпочечников и повышается количество гормонов, выделяемых этим органом. То есть происходит сдвиг гормонального равновесия организма. У самок в популяции происходит резорбция эмбрионов, угасают инстинкты заботы о потомстве – уменьшается число выводков и количество в них молодых. Всё это приводит к торможению роста популяции.

Также отмечено, что в состоянии стресса у животных даже при достаточном снабжении кормом понижается устойчивость к вредным воздействиям среды, что увеличивает смертность.

Стрессовое состояние не вызывает необратимых изменений в половой системе, а приводит лишь к временному гормональному блокированию её функции. После устранения перенаселённости способность к размножению может восстановиться в короткие сроки.

#### Экологические стратегии популяций.

Приспособления особей в популяции направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Среди приспособлений выделяется такое свойство популяции как экологическая стратегия.

Экологическая стратегия популяции – это её общая характеристика роста и размножения.

Сюда входят темпы роста её особей, время достижения половозрелости, плодовитость, периодичность размножения.

Определение стратегии популяций обычно связывают с концепцией r- и K-отбора. В популяциях, состоящих из интенсивно размножающихся особей, действует r-отбор, в тех же популяциях, которые состоят из особей, медленнее размножающихся, но более конкурентоспособных, действует K-отбор.

r-популяции характеризуются: высокой плодовитостью, быстрым размножением, коротким периодом индивидуального развития, малыми размерами особей, но слабой конкурентоспособностью и, как правило, отсутствием заботы о потомстве. Популяции с r-стратегией достаточно быстро расселяются и занимают обширные территории, однако они малоустойчивы и не могут становиться доминантами в сообществах.

Для K-популяций характерны противоположные свойства. Но самым главным является большая конкурентоспособность K-популяций. Именно они населяют стабильные местообитания, в то время как r-популяции более распространены в нестабильных.

Эти две стратегии представляют два различных решения одной задачи – длительного выживания вида. Виды с r-стратегией быстрее заселяют нарушенные местообитания, чем виды с K-стратегией, так как они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с K-стратегией более конкурентоспособны, и обычно они вытесняют r-виды, которые перемещаются в другие нарушенные местообитания.

Высокий репродуктивный потенциал r-видов часто приводит к тому, что в каком-либо местообитании они используют доступные ресурсы и превышают поддерживающую ёмкость среды, а затем популяция погибает. Виды с r-стратегией занимают данное местообитание в течение жизни одного или, самое большее, нескольких поколений. В дальнейшем они переселяются на новое место. Отдельные популяции могут регулярно вымирать, но вид при этом перемещается и выживает.

Считают, что одну и ту же среду обитания разные популяции могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же местообитании могут сосуществовать виды с r- и K-стратегией.

## ЛЕКЦИЯ 13. БИОЦЕНОЗЫ

Совокупность всех живых организмов нашей планеты занимает пространство, именуемое биосферой. Ввиду того, что в природе все организмы связаны друг с другом сложной системой взаимоотношений, следовало бы изучать биосферу в целом. Но эта задача непосильна. Поэтому принято упрощать работу, разделяя биосферу на части рационального объёма и доступные для исследований.

Организмы группируются в пространстве под действием определённых факторов. Анализ этих факторов позволяет выделить различные типы объединений и, прежде всего группировки общественного и необщественного характера.

### *Общественные группировки.*

Сообществом можно назвать объединение особей, обладающее следующими признаками:

1. Особи относятся к одному виду.
2. Особи держатся вместе либо благодаря взаимному притяжению, или интераттракции, либо силой одностороннего импульса, названному общественным влечением.

Интераттракция и общественное влечение не зависят от физических условий окружающей среды. Членов сообщества объединяет не внешнее влияние, а влияние исходящее от каждого из них. Оно сохраняется даже тогда, когда физико-химические условия среды изменяются.

Общественное влечение играет важную роль в образовании сообществ у позвоночных животных. Почти все приматы живут сообществами. Если изолировать шимпанзе от его группы, поведение обезьяны сильно изменится и не возвратится к норме до тех пор, пока обезьяна не окажется вновь среди своих собратьев.

В сообществах животных главная роль принадлежит этологическим факторам, но не следует забывать и действие экологических факторов.

#### *Группировки необщественного характера.*

Скопления. Понятие ввёл француз Рабо, который обозначил этим термином собрание особей, относящихся к одному или нескольким видам и возникшее исключительно под действием одного или нескольких факторов окружающей среды, выступающих в качестве центра притяжения. Скопление носит случайный и временный характер. Между животными, образующими скопление не существует никакой связи, и оно распадается, как только исчезает центр притяжения. Примером скопления может служить совокупность разнообразных насекомых, вьющихся в летние ночи вокруг электрической лампочки; стоит потушить лампу, как насекомые тотчас же разлетаются.

Активные паразитарные сообщества. Сообщества форетические и комменсальные возникают благодаря привлечению одного животного другим, но оно происходит между разными видами и, носит односторонний характер. В паразитарных сообществах паразит, привлечённый термо- или хемотаксисом, живёт за счёт своего хозяина, которому причиняет тот или иной вред. В форетических сообществах транспортируемая особь (например, гамазовый клещ, прикрепившийся к жуку) не причиняет никакого вреда животному-переносчику. Сообщества комменсалов представляют своего рода переход к общественному образу жизни: в них одностороннее влечение всё больше уступает место взаимному.

Биоценозы. Термин «биоценоз» был предложен немецким гидробиологом Карлом Мёбиусом в 1877 г., когда он изучал устричные банки в Северном море и приуроченные к ним организмы. Его первоначальное определение: *биоценоз* – это объединение живых организмов, соответствующее по своему составу, числу видов и особей некоторым средним условиям среды, объединение, в котором организмы связаны взаимной зависимостью и сохраняются благодаря постоянному размножению в определённых местах... Если бы одно из условий отклонилось на некоторое время от обычной средней величины, изменился бы весь биоценоз... Биоценоз также претерпел бы изменение, если бы число особей данного вида увеличивалось или уменьшалось благодаря деятельности человека, или же один вид полностью исчез из сообщества, или, наконец, в его состав вошёл новый...

Здесь следует подчеркнуть, что Мёбиус:

1. Относит к биоценозу всю массу животных и растений, встречающихся на устричной банке, включая микроскопические и макроскопические формы.

2. Виды, образующие биоценоз, связаны друг с другом взаимозависимостью. Это отличает биоценоз от скопления (где нет взаимной зависимости). Взаимозависимость компонентов биоценоза такова, что изменения, касающиеся только одного вида, могут отразиться на всём биоценозе и даже вызвать его распад.

3. Биоценоз находится в непосредственной зависимости от факторов внешней среды, тогда как сообщество представляет собой закрытую группировку, относительно независимую от окружающей среды (так, например, колебания температуры в улье сильно ослаблены). Существование скопления зависит лишь от одного фактора среды, составляющего центр притяжения.

4. По Мёбиусу, биоценоз представляет собой группировку, находящуюся в стабильном равновесии и устойчивую во времени.

Различают биоценозы устойчивые в масштабе продолжительности человеческой жизни, т.е. сохраняющиеся в течение нескольких десятилетий и более и биоценозы циклические,

изменение которых совершается очень быстро, иногда за несколько дней и даже часов. Сосновый лес – это пример устойчивого биоценоза; различные виды членистоногих, сменяющие друг друга в трупе млекопитающего, в стволе погибшего дерева или в грибе, образуют циклические биоценозы.

5. Согласно Мёбиусу, особи биоценоза размножаются в своём местообитании, т.е. в самом биоценозе. В настоящее время это положение не считают признаком биоценоза, поскольку факты, отмеченные Мёбиусом, имели место только в морской среде и редко наблюдаются в наземных условиях.

Биоценоз – это группировка живых организмов, объединённых притяжением не взаимного характера, которое оказывают на них различные факторы внешней среды; эта группировка характеризуется определённым видовым составом и наличием взаимозависимостей; биоценоз занимает пространство, именуемое биотопом.

Для обозначения более мелких сообществ применяют термины: «микросообщества», «биоценотические группировки», «биоценотические комплексы». Эти сообщества лишь составные части крупного (например, лесного биоценоза). Последний входит в более сложные комплексы, образующие в конечном счёте весь живой покров Земли.

Таким образом, организация жизни на биоценотическом уровне иерархична. С увеличением масштабов сообществ усиливается их сложность и доля непрямых, косвенных связей между видами.

Естественные объединения живых существ имеют собственные законы образования, функционирования и развития. Важнейшими особенностями этих природных систем, относящихся к надорганизменному уровню организации жизни, по классификации немецкого эколога В.Тишлера (1971), являются:

1. Сообщества всегда возникают, складываются из готовых частей (представителей различных видов или целых комплексов видов), имеющих в окружающей среде. Этим способ их возникновения отличается от формирования отдельного организма, особи, которое происходит путём постепенного дифференцирования зачатков.

2. Части сообщества заменяемы. Один вид (или комплекс видов) может занять место другого со сходными экологическими требованиями без ущерба для всей системы. (Части же (органы) любого организма уникальны).

3. Если в целостном организме поддерживается постоянная координация, согласованность деятельности его органов, клеток и тканей, то надорганизменная система существует в основном за счёт уравнивания противоположно направленных сил. Интересы многих видов в биоценозе прямо противоположны. Например, хищники-антагонисты своих жертв, но, тем не менее, они существуют вместе, в рамках одного сообщества.

4. Сообщества основаны на количественной регуляции численности одних видов другими.

5. Предельные размеры организма ограничены его внутренней наследственной программой. Размеры надорганизменных систем определяются внешними причинами. Так, биоценоз сосняка-беломошника может занимать небольшой участок среди болот, а может простирается на значительные расстояния, на территории с относительно однородными абиотическими условиями.

Сообщества вполне объективно, реально существуют в природе. Часть экологии, которая изучает закономерности сложения сообществ и совместной жизни в них живых организмов, получила название синэкология, или биоценология.

#### Структура биоценоза.

Выделяют видовую структуру биоценоза, пространственную структуру биоценоза и экологическую структуру биоценоза.

*Видовая структура биоценоза.* Под видовой структурой биоценоза понимают разнообразие в нём видов и соотношение их численности или массы. Различают богатые и бедные видами биоценозы. Везде, где условия абиотической среды приближаются к

оптимальным для жизни, возникают чрезвычайно богатые видами сообщества. Например, тропические леса, коралловые рифы. И наоборот в пустынях и тундрах, там где факторы среды далеко уклоняются от среднего оптимального для жизни уровня, сообщества сильно обеднены.

Закономерность (правило) А. Уоллеса: по мере продвижения от полюсов к экватору наблюдается увеличение видового разнообразия биоценозов.

Видовой состав биоценозов, кроме того, зависит от длительности их существования, истории каждого биоценоза. Молодые, формирующиеся сообщества обычно включают меньший набор видов, чем давно сложившиеся, зрелые.

Но даже самые обеднённые биоценозы включают несколько десятков организмов, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам. Почти все наземные и большинство водных биоценозов включают в свой состав и микроорганизмы, и растения, и животных. Но встречаются биоценозы, где нет растений (например, в пещерах или на дне морей и океанов).

Богатые видами природные сообщества включают тысячи, и даже десятки тысяч видов, объединяемых сложной системой разнообразных взаимосвязей. Сложность видового состава сообществ в значительной мере зависит от разнородности среды обитания. В таких биотопах, где могут найти для себя условия различные по экологическим требованиям виды, формируются более богатые по флоре и фауне сообщества.

#### Опущенный эффект.

Влияние разнообразия условий на разнообразие видов проявляется в так называемом «опущенном», или «пограничном», эффекте. Общеизвестно, что на опушках обычно пышнее и богаче растительность, гнездится больше видов птиц, встречается больше видов насекомых, чем в глубине леса. На опушке разнообразнее условия освещённости, влажности и температуры. Чем сильнее различия двух соседствующих биотопов, тем разнороднее условия на их границе и тем сильнее проявляется пограничный эффект. Видовое богатство сильно возрастает в местах контактов лесных и травянистых, водных и сухопутных сообществ. Проявление пограничного эффекта свойственно флоре и фауне промежуточных полос между контрастирующими природными зонами (лесотундра, лесостепь).

Разнородность среды создаётся как абиотическими факторами, так и самими живыми организмами. Каждый вид создаёт условия для закрепления в биоценозе и других видов, связанных с ним трофическими и топическими отношениями. Для животных дополнительное разнообразие среды создаёт растительность. Чем сильнее она развита и чем больше расчленена, тем более многообразны микроклиматические условия в биоценозе, тем больше видов животных он может вместить. Т.е. чем больше экологических ниш в биоценозе, тем богаче его видовой состав. В свою очередь, число возможных экологических ниш возрастает с увеличением видового разнообразия сообществ.

## ЛЕКЦИЯ 14.

### **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША. СТРУКТУРА БИОЦЕНОЗОВ**

Термин «экологическая ниша» был введён в литературу независимо двумя исследователями – американским зоологом Дж. Гриннеллом (1914) и английским экологом Ч. Элтоном (1927).

Ни Гриннелл, ни Элтон не дали чёткого определения этому понятию. Оба автора подразумевали под экологической нишей место, занимаемое каким-либо видом в сообществе. При этом Дж. Гриннелл уделял большее внимание чисто пространственному распределению видов относительно друг друга, а Ч.Элтон – положению вида в цепях питания.

Экологи пользуются термином местообитание для обозначения места, где живёт организм, тогда как термин экологическая ниша относится к роли, которую играет организм

в экосистеме; иначе говоря, местообитание – это «адрес», тогда как ниша – это «профессия». Т.о., можно сказать, что кенгуру, бизон и сайгак, систематически далёкие друг от друга занимают сходную экологическую нишу в экосистеме степей.

Положение вида, которое он занимает в общей системе биоценоза, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды называют экологической нишей вида.

Концепцию экологической ниши разрабатывали Дж. Гриннелл, Ч.Элтон, Г. Хатчинсон, Ю.Одум и др.

Экологическая ниша. Специализация вида по питанию, использованию пространства, времени активности и другим условиям характеризуется как сужение его экологической ниши, обратные процессы – как расширение. На расширение или сужение экологической ниши вида в сообществе большое влияние оказывают конкуренты. Правило конкурентного исключения, сформулированное Г.Ф.Гаузе для близких по экологии видов, может быть выражено таким образом, что два вида не уживаются в одной экологической нише.

У близкородственных видов, живущих вместе, обычно наблюдается очень тонкие разграничения экологических ниш. Так, пасущиеся в африканских саваннах копытные по-разному используют пастбищный корм: зебры обрывают в основном верхушки трав, антилопы гну кормятся тем, что оставляют им зебры, выбирая при этом определённые виды растений, газели выщипывают самые низкие травы, а антилопы топи довольствуются высокими сухими стеблями, оставшимися после других травоядных.

Такое же «разделение труда» в южноевропейских степях осуществляли когда-то дикие лошади, сурки и суслики.

В наших зимних лесах насекомоядные птицы, кормящиеся на деревьях, также избегают конкуренции друг с другом за счёт разного характера поиска. Например, поползни и пищухи собирают пищу на стволах. При этом поползни обследуют дерево, быстро схватывая попадающихся на глаза насекомых или семена, оказавшиеся в крупных трещинах коры, тогда как мелкие пищухи тщательно обшаривают на поверхности ствола малейшие отверстия, в которые проникает их тонкий шиловидный клюв.

Зимой в смешанных стайках большие синицы ведут широкий поиск на деревьях, в кустах, на пнях, а часто и на снегу; синицы-гаички обследуют преимущественно крупные ветви; длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей; мелкие королики тщательно обшаривают верхние части крон хвойных.

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Они могут быть резко разграничены в индивидуальном развитии в зависимости от стадии онтогенеза (например, головастики и взрослые лягушки).

Усиление межвидовой конкуренции приводит к сужению экологической ниши вида. Внутривидовая конкуренция способствует расширению экологической ниши. При возросшей численности вида начинается использование дополнительных кормов, освоение новых местообитаний, появление новых биоценологических связей.

Самая жёсткая конкуренция с непредвиденными последствиями возникает, если мы вводим в сообщества новые виды животных или растений, не учитывая уже сложившихся отношений. И наоборот, если интродуцированный вид не встречает конкурентов, он приживается легко и успешно. Например, акклиматизация ондатры в Сибири, где практически не было грызунов со сходным образом жизни.

Кроме числа видов, входящих в состав биоценоза, для характеристики его видовой структуры важно определить их количественное соотношение. Если сравнить например, две группировки, включающие по 100 особей пяти одинаковых видов, с биоценотической точки зрения они могут оказаться неравноценными. Группировка, в которой 96 особей из 100 принадлежат к одному виду и по одной особи – к четырём другим, выглядит гораздо более однообразной, чем та, в которой все 5 видов представлены одинаково – по 20 особей.

Для оценки количественного соотношения видов в биоценозах используют индекс разнообразия Шеннона. Он вычисляется по формуле:

$$H = \sum P_i \log_2 P_i$$

Где  $\sum$ -знак суммы,  $P_i$ -доля каждого вида в сообществе (по численности или по массе, а  $\log_2 P_i$ - двоичный логарифм  $P_i$ ).

Виды, входящие в состав одного биоценоза, сильно различаются по численности. Одни из них встречаются редко, другие настолько часто, что определяют внешний облик биоценоза.

В каждом сообществе можно выделить группу основных, наиболее многочисленных видов, связи между которыми являются определяющими для функционирования биоценоза в целом.

Виды, преобладающие по численности, являются доминантами сообщества. Доминанты господствуют в сообществе и составляют его «видовое ядро». Но не все доминантные виды одинаково влияют на биоценоз. Среди них выделяются те, которые своей жизнедеятельностью в наибольшей степени создают среду для всего сообщества и без которых существование большинства других видов невозможно. Такие виды называются эдификаторами (лат. строители). Основными эдификаторами наземных биоценозов выступают определённые виды растений (в сосновых – сосна, в еловых – ель, в ковыльных степях – ковыль).

Иногда эдификаторами могут быть и животные. Например, в колонии сурков, именно их роющая деятельность определяет и характер ландшафта и микроклимат.

Кроме относительно небольшого числа видов-доминантов, в состав биоценоза входит обычно множество малочисленных и даже редких форм. Редкие и малочисленные виды также очень важны для жизни биоценоза. Они создают его видовое богатство, увеличивают разнообразие биоценологических связей и служат резервом для пополнения и замещения доминантов, т.е. придают биоценозу устойчивость и обеспечивают надёжность его функционирования в разных условиях.

#### Показатель разнообразия.

Показатель разнообразия представляет собой цифровое выражение первого биоценологического правила А.Тинемана, которое можно сформулировать так: при благоприятных условиях среды наблюдается большое число видов, каждый из которых представлен небольшим числом особей.

Показатель разнообразия при этом высокий. Когда условия среды неблагоприятны, видов немного, но все они имеют высокую численность. В этом случае показатель разнообразия низкий.

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

В наиболее богатых биоценозах практически все виды малочисленны. В тропических лесах редко можно встретить рядом несколько деревьев одного вида. В таких сообществах не происходит вспышек массового размножения отдельных видов, биоценозы отличаются высокой стабильностью.

Т.о. разнообразие биоценоза тесно связано с его устойчивостью: *чем выше видовое разнообразие, тем стабильнее биоценоз.*

Для оценки роли отдельного вида в видовой структуре биоценоза используют разные показатели, основанные на количественном учёте.

Обилие вида – это число особей данного вида на единицу площади или объёма занимаемого пространства.

Частота встречаемости характеризует равномерность или неравномерность распределения вида в биоценозе. Она рассчитывается как процентное отношение числа проб или учётных площадок. Численность и встречаемость вида не связаны прямой зависимостью. Вид может быть многочисленным, но с низкой встречаемостью или малочисленным, но встречающимся довольно часто.



Степень доминирования – показатель, отражающий отношение числа особей данного вида к общему числу всех особей рассматриваемой группировки. Обычно во всех биоценозах численно преобладают мелкие формы – бактерии и другие микроорганизмы. Поэтому при сравнении разноразмерных видов показатель доминирования по численности не может отразить особенности сообщества. Его рассчитывают не для сообщества в целом, а для отдельных группировок, в пределах которых разницей в размерах можно пренебречь. Такие группировки могут быть выделены по разным признакам: систематическому (птицы, насекомые, злаки, сложноцветные), экологическому, морфологическому (деревья, травы), или непосредственно по размерному (микрофауна, мезофауна и макрофауна почвы).

Сопоставляя общие характеристики разнообразия, количественные соотношения наиболее массовых видов в пределах разных размерных групп, обилие редких форм и другие показатели, можно получить представление о специфике видовой структуры сравниваемых биоценозов.

На основе топических связей в биоценозе формируются консорции – группы разнородных организмов, поселяющихся на теле, или в теле особи какого-либо определённого вида – центрального члена консорции.

Консорция – это совокупность разнородных организмов, тесно связанных между собой и зависящих от центрального члена, или ядра сообщества.

Отдельные консорции могут быть разной степени сложности. Так как каждый член крупной консорции может быть, в свою очередь, центром более мелкого объединения, можно выделить консорции первого, второго и даже третьего порядка.

Таким образом, биоценоз – это система связанных между собой консорций, возникающих на основе теснейших топических и трофических отношений между видами.

#### Пространственная структура биоценоза.

Пространственная структура биоценоза определяется прежде всего сложением его растительной части – фитоценоза, распределением наземной и подземной массы растений. При совместном обитании растений, разных по высоте, фитоценоз часто приобретает чёткое ярусное сложение: ассимилирующие надземные органы растений и подземные их части располагаются в несколько слоёв, по-разному используя и изменяя среду.

Ярусность – это вертикальное расслоение биоценозов на равновысокие структурные части.

Ярусность особенно хорошо заметна в лесах умеренного пояса. Ярусность позволяет растениям более полно использовать световой поток: под пологом высоких растений могут существовать теневыносливые, вплоть до тенелюбивых, перехватывая даже слабый солнечный свет. Отличаются также и такие факторы как температура, влажность, движение воздуха (ветер), содержание углекислого газа. Т.о. ярусы находятся в разной экологической обстановке, что сказывается на жизни растений и животных, обитающих в пределах этих ярусов.

Животные также преимущественно приурочены к тому или иному ярусу растительности. Так, среди птиц есть виды, гнездящиеся только на земле (овсянки, тетерева), другие в кустарниковом ярусе (славки, крапивник) или в кронах деревьев (зяблики, дрозды, хищники).

Расчленённость в горизонтальном направлении – мозаичность – свойственна практически всем фитоценозам, поэтому в их пределах выделяют структурные единицы, которые получили разные названия: микрогруппировки, синузии, парацеллы.

Синузия – это экологически и пространственно обособленная часть фитоценоза, состоящая из растений одной или нескольких близких жизненных форм.

Парацеллы – это структурные части горизонтального расчленения биоценоза, отличающиеся составом, структурой, свойствами компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена.

Мозаичность обусловлена рядом причин: неоднородностью микрорельефа, почв, средообразующим влиянием растений и их биологическими особенностями. Изменения

среды под влиянием жизнедеятельности отдельных видов растений создают так называемую фитогенную мозаичность.

Мозаичность, как и ярусность динамична: происходит смена одних микрогруппировок другими, разрастание или сокращение их в размерах.

#### Экологическая структура биоценоза.

Разные типы биоценозов характеризуются определённым соотношением экологических групп организмов, которое выражает экологическую структуру биоценоза.

Экологическая структура биоценоза – это его состав из экологических групп организмов, выполняющих в сообществе в каждой экологической нише определённые функции.

Биоценозы со сходной экологической структурой могут иметь разный видовой состав, т.к. в них одни и те же экологические ниши могут быть заняты сходными по экологии, но далеко не родственными видами.

Различия в экологической структуре биоценоза наиболее чётко проявляются при сравнении сообществ организмов в сходных биотопах разных регионов. К примеру, куница в европейской и соболь в азиатской тайге, дикие лошади и куланы в степях Азии занимают сходные экологические ниши и выполняют одни и те же функции.

Такие виды, выполняющие одни и те же функции в сходных биоценозах, называют викарирующими (от лат. – замещающими).

Конкретный вид для биоценоза явление случайное, но экологическая структура биоценозов строго закономерна.

Экологическую структуру сообществ отражает соотношение таких групп организмов, как гигрофиты, мезофиты и ксерофиты среди растений, или гигрофилы, мезофилы и ксерофилы среди животных.

Экологическая структура биоценоза в комплексе с видовой и пространственной, с особенностями экологической ниши служит его макроскопической характеристикой.

Макроскопическая характеристика в отличие от микроскопической характеристики, дающей представление о связях каждой популяции и вида в сообществе, даёт возможность определить свойства того или иного биоценоза, выяснить его устойчивость в пространстве и во времени, а также предвидеть последствия изменений, вызванных влиянием антропогенных факторов.

## ЛЕКЦИЯ 15. ЭКОСИСТЕМЫ

Под экосистемой понимают единую систему живых организмов и окружающих их неорганических тел, связанных между собой потоком энергии и круговоротом веществ.

Биоценоз и его биотоп составляют два нераздельных элемента, действующих друг на друга и образующих более или менее устойчивую систему, называемую экосистемой (Артур Тэнсли, 1935 г., англ. эколог). Таким образом, экосистема состоит из двух компонентов. Один из них – органический, это населяющий её биоценоз, другой – неорганический, т.е. биотоп, дающий пристанище этому биоценозу.

Интенсивность обмена веществ и энергии между компонентами экосистемы составляет один из её отличительных признаков. В термодинамическом отношении экосистема относится к открытым системам, относительно стабильным во времени. Элементами, поступающими в экосистему, являются солнечная энергия, минеральный состав почвы, газы атмосферы и вода; выходящими элементами, покидающими экосистему являются тепло, кислород, углекислый и другие газы, перегной и биогенные вещества, переносимые водой.

Большинство экосистем сложилось в ходе длительной эволюции и является результатом приспособления видов к окружающей среде. Экосистемы обладают саморегуляцией и способны противостоять изменениям окружающих условий и резким колебаниям плотности популяций.

Экосистема в целом объединяет абиотические органические и неорганические вещества среды, автотрофные организмы – продуценты, способные синтезировать органические вещества за счёт неорганической среды, гетеротрофные организмы – консументы и организмы, разлагающие органические вещества на неорганические – редуценты.

В других экосистемах могут быть представлены не все три категории организмов. В частности, малые экосистемы не содержат организмов-продуцентов и поэтому зависят от соседних экосистем.

Живые организмы, входящие в состав биоценоза, неодинаковы с точки зрения специфики ассимиляции ими вещества и энергии. В отличие от растений животные не способны к реакциям фотосинтеза, а вынуждены использовать солнечную энергию опосредованно – через органическое вещество, созданное фотосинтетиками.

Таким образом, в экосистеме образуется цепь последовательной передачи вещества и эквивалентной ему энергии от одних организмов к другим или так называемая трофическая, или пищевая цепь.

Пищевой (трофической) цепью называют ряд живых организмов, в котором одни организмы поедают предшественников по цепи и в свою очередь оказываются съеденными теми, кто следует за ними.

Существует два типа пищевых цепей: одни начинаются живыми растениями, которыми питаются травоядные животные (пастбищные); другие начинаются неживыми и более и менее разложившимися веществами растительного или животного происхождения, потребляемыми детритными формами (детритные).

1. В случае, если пищевая цепь начинается с живых растений, можно выделить следующие категории:

А) Продуценты. Это растения, обладающие хлорофиллом. В наземных экосистемах это, главным образом, цветковые растения. В водной среде синтезирующей способностью наделены микроскопические планктонные водоросли.

Б) Первичные консументы питаются автотрофными продуцентами. Это, в основном, травоядные животные (насекомые, грызуны, копытные). В водной среде это мелкие ракообразные и моллюски, живущие за счёт фитопланктона.

В) Вторичные консументы питаются травоядными и являются, следовательно, плотоядными животными.

Г) К третичным консументам принадлежат плотоядные, которые в свою очередь питаются плотоядными животными, т.е. вторичными консументами.

Можно выделить также консументов 4-го, 5-го порядка. Обычно пищевые цепи состоят не более как из 5-6 звеньев.

Д) Конечное звено пищевой цепи образуют так называемые деструкторы (редуценты) – организмы, разлагающие органические вещества. Это, преимущественно микроорганизмы (бактерии, дрожжи, грибы-сапрофиты), поселяющиеся в трупах и экскрементах и постепенно их разрушающие.

Среди пищевых цепей, начинающихся с живых автотрофных растений, можно выделить *цепи хищников* и *цепи паразитов*.

Пищевые цепи хищников идут от продуцентов к травоядным, поедаемым мелкими плотоядными; последние в свою очередь поедаются более крупными хищниками. По мере продвижения по цепи хищников животные все более увеличиваются в размерах и уменьшаются численно.

Примеры: трава → кролик → лисица.

Сосна → тля → божьи коровки → пауки → насекомоядные птицы → хищные птицы.

Пищевые цепи паразитов в отличие от рассмотренных цепей ведут к организмам, всё более уменьшающимся в размерах и увеличивающимся численно.

Пример: трава → травоядное млекопитающее → блохи → жгутиковые.

2. Детритные цепи.

Многие пищевые цепи начинаются с неживых органических веществ, когда консументами оказываются детритоядные организмы, относящиеся к различным систематическим группам. Это могут быть мелкие животные, преимущественно многочисленные беспозвоночные, которые живут в почве, питаясь опавшей листвой, или же бактерии и грибы, разлагающие органические вещества.

Примеры: детрит → детритофаг → хищник

Листовая подстилка → дождевой червь → черный дрозд → ястреб-перепелятник

Мёртвое животное → личинки падальных мух → травяная лягушка → обыкновенный уж.

Пищевые цепи, начинающиеся с растительоядных и детритоядных организмов, чаще всего представлены в экосистемах одновременно, но почти всегда одна из них доминирует над другой.

Организмы считают принадлежащими к одному трофическому уровню в том случае, когда в цепи питания они отделены от растительности с хлорофиллом равным числом звеньев. Зелёные растения составляют по своей природе первый трофический уровень. (В цепи питания, включающей детритоядных, первый трофический уровень образуют органические остатки).

В рассмотренных схемах пищевых цепей каждый организм представлен как питающийся другими организмами какого-то одного типа. Реальные же пищевые связи в экосистеме намного сложнее, так как животное может питаться организмами разных типов из одной и той же пищевой цепи или из разных пищевых цепей, например, хищники верхних трофических уровней. Нередко животные питаются как растениями, так и другими животными. Их называют всеядными. Таким образом, все три типа пищевых цепей всегда сосуществуют в экосистеме так, что её представители объединены многочисленными пересекающимися пищевыми связями.

Поскольку данное растение или животное может служить пищей как различным травоядным, так и плотоядным, пищевые цепи чаще всего перекрещиваются друг с другом, составляя пищевую сеть. (См. таблицы).

Пищевые сети в экосистемах весьма сложные, и можно сделать вывод, что энергия, поступающая в них, долго мигрирует от одного организма к другому.

#### Экологические пирамиды.

Трофическую структуру экосистемы можно описать, пользуясь данными по численности особей, биомассы или энергии.

Эту структуру можно изобразить также графически с помощью экологических пирамид.

##### 1. Пирамиды чисел.

Если представить пищевую цепь хищников в виде расположенных один на другом прямоугольников равной высоты, длина которых пропорциональна числу особей в каждом трофическом уровне, то получается фигура, называемая пирамидой чисел. Она тем выше, чем больше число трофических уровней включает данная цепь. Поскольку число особей от первого к последнему уровню обычно уменьшается, пирамида имеет вид треугольника, обращённого вершиной вверх.

*Постепенное сужение пирамиды сверху отражает уменьшение количества организмов, способных удовлетворить свои энергетические потребности за счёт предыдущего уровня.* Эта закономерность получила название правила экологической пирамиды.

Пирамида чисел, введённая Ч.Элтоном (1927) особенно наглядно проявляется, так как:

1) В любой экосистеме животные мелких размеров численно превосходят крупных и размножаются быстрее.

2) Для всякого хищного животного существует нижний и верхний пределы размеров их жертв. Верхний предел определяется тем, что хищник не в состоянии одолеть животное, намного превышающее размер его собственного тела. Нижний предел определяется тем, что при слишком малом размере добычи охота за ней теряет для хищников какой-либо смысл. Поэтому для хищников каждого вида, как правило, существует оптимальный размер жертв.

##### Пирамида биомасс.

Вторым способом изображения структуры экосистемы является пирамида биомасс, в которой для каждого трофического уровня указывают биомассу соответствующих организмов. В случае пищевой цепи хищников биомасса организмов имеет обычно форму треугольника с вершиной, обращённой вверх.

Правило пирамиды биомасс – суммарная масса растений оказывается больше, чем масса всех фитофагов и травоядных, а масса тех, в свою очередь, превышает массу всех хищников.

Существуют и исключения, относящиеся к некоторым водным экосистемам, в которых биомасса фитопланктона уступает биомассе зоопланктона, но зато её биомасса быстрее обновляется.

#### Пирамиды энергии.

Пирамиды энергии являются наилучшим способом графического изображения структуры экосистемы. Пирамида энергии обладает рядом преимуществ:

1. Она отражает скорость образования биомассы в отличие от пирамид численности и биомассы, описывающих только текущее состояние организмов в отдельный момент времени. Каждая ступенька пирамиды энергии отражает количество энергии (на единицу площади или объёма), прошедшей через определённый трофический уровень за определённый период.

2. При одинаковой биомассе два вида совсем не обязательно содержат одинаковое количество энергии. Поэтому сравнение, основанное на биомассе, может ввести в заблуждение.

3. Пирамиды энергии позволяют сравнивать не только различные экосистемы, но и относительную значимость популяций внутри одной экосистемы, не получая при этом перевёрнутых пирамид

4. К основанию пирамиды энергии можно добавить ещё один прямоугольник, отображающий поступление солнечной энергии.

Пирамида продукции отражает законы расходования энергии в пищевых цепях.

Правило пирамиды продукции: на каждом предыдущем трофическом уровне количество биомассы, создаваемой за единицу времени больше, чем на последующем.

#### Перенос энергии и продуктивность экосистем.

Трофическая цепь в экосистеме есть одновременно цепь энергетическая, т.е. последовательный упорядоченный поток передачи энергии Солнца от продуцентов ко всем остальным звеньям.

Принимая, что приспособленные к среде организмы живут в определённом ареале биосферы, их число и темп жизнедеятельности зависят, в конечном счёте от скорости переноса энергии через биологическую часть системы и от скорости, с которой вещества циркулируют в пределах системы, или обмениваются с окружающими системами.

Важно подчеркнуть, что циркулируют также и вещества, не дающие энергии, но не сама энергия. Азот, углерод, вода и другие вещества, из которых состоят живые организмы, многократно обращаются между живыми и неживыми системами. Иными словами, тот или иной атом материи может быть использован вновь и вновь. Энергия же используется данным организмом или популяцией лишь однократно. Она превращается в тепло и быстро исчезает из этой системы. Пища, съеденная за завтраком, для нас больше не существует после того, как она была использована в процессе жизнедеятельности. Жизнь поддерживается непрерывным притоком солнечного света извне.

Односторонний приток энергии, как универсальное явление природы, представляет собой результат действия законов термодинамики. Первый закон утверждает, что энергия может переходить из одного вида (например, свет) в другой (например, потенциальная энергия пищи), но никогда не создаётся и не исчезает. Второй закон гласит, что не может быть ни одного процесса, связанного с превращением энергии, без деградации энергии из концентрированной формы в рассеянную. Т.к. некоторое количество энергии рассеивается в

недоступную тепловую энергию, не может быть самопроизвольного превращения, идущего со 100%-ной эффективностью.

Для эколога большое значение представляет взаимоотношение энергии и материи в экосистеме. Можно сказать, что односторонний поток энергии и круговорот веществ являются двумя великими принципами или законами общей биологии, т.к. они одинаково применимы ко всем условиям существования и ко всем организмам, включая человека.

В экосистеме имеет место непрерывный поток энергии, заключающийся в передаче её от одного пищевого уровня к другому. В силу второго закона термодинамики этот процесс связан с рассеиванием энергии на каждом последующем звене, т.е. с её потерями. Это рассеивание всё время компенсируется поступлением энергии от Солнца.

В процессе жизнедеятельности сообщества создаётся и расходуется органическое вещество. Это значит, что каждая экологическая система обладает определённой продуктивностью. Продуктивность оценивают, соотнося массу вещества с некоторой единицей времени, т.е. рассматривая её как скорость образования вещества (биомассы).

Основная, или первичная продуктивность экосистемы определяется как скорость, с которой лучистая энергия Солнца усваивается организмами-продуцентами в процессе фотосинтеза.

Например, если за год в результате фотосинтеза растительные организмы леса образовали 5 тонн органического вещества на 1 га, то это и будет общая, или валовая первичная продуктивность.

Однако в процессе жизнедеятельности растений часть созданного вещества расходуется на дыхание и, следовательно, в единицу времени на единице площади накапливается меньше биомассы, чем её было создано.

Всё накопленное экологической системой вещество, за вычетом того вещества, которое израсходовано на дыхание, составляет фактическую, или чистую первичную продуктивность сообщества.

Органическое вещество, образующее чистую первичную продуктивность, доступно гетеротрофным организмам. Консументы тоже создают органическое вещество за счёт чистой первичной продукции. Продуктивность консументов носит название вторичной.

Расчёты показывают, что 1 га леса в среднем ежегодно воспринимает  $2,1 \times 10^8$  кдж энергии Солнца (где  $10^8$  - 9 степень). Однако если всё запасённое за год растительное вещество сжечь, то в результате получится всего  $1,1 \times 10^8$  кдж ( $10^8$  - 6), что составляет около 0,5%. Это значит, что фактическая продуктивность зелёных растений, или первичная продуктивность, не превышает 0,5%.

Вторичная продуктивность исключительно низка: при передаче от каждого предыдущего звена трофической цепи к последующему теряется 90-99% энергии. Если, например, растениями на 1 кв.м поверхности почвы создано за сутки количество вещества, эквивалентное примерно 84 кдж, то продукция первичных консументов составит 8,4 кдж, а вторичных – не превысит 0,8 кдж. Есть конкретные расчёты, показывающие, что для образования 1 кг говядины необходимо 70-90 кг свежей травы.

#### Динамика экосистем.

Сообщества непрерывно изменяются. Одни организмы умирают, а на смену им рождаются другие. А между тем внешний вид и состав большинства сообществ не изменяются. Дубы сменяются дубами, дрозды дроздами и так далее в непрерывном процессе самовозобновления. Если сообщество разрушается, что бывает, например, при выкорчёвке леса под пашню, пожаре в лесу, восстановление его происходит медленно. Виды, первыми приспособившиеся к нарушенному местообитанию последовательно замещаются членами первоначальной ассоциации до тех пор, пока сообщество не достигнет своей прежней структуры и состава.

Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется сукцессией, а достигаемая, в конечном счёте растительная формация – климаксом.

Сукцессия – последовательное замещение популяций в каком-либо местообитании путём закономерного продвижения к устойчивому состоянию.

Климакс – конечная стадия сукцессионной последовательности; сообщество достигшее стационарного состояния при определённом наборе условий среды.

Этими терминами описывают естественные процессы, привлёкшие к себе внимание первых экологов. В 1916 г. эколог Ф.Клементс (университет Миннесота), сформулировал основные этапы сукцессии:

1. Возникновение незанятого жизнью участка.
2. Миграция на него различных организмов или их зачатков.
3. Приживание их на данном участке.
4. Конкуренция их между собой.
5. Преобразование живыми организмами местообитания, постепенной стабилизации условий и отношений.

Экологи разделяют сукцессии на две группы в соответствии с их происхождением. Обоснование и развитие растительных сообществ во вновь образовавшихся местообитаниях, в которых прежде растений не было, -- на песчаных дюнах, на застывших потоках лавы, породах, обнажившихся в результате эрозии или отступления льдов, называют первичной сукцессией.

Восстановление естественной растительности в какой-либо местности после серьёзного разрушения называют вторичной сукцессией.

Изучение сукцессий показало, что обнаруживаемые в данной области многочисленные серии, каждая из которых развивается в особых условиях, сложившихся в локальной среде приходят к климаксовому сообществу.

Ф.Клементс в 1916 г. сформулировал концепцию зрелого сообщества как некой естественной единицы: «Изучение развития растительности должно исходить из допущения, что климаксовая формация представляет собой некую органическую единицу. Подобно организму, формация возникает, растёт, достигает зрелости и умирает. Её реакции на местообитание проявляются в процессах или функциях и в структурах, которые представляют собой воплощение, а также результат этих функций. Кроме того, каждая климаксовая формация способна воспроизводить себя, достаточно точно, повторяя стадии своего развития. Жизненный цикл данной формации - сложный, но вполне определённый процесс, сравнимый в своих основных чертах с жизненным циклом отдельного растения.»

Общие закономерности сукцессий. Изменения в экосистеме во время сукцессии.

Сукцессия является закономерным, направленным процессом и изменения, которые происходят на той или иной её стадии, свойственны любому сообществу и не зависят от его видового состава или географического положения. Основными называют четыре типа сукцессионных изменений (Ю.Одум):

1. В процессе сукцессии виды растений и животных непрерывно сменяются.
2. Сукцессионные изменения всегда сопровождаются повышением видового разнообразия организмов.
3. Биомасса органического вещества увеличивается по ходу сукцессии.
4. Снижение чистой продукции сообщества и повышение интенсивности дыхания – важнейшие явления сукцессии.

Смена фаз сукцессии идёт в соответствии с определёнными правилами. Каждая фаза готовит среду для возникновения последующей. Здесь действует *закон последовательности прохождения фаз развития*: фазы развития природной системы могут следовать лишь в эволюционно закреплённом (исторически, экологически обусловленном) порядке, обычно от относительно простого к сложному, как правило, без выпадения промежуточных этапов, но, возможно, с очень быстрым их прохождением или эволюционно закреплённым отсутствием.

Линдемман (1942) экспериментально доказал, что сукцессии сопровождаются повышением продуктивности вплоть до климаксового сообщества, в котором превращение энергии происходит наиболее эффективно. Данные исследования сукцессий дубовых и дубово-

ясеневых лесов показывают, что на поздних стадиях их продуктивность действительно возрастает. Однако при переходе к климаксовому сообществу обычно происходит снижение общей продуктивности. Таким образом, продуктивность в старых лесах ниже, чем в молодых, которые в свою очередь могут иметь меньшую продуктивность, чем предшествовавшие им более богатые видами ярусы травянистых растений.

Сходное падение продуктивности наблюдается и в некоторых водных системах. Для этого есть несколько причин. Одна из них то, что накопление питательных веществ в растущей биомассе леса на корню может вести к уменьшению их круговорота. Снижение общей продуктивности могло быть просто результатом уменьшения жизнеспособности особей по мере увеличения их среднего возраста в сообществе.

По мере прохождения сукцессии всё большая доля доступных питательных веществ накапливается в биомассе сообщества, и соответственно уменьшается их содержание в абиотическом комплексе экосистемы (в почве или воде).

Снижение разнообразия видов в климаксе не означает малой его экологической значимости. Разнообразие видов формирует сукцессию, её направление, обеспечивает заполненность реального пространства жизнью. Недостаточное количество видов, составляющих комплекс, не могло бы сформировать сукцессионный ряд, и постепенно, с разрушением климаксовых экосистем произошло бы полное опустынивание планеты.

При потере одного или группы видов в результате их уничтожения (антропогенное исчезновение местообитаний, режы вымирание) достижение климакса не является полным восстановлением природной обстановки. Фактически это новая экосистема, потому что в ней возникли новые связи, утеряны многие старые, сложилась иная «притёртость» видов. В старое состояние экосистема вернуться не может, так как утерянный вид восстановить невозможно.

При изменении любого абиотического или биотического фактора, например, при устойчивом похолодании, интродукции нового вида, вид, который плохо приспособлен к новым условиям, ожидает один из трёх путей:

1. *Миграция.* Часть популяции может мигрировать, найти местообитания с подходящими условиями и продолжить там своё существование.

2. *Адаптация.* В генофонде могут присутствовать аллели, которые позволят отдельным особям выжить в новых условиях и оставить потомство. Через несколько поколений под действием естественного отбора возникает популяция, хорошо приспособленная к изменившимся условиям существования.

3. *Вымирание.* Если ни одна особь популяции не может мигрировать, опасаясь воздействия неблагоприятных факторов, а те уходят за пределы устойчивости всех индивидов, то популяция вымрет, а её генофонд исчезает.



## Список литературы для студентов по курсу экологии

### Основная литература

1. Акимова Т.А., Хаскин В.В. Архитектурная Экология. Человек – Экономика – Биота – Среда: учебник. Издательство: Юнити-Дана, 2011. 495 с
2. Петров К.М. Архитектурная экология: взаимодействие общества и природы: Учебное пособие для вузов. Издательство: Химиздат, 2014. 352 с.

### Дополнительная литература

3. Петров К.М. Экология человека и культура: Учебное пособие. Издательство: Химиздат, 2014. 384 с.
4. Стадницкий Г.В. Экология: Учебник для вузов. Издательство: Химиздат, 2014. 296 с
5. Степановских А.С. Биологическая экология. Теория и практика: учебник. Издательство: Юнити-Дана, 2009. 791 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

Лекция 1. Введение .....	3
Лекция 2. Основные современные подходы к экологии.....	7
Лекция 3. Методика исследований в экологии и общеэкологическая методология.....	9
Лекция 4. История экологии .....	13
Лекция 5. Основные закономерности действия экологических факторов на организмы. Специфика факторов экологии .....	16
Лекция 6. Важнейшие абиотические факторы и адаптации к ним организмов.....	20
Лекция 7. Основные среды жизни .....	28
Лекция 8. Биоритмы... ..	34
Лекция 9. Жизненные формы организмов .....	38
Лекция 10. Биотические взаимоотношения .....	47
Лекция 11. Популяции.....	52
Лекция 12. Динамика численности популяций .....	56
Лекция 13. Биоценозы .....	60
Лекция 14. Экологическая ниша. Структура биоценозов .....	63
Лекция 15. Экосистемы .....	67
Список литературы для студентов по курсу экологии .....	73

