

ФГБОУ ВПО «УЛЬЯНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра биологии, экологии и природопользования

Е.В. Рассадина, Ж.А. Антонова

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ

Ульяновск

2015

УДК 574.3 (075.8)

Р 24

Экология популяций и сообществ: учебно-методическое пособие /Е.В. Рассадина, Ж.А. Антонова. – Ульяновск: УлГУ, 2015. – 360 с.

Рецензенты:

Иванова Л.А. – доцент кафедры общей и биологической химии УлГУ, кандидат биологических наук.

Видеркер М.А. – доцент кафедры информатики ФГБОУ ВПО «Ульяновская ГСХА им. П.А. Столыпина», кандидат биологических наук.

Авторы:

Рассадина Е.В. – доцент кафедры биологии, экологии и природопользования УлГУ, кандидат биологических наук.

Антонова Ж.А. – доцент кафедры биологии, экологии и природопользования УлГУ, кандидат биологических наук.

В учебно-методическом пособии изложены теоретические основы и методология экологии популяций и сообществ. Входящие в пособие примеры семинарских и практических занятий содержат современные методы активного обучения. Реализует общий (базовый) уровень обучения экологии популяций и сообществ и решает задачи формирования у студентов практических экологических знаний, освоения методов анализа сообществ живых организмов различных уровней. В пособие включена информация, расширяющая и углубляющая содержательные блоки (дополнительная информация по разделам).

Пособие предлагается использовать при проведении лекционных, семинарских и практических занятий в высших учебных заведениях у студентов специальностей и направлений бакалавриата биолого-экологической направленности, а также для студентов других специальностей и направлений бакалавриата в рамках изучаемого ими учебного курса «Экология».

Пособие предназначено для студентов специальностей и направлений бакалавриата «экология», «природопользование», «биология» высших учебных заведений.

Издается по решению учебно-методического совета ИМЭиФК Ульяновского государственного университета

Содержание

I Курс лекций	
Раздел 1. Демэкология	
Лекция 1. Введение в экологию популяций и сообществ.....	
Лекция 2. Статические и динамические характеристики популяции	
Лекция 3. Гомеостаз популяций	
Лекция 4. Динамика популяций	
Лекция 5. Динамика численности популяций. Экологические стратегии.....	
Лекция 6. Типы взаимоотношения популяций	
Раздел 2. Синэкология	1
Лекция 7. Место популяции в биоценозе. Экологическая ниша	1
Лекция 8. Понятие об экологических сукцессиях	1
Лекция 9. Природные экосистемы Земли как хронологические единицы биосферы.....	1
Лекция 10. Пресноводные и морские экосистемы	1
Раздел 3. Биосферология	1
Лекция 11. Биосфера — глобальная экосистема Земли.....	1
II Лабораторный практикум.....	2
Раздел 1. Демэкология	2
Тема 1. Понятие об экологии популяций и сообществ. Основные свойства популяций	2
Тема 2. Статические и динамические характеристики популяции. Модель изменения численности популяций с учетом внутривидовой конкуренции (модель Ферхюльста)	2
Тема 3. Взаимодействия популяций. Компьютерное моделирование в экологии	2
Раздел 2. Синэкология	2
Тема 4. Потoki вещества и энергии в экосистемах. Оценка состояния популяций промысловых рыб и других гидробионтов водных биоценозов	2
Тема 5. Типы и классификации сообществ и экосистем и их оценка.	

Методики оценки стабильности развития и флуктуирующая асимметрия	2
III Темы и задания для семинарских занятий	2
Тема 1. Популяция: экологические характеристики	2
Тема 2. Популяция: этологическая структура	2
Тема 3. Популяция: кривые выживания и роста.....	2
Тема 5. Типы взаимодействия популяций.....	2
Тема 6. Биоценоз	2
Тема 7. Пищевые цепи. потоки энергии	2
Тема 8. Смена экосистем.....	2
Тема 9. Решение задач по генетике популяций	2
Тесты для промежуточного или выходного контроля по «Экологии популяций и сообществ»	2
Глоссарий.....	2
Список литературы	3

I Курс лекций

Раздел 1. Демэкология

Лекция 1. Введение в экологию популяций и сообществ

План:

1. Определение популяции
2. Территориальная иерархия популяций
3. Экологический и географический подходы к определению популяции

-1-

Вид - широкая совокупность особей с ареалом, часто простирающимся на десятки тысяч квадратных километров. И по этой причине он адаптируется к условиям среды не целиком, а отдельными популяциями, которые оказываются в разных условиях.

С.С.Четвериковым (1903) сформулировано *правило объединения в популяции*:

индивиды любого вида живого всегда представлены в природной среде не изолированными отдельностями, а только их определенным образом организованными совокупностями

Любой вид приспосабливается к постоянно изменяющимся условиям существования и утверждает себя во внешней, часто неблагоприятной, среде не индивидуально и даже не как простая сумма особей, а в форме определенных и своеобразных группировок организмов. Последние представляют собой единое функциональное целое - *популяцию*. По определению академика С.С. Шварца, *популяция - это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды*.

Популяция обладает общим генофондом и занимает определенную территорию. Важно подчеркнуть, что с позиций современной экологии популяцию рассматривают как *элементарную единицу процесса микроэволюции*,

поскольку она обладает уникальным и важнейшим для поддержания жизни вида в течение длительного периода качеством - способностью к перестройке своего генофонда в ответ на изменение экологических факторов среды обитания. У особей популяции формируются адаптации, соответствующие условиям той местности, где они обитают. Поэтому популяция представляет собой *развивающуюся единицу*, причем важнейшую в экологическом понимании. Она может существовать длительное время в регионе при наличии подходящего климата, питательных веществ и источника энергии, входя в состав пищевой сети, характерной для этой области экосистемы. Таким образом, популяция обладает не только самостоятельной эволюционной судьбой, но и является основным биотическим, т.е. живым, элементом экосистем.

Основным свойством популяции является ее непрерывное изменение, движение, динамика, что сильно влияет на структурно-функциональную организованность, продуктивность, биологическое разнообразие и устойчивость системы. Особи одной популяции оказывают друг на друга не меньшее воздействие, чем абиотические факторы среды или другие обитающие совместно виды организмов.

Специфические же внутривидовые связи - это отношения, связи с воспроизводством: между особями разных полов и между родительскими и дочерними поколениями. При этом важно подчеркнуть: во всех случаях в популяциях действуют законы, позволяющие таким образом использовать ограниченные ресурсы среды, чтобы обеспечить оставление потомства, что является генетической целью популяции.

Вышеизложенное подводит к заключению, что популяционный уровень занимает особое место в системе организации живого вещества, так как популяция есть не что иное, как первая надорганизменная биологическая макросистема. Как следствие этого зародилось и успешно функционирует целое научное направление - демэкология (от греч. *демо-*; - народ), рассматриваемое как раздел общей экологии, изучающий структурные и функциональные характеристики, динамику численности популяции, внутривидовые

группировки и их взаимоотношения, выясняющий условия, при которых формируются популяции, и др. При этом приоритетной для демэкологии проблемой являются биотические взаимоотношения.

Популяция - это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу.

У растений совокупность индивидуумов одного вида среди особей других видов называют *ценопопуляцией*.

Наиболее близким по значению к популяции является известное из курса истории понятие «племя».

Постоянное обновление популяции сопровождается сложными процессами обмена генетическим материалом, происходящим в результате случайного подбора родительских пар. В некотором смысле она напоминает котел, в котором происходит постоянное перемешивание материала, идущего на создание свойств новых, нарождающихся организмов. Одновременно происходит отбор и закрепление таких видовых признаков и свойств, которые оказываются полезными для поддержания жизни популяции в сложившихся условиях.

Необходимость сужения понятия «вид» до понятия «популяция» в биологии (в том числе и в экологии) вызвано следующим. Существование ареала распространения вида не означает реальной возможности всем особям свободно перемещаться в его границах. Степень подвижности особей выражается расстоянием, на которое может перемещаться животное, т. е. *радиусом активности*. Для растений этот радиус определяется расстоянием, на которое распространяется пыльца, семена или вегетативные части, способные дать начало новому растению. Для улитки он составляет несколько десятков метров, для ондатры - несколько сотен метров, для северного оленя - более ста километров.

Вследствие ограниченности радиуса активности лесные полевки,

обитающие в одном лесу, имеют мало шансов встретиться в период размножения с полевыми соседнего леса, хотя их встречи не исключаются полностью. Это приводит к обособлению отдельных групп - популяций. Так, например, популяцию образуют все особи окуня в небольшом озере или все деревья одного вида в лесу.

Таким образом, популяция представляет собой форму существования вида, обеспечивающую приспособленность его конкретным условиям среды. Все живые существа входят в популяции.

Численность популяций может резко меняться по сезонам, годам. Известно массовое размножение в некоторые годы леммингов (мелких грызунов), саранчи, болезнетворных микробов, божьих коровок. У видов животных и растений с большой продолжительностью жизни и малой плодовитостью численность популяции более устойчивая. У насекомых и мелких растений на открытых пространствах она нередко составляет сотни тысяч и миллионы особей.

Популяция обладает не только биологическими свойствами составляющих ее организмов, но и собственными, присущими только группе особей в целом. Рождаемость, смертность, возрастная структура, плотность населения и другие свойства могут иметь смысл только на групповом уровне. Основными экологическими характеристиками популяции считаются:

- *величина* по занимаемому пространству и по численности особей;
- *структура* возрастная, половая, пространственная, экологическая и др.;
- *динамика*.

Имея дело с растениями, особенно культурными, целесообразно, а иногда и проще учитывать **биомассу**, а не число особей.

Минимальный размер для самовоспроизводства на протяжении разных поколений подразумевает численность, достаточную для выживания популяции при резких ее изменениях.

Под *численностью популяции* понимают эффективную величину численности, т. е. число размножающихся животных, которое всегда меньше общего числа особей, составляющих популяцию.

Группы многочисленных видов одомашненных или селекционно выведенных домашних животных и растений можно считать популяциями лишь с серьезными оговорками, ибо они всецело зависят от человека. Тем не менее, при одичании домашние животные в природных условиях могут образовывать популяции.

-2-

В экологии достаточно широкое распространение получила концепция *иерархии* (соподчиненности) популяций в зависимости от размера занимаемой ими территории. Н.П. Наумов, например, ввел понятия элементарной, экологической и географической популяции, которые в свою очередь входят в ареал вида. *Элементарная (локальная)* популяция является совокупностью особей того или иного вида (например, белки), которая занимает какой-то небольшой участок однородной по условиям обитания площади. Очевидно, что число элементарных популяций в первую очередь определяется степенью разнообразности условий среды обитания, при этом чем они разнообразнее, тем большее число элементарных популяций можно выделить, и, естественно, наоборот. Укажем, что имеющее место смешение особей элементарных популяций, которое часто происходит в природе, размывает границы между последними.

Совокупность элементарных популяций формирует более крупную *экологическую популяцию*. Составляющие ее элементарные популяции весьма слабо изолированы друг от друга, между ними может происходить довольно часто обмен генетической информацией, но существенно реже, нежели между элементарными популяциями.

Характерным примером служит белка, которая обитает в различных типах леса. Вследствие этого можно достаточно четко выделить «сосновые», «село-пихтовые» и др. экологические популяции белки.

Экологические популяции слагаясь, образуют *географические популяции*. Последние включают группу особей, которые заселяют территорию с географически однородными условиями существования (тундра, тайга) и отличаются общностью приспособлений к климату и ландшафту. Следует отметить, что географические популяции довольно заметно разграничены и изолированы. Как правило, они могут отличаться рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей, а также плодовитостью и даже размерами особей.

Укажем, что чем ниже ранг популяций, тем более тесна связь между соседними популяциями, больше степень обмена особями и, естественно, менее выражены отличительные особенности. Раздробление же вида на множество мелких территориальных группировок есть не что иное, как проявление присущего популяции процесса приспособления к огромному разнообразию местных условий. Благодаря этому увеличивается генетическое многообразие вида и обогащается его генофонд, тем самым способствуя длительному существованию вида в постоянно изменяющихся условиях среды.

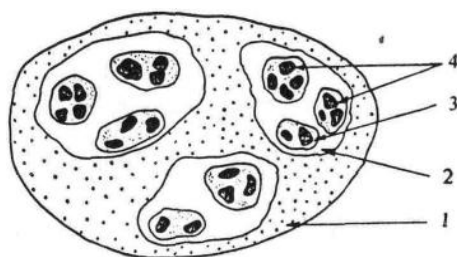


Рис. 1. Пространственные подразделения популяций (по Н. П. Наумову из И. Н. Пономаревой, 1975):

1 - ареал вида; 2-4 - соответственно географическая, экологическая и элементарная популяции

Таким образом, можно дать следующие определения:

Элементарная (локальная) популяция - это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади. Количество элементарных популяций, на которые распадается вид, зависит от разнородности условий в биогеоценозе: чем они разнообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот.

Нередко смешение особей элементарных популяций, происходящее в природе, стирает границы между ними.

Экологическая популяция формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным биогеоценозам. Например, белка заселяет различные типы леса. Поэтому могут быть четко выделены «сосновые», «елово-пихтовые» и другие экологические популяции ее. Они слабо изолированы друг от друга, и обмен генетической информацией между ними происходит довольно часто, но реже, чем между элементарными популяциями.

Географические популяции слагаются из экологических и охватывают группу особей, заселяющих территорию с географически однородными условиями существования. Географические популяции довольно основательно разграничены и относительно изолированы. Они различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Примером могут служить популяции белки в заенисейской тайге и смешанных лесах Беларуси, степная и тундровая популяции узкочерепной полевки.

Если под влиянием ряда факторов географическая популяция приобретает устойчивые особенности, отчетливо выделяющие ее из соседних, такая популяция называется географической расой или подвидом. В целом такие понятия, как географическая популяция, географическая раса, подвид, часто рассматриваются как синонимы. Например, вид «белка обыкновенная» насчитывает более 20 географических популяций, или рас, или подвидов.

В природе границы и размеры популяций определяются особенностями не только заселяемой территории, но и главным образом свойствами самой популяции. В основе всегда лежит степень ее генетического и экологического единства. Как показывает Н. П. Наумов, раздробление вида на множество мелких территориальных группировок является про-

цессом приспособления к огромному разнообразию местных условий. Это увеличивает генетическое многообразие вида и обогащает его генофонд.

Следовательно, каждый вид складывается из того или иного количества относительно изолированных популяций. Однако изоляция не бывает абсолютной. У животных она нарушается в период расселения молодняка, во время миграций и кочевок, у растений - при распространении пыльцы с помощью ветра и опылителей, при разносе семян и плодов. В результате перемешивания особей разных популяций поддерживается их общность в пределах вида.

В настоящее время уточнение понятия «популяция» связано с развитием популяционной генетики, позволившей установить, что популяция является элементарной единицей эволюции, а элементарный эволюционный акт заключается в адаптивном преобразовании популяции.

С экологической позиции единого четкого определения популяция еще не имеет. Наибольшее признание заслуживает определение, базирующееся на точке зрения С. С. Шварца. Исходя из этого определения, популяцией можно назвать лишь такую группировку особей, которая действительно является формой существования вида, способной самостоятельно развиваться в течение неограниченного времени.

На основании этих представлений становится очевидной несостоятельность употребления термина «популяция» для обозначения группы клеток, какой-нибудь одной генерации особей, сообщества особей разных видов, населения произвольно выбранной территории и т. д. Популяция - это внутривидовая группировка, вполне конкретная форма существования вида с определенными количественными и качественными параметрами.

Ареал вида (по Н.Ф. Реймерсу, 1990) - это область географического распространения (территория или акватория) особей рассматриваемого вида вне зависимости от степени постоянства их обитания в данной местности, но ис-

ключая места случайного попадания (заноса, залета, захода, заплыва и т.п.) в соседние регионы. Это одна из фундаментальных экологических характеристик популяции. Протяженность популяционного ареала определяется биологией вида, особенно радиусом его индивидуальной активности перемещения. Так, популяции видов относительно крупных животных (рыб, млекопитающих, птиц и др.), которые могут преодолевать большие пространства, имеют больший ареал по сравнению с популяциями видов мелких животных с ограниченной подвижностью. Ареал способен пульсировать т.е. он может расширяться или сокращаться даже в связи с сезоном года; существенное расширение границ ареала вида наблюдается при миграции и территориальной экспансии входящих в нее особей (наглядный пример здесь способность огромных стай саранчи преодолевать тысячи километров). В то же время в процессе освоения нового пространства и необходимости (подчас вынужденной) приспособления к новым экологическим условиям происходит формирование новых популяций. Это имело место, например, в Австралии, куда в целях охоты завезли из Европы кроликов. Последние в результате интенсивного размножения образовали новую популяцию.

Отталкиваясь от полученной информации, легче понять, что такое *вид*: это сложная биологическая система, которая состоит из группировок организмов - популяций, обладающих характерными особенностями строения, физиологии и поведения.

Итак, популяция может быть охарактеризована как внутривидовая группировка особей, конкретная форма существования вида, обладающая определенными количественными и качественными показателями. Популяция является *генетической единицей вида*: ее изменения обуславливают эволюцию данного вида.

Существует два подхода к пониманию популяции: генетический и экологический. При генетическом подходе под популяцией понимают группу особей одного вида, имеющих общий генофонд, т. е. все особи, которые потенциально мо-

гут скрещиваться и обмениваться генами. Такие популяции называются *менделевскими*. Однако генетическое понимание популяции оказалось неудобным для экологов, так как установить действительно ли особи, обитающие на определенной территории, имеют общий генофонд (т. е. могут скрещиваться) достаточно трудно, а подчас и просто невозможно. Поэтому в экологии используется иное, прагматическое (т. е. удобное для работы) понятие популяции.

Так, А.М. Гиляров определяет популяцию следующим образом: «Популяция - любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида». При этом сплошь и рядом популяции изолированы «менее, чем более» и переходят друг в друга. Поэтому очень часто их границы экологии устанавливают условно.

Кроме неизбежной условности границ популяций, которые устанавливаются с учетом биологического пространства и биологического времени, изучение популяций осложняется разнообразием их внутренней природы, зависящей от биологии организмов. Например, по-разному устроены популяции унитарных и модулярных организмов. У первых появлению каждого организма-генета предшествует половой процесс. У вторых из одного генета возможно появление многих десятков и тысяч генетических копий (раметов), которые получают путем простого деления.

К модулярным организмам относятся некоторые животные (мшанки, кораллы, губки, гидроиды, колониальные асцидии) и большинство растений, у которых модулем-метамером является часть побега (стебель с листом и почкой) или целый побег (у клональных растений - злаков, осоковых и некоторых других).

Ряд существенных различий, которые нужно учитывать при популяционных исследованиях, имеют растения и животные. Главное отличие заключается в том, что обладающие подвижностью животные могут более активно реагировать на складывающиеся условия внешней среды, избегая неблагоприятных стечений обстоятельств или рассредоточиваясь по территории для компенсации снижения запаса ресурса на единицу площади. Подвижность облегчает им и

защиту от хищников.

Растения прикреплены («заякорены») к почве и должны реагировать на меняющиеся абиотические (засуха, засоление и т. д.) или биотические (хищники, паразиты, конкуренция с более сильным партнером) условия за счет морфологических и физиолого-биохимических адаптации.

Вопросы к теме:

1. Определение популяции
2. Демэкология
3. Определение вида
4. Определение ареала
5. Элементарная популяция
6. Экологическая популяция
7. Географическая популяция
8. Экологический подход к определению популяции
9. Географический подход к определению популяции
10. Генетический подход к определению популяции

Лекция 2. Статические и динамические характеристики популяции

План:

1. Показатели популяций
2. Размер популяции (популяционные законы)
3. Возрастная и половая структуры популяций
4. Пространственная и этологическая структуры популяций

-1-

Являясь групповыми объединениями особей, популяции обладают рядом специфических показателей, которые не присущи каждой отдельно взятой особи. При этом выделяют две группы количественных показателей - статические и динамические.

Состояние популяции на данный момент времени характеризуют **статические** показатели. К ним относятся следующие:

Численность - общее количество особей на выделяемой территории или в данном объеме. Этот показатель популяции никогда не бывает постоянным, он зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности.

Плотность популяции - среднее число особей (или биомассы) на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства. Плотность популяции также изменчива, она зависит от численности. В случае возрастания последней плотность популяции не увеличивается лишь в том случае, если возможно расселение ее, т.е. расширение ареала.

Динамические показатели популяции включают рождаемость и смертность, прирост и темп роста популяции.

Рождаемость (плодовитость) - число новых особей, появившихся за единицу времени в результате размножения. Живые организмы обладают огромной способностью к размножению. Она характеризуется так называемым биотическим потенциалом, представляющим собой скорость, с которой при непрерывном размножении (возможном только теоретически при идеальных экологических условиях существования) особи определенного вида могут покрыть земной шар равномерным слоем. Это важнейший, хотя и условный, показатель имеет самые различные значения. Так, для слонов он составляет 0,3 м/с, а для некоторых микроорганизмов - сотни метров в секунду. Удивительный факт: один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земную поверхность, если все семена прорастут (Н. Дажо, 1975). На практике такая громадная плодовитость никогда не реализуется

Смертность популяции - число погибших в популяции особей в определенный отрезок времени. Подобно плодовитости, смертность изменяется в зависимости от условий среды обитания, возраста и состояния популяции; смертность выражается в процентах к начальной или чаще к

средней величине ее.

Прирост популяции - разница между рождаемостью и смертностью; прирост может быть положительным, нулевым и отрицательным.

Темп роста популяции - средний прирост ее за единицу времени.

-2-

Численность популяции не произвольна даже при постоянной средней продолжительности жизни, а изменяется в пределах определенного диапазона.

В соответствии с правилом максимума размера колебаний плотности популяционного населения Ю. Одума, существуют определенные верхние и нижние пределы для размеров плотности (численности) популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени в условиях стабильности среды обитания.

К. Фридерихсом (1927) была сформулирована теория биоценотической регуляции численности популяции:

регулирование численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

Размеры популяции возрастают в результате иммиграции из соседних популяций и (или) за счет размножения особей. Общая численность и плотность населения популяций регулируется правилом максимальной рождаемости (воспроизводства):

в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей.

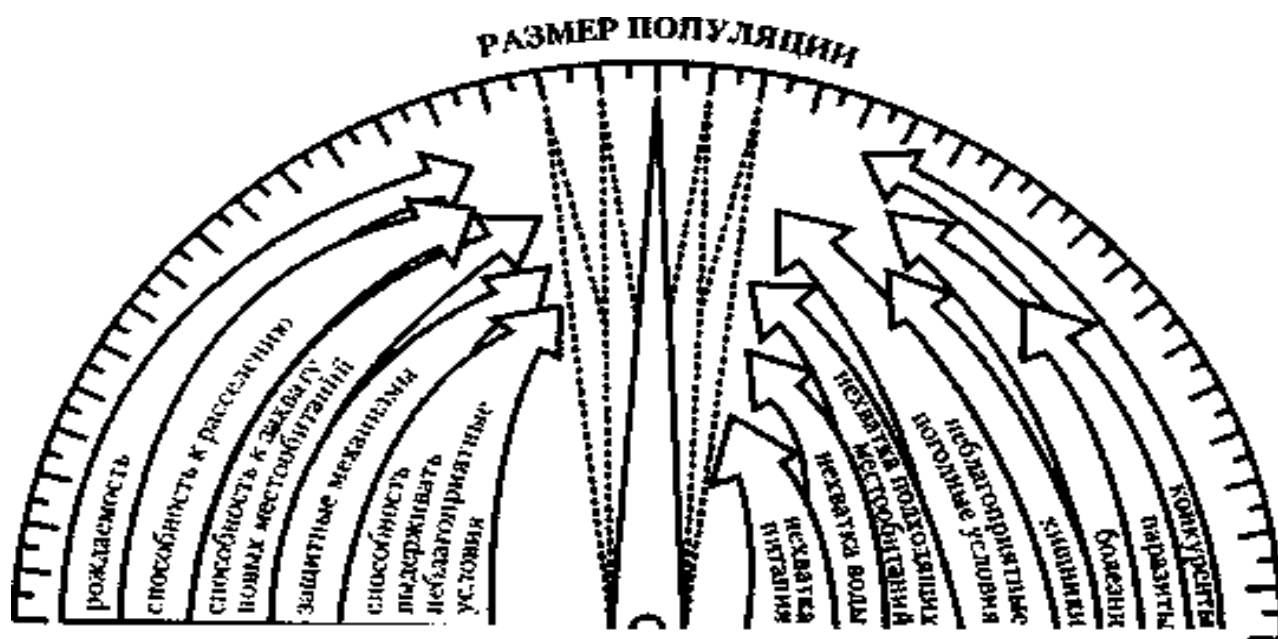
Максимальную рождаемость достигают в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы, и размножение ограничено лишь физиологическими особенностями вида. Обычно существует экологическая или реализуемая рождаемость, возникающая в обычных или специфических условиях среды.

С другой стороны, размеры популяции уменьшаются в результате эмиграции и (или) смертности. Таким образом, ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕН-

НОСТИ ПОПУЛЯЦИИ = (РОЖДАЕМОСТЬ + ИММИГРАЦИЯ) - (СМЕРТНОСТЬ + ЭМИГРАЦИЯ).

Для стабильных популяций справедливо утверждение, что них «рождаемость уравновешена смертностью». Один из основных факторов, влияющих на размеры популяции, - это процент особей, погибающих до достижения половозрелого возраста.

Размер популяции - это количество входящих в нее особей. Он является результирующей взаимодействия биотического потенциала вида и сопротивления среды (рис. 2).



Биотический потенциал

Сопротивление среды

Рис. 2. Факторы, определяющие размер популяции

Сопротивление среды - это комплекс неблагоприятных факторов абиотической и биотической среды, которые воздействуют на организмы.

Биотический потенциал - это способность организма преодолевать сопротивление среды.

Сравнительно редко удается определить абсолютный размер популяции как общее число особей (т. е. ее численность). Это возможно только для крупных и немногочисленных, обычно находящихся на грани исчезновения видов, обитающих на открытых пространствах саванн, пустынь, травяных болот (львов, слонов, бегемотов и т. д.). В этом случае

используется прямой (поголовный) пересчет числа особей - обычно с воздуха. Возможен прямой пересчет особей в. небольших популяциях растений (например, венерина башмачка, Мамонтова дерева и др.).

В остальных случаях размер популяции определяется выборочным методом через плотность популяции - число особей, приходящихся на единицу площади. Поскольку в разных частях пространства, занимаемого популяцией, ее плотность может различаться, то находят среднее значение из нескольких учетов. Размер и число учетов-проб, а также достоверность получаемого среднего арифметического определяется в соответствии с требованиями математической статистики. Затем при необходимости можно установить численность популяции путем умножения плотности на занимаемую популяцией площадь.

Учет плотности популяций в зависимости от особенностей изучаемого вида проводится разными методами: подсчетом числа растений (или побегов для видов с клональным ростом), «кошении» насекомых сачком, анализом биоты в пробе почвы или воды и т.д.

-3-

Любой популяции присуща определенная организация. Распределение особей по территории, соотношение групп особей по полу, возрасту, морфологическим, физиологическим, поведенческим и генетическим особенностям отражают соответствующую структуру популяции: пространственную, половую, возрастную и т.д. Структура формируется, с одной стороны, на основе общих биологических свойств видов, а с другой - под влиянием абиотических факторов среды и популяций других видов. Поэтому важно подчеркнуть откровенно приспособительный характер структуры популяции.

Возрастная структура популяции т.е. соотношение в ней разных возрастных групп, определяется особенностями жизненного цикла вида и внешними условиями. В любой популяции можно условно выделить три экологические группы: предрепродуктивную, репродуктивную, постре-

продуктивную. К **предрепродуктивной** относится группа особей, возраст которых не достиг способности к воспроизведению; **репродуктивная** - группа, способная воспроизводить новые особи; наконец, **пострепродуктивная** - особи, которые по ряду причин утратили способность участвовать в воспроизведении новых поколений. По отношению к общей продолжительности жизни длительность этих возрастов сильно меняется у разных видов. Для человека эти три возраста приблизительно одинаковы. Имеются виды с очень простой возрастной структурой популяций, которые состоят практически из представителей одного возраста. Так, все одностолетние растения весной находятся в проростках, затем почти одновременно зацветают, дают семена и к осени отмирают. Уязвимость таких популяций крайне высока: если в период развития наступают, например, заморозки, происходит массовая гибель особей. Напротив, в благоприятной ситуации такая популяция может дать взрыв численности (саранча, грызуны).

В популяции со сложной возрастной структурой представлены все возрастные группы, одновременно живут несколько поколений. Так, в стадах слонов, например, есть и новорожденные, и подростки, и молодые крепнущие животные, и способные к размножению самцы и самки, и старые особи. Такие популяции не подвержены резким колебаниям численности. Экстремальные внешние условия могут изменить их возрастную состав за счет гибели наиболее слабых, но самые устойчивые возрастные группы выживают и затем восстанавливают структуру популяции.

Большой жизненный цикл растений включает все этапы развития особи - от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее вегетативно возникшего потомства. В жизненном цикле растений выделяют периоды и возрастные состояния.

К периоду первичного покоя относятся покоящиеся семена; к предгенеративному - проростки (всходы), ювенильные, имматурные, виргинальные; к генеративному - молодые генеративные, средневозрастные ге-

неративные, старые генеративные; к постгенеративному - субсенильные (старые вегетативные), сенильные. Проростки имеют смешанное питание, как за счет запасных веществ, так и собственной ассимиляции. Для них характерно наличие зародышевых структур: семядолей, зародышевого корня, побега. Ювенильные растения переходят к самостоятельному питанию. У них, например бобовых, уже отсутствуют семядоли, но организация еще проста: листья иной формы и размера, чем у взрослых. Имматурные имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым, происходит смена типов нарастания, начало ветвления и т. д. У взрослых вегетативных растений появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных органов. Листья взрослые, генеративные органы отсутствуют. Молодые генеративные растения развивают генеративные органы, происходит окончательное формирование взрослых структур. Средневозрастные генеративные растения отличаются максимальным ежегодным приростом и семенной продуктивностью. Старые генеративные растения характеризуются резким снижением генеративной функции, ослаблением процессов корне- и побегообразования. Процессы отмирания преобладают над процессами новообразования. Старые вегетативные растения отличаются прекращением плодоношения. У них возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа. Сенильные растения крайне дряхлы, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты: форма листьев, характер побегов.

У растений-монокарпиков, включая однолетних, а иногда и у поликарпиков отсутствует постгенеративный период. Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называется ее возрастным спектром. Счетной единицей могут являться отдельные особи, парциальные кусты (длиннокорневые растения) или одиночные побеги (некоторые длиннокорневищные и корнеотпрысковые растения).

Ценопопуляцию, в возрастном спектре которой в момент наблюде-

ния представлены только семена и молодые особи, называют инвазионной. Обычно это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в фитоценоз. Поддержание ее обеспечивается заносом зачатков извне. Ценопопуляция называется нормальной, если она представлена всеми или практически всеми возрастными группами. Она способна к самоподдержанию вегетативным или семенным путями. Нормальной полночленной называют популяцию, которая состоит из особей всех возрастных групп. Если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют, например, проростки или сенильные, то такая ценопопуляция называется нормальной неполночленной. Нормальные неполночленные ценопопуляции имеют монокарпики. Ценопопуляцию, не содержащую молодых особей, а представленную сенильными и субсенильными или даже цветущими особями, но не образующими семян, называют регрессивной. Регрессивная ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Возрастная структура ценопопуляции в значительной степени определяется биологическими особенностями вида: периодичностью плодоношения, числом продуцируемых семян и вегетативных зачатков, способностью вегетативных зачатков к омоложению, скоростью перехода особей из одного возрастного состояния в другое, длительностью возрастного состояния, способностью образовывать клоны и др.

У многих животных, так же, как и у растений, более длительным является предрепродуктивный период. Так, у поденок он продолжается несколько лет из-за длительного развития личинок. Репродуктивный же их возраст не превышает нескольких дней - время размножения взрослых особей. Пострепродуктивный период здесь практически отсутствует. Популяции быстро восстанавливают свою численность, если особи имеют короткий предрепродуктивный период.

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны интенсивно размножаться. Данная возрастная структура

свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях преобладают интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, составляет 1:1. При благоприятных условиях в популяции имеются все возрастные группы, и поддерживается сравнительно стабильный уровень численности. На возрастной состав популяции, помимо общей продолжительности жизни, влияют длительность периода размножения, число генераций в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп. Так, у полевок взрослые особи могут давать потомство три раза в год и более, а молодые особи способны размножаться через 2-3 месяца.

Популяция лосей в любое время года состоит из 10-11 возрастных групп, однако размножаться особи начинают только с 5-й возрастной группы.

Еще более сложная картина наблюдается в популяциях растений. К примеру, дубы дают семенную продукцию в течение столетий. И как результат, популяции у них формируются из огромного количества возрастных групп.

Таким образом, следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции служит правило стабильности ее возрастной структуры:

любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам.

Это правило сформулировано А. Лоткой в 1925 году. Правило А. Лотки приложимо лишь к высшим организмам с возрастной структурой популяций и не имеет свойств универсальности, хотя в более широком биосистемном смысле оно универсально. Правило стабильности возрастной структуры популяций для многих организмов следует дополнить правилом стабильности соотношения полов, если дифференциация по полу вообще существует, что бывает не всегда. В совокупности эти два

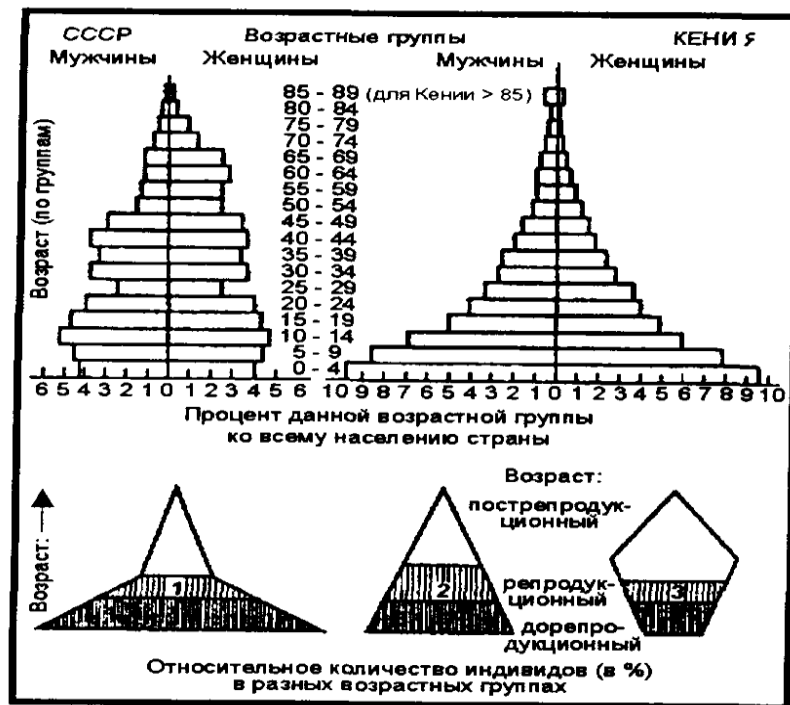


Рис.4. Возрастные пирамиды населения бывшего СССР (1970 г.) и Кении (1969 г.) и типы возрастных пирамид по Н.Ф. Реймерсу, 1990

1 – массовое размножение, 2 – стабильная популяция, 3 – сокращающаяся популяция

Условия существования особей разного возраста в популяции часто резко различны. Различна и их смертность, например, личинки многих беспозвоночных и рыб подвержены более высокой смертности, чем взрослые особи.

Очевидно, что человек, рассматриваемый как биологический вид, имеет сложную структуру популяций.

Половые группировки внутри популяций формируются на базе различной морфологии (формы и строения тела) и экологии различных полов. Отличие самцов от самок затрагивает не только строение и функцию половой системы, но и морфологию в целом (рога у самцов и отсутствие их у самок, крылатые самцы и бескрылые самки у некоторых насекомых; яркое оперение самцов и скромное у самок, и т.д.). Часто встречается различие самцов и самок по характеру и виду пищи. Так, у многих комариных самцы питаются нектаром или соком растений, а самки - кровью

жертв. Разный пищевой рацион самцов и самок имеет место у ряда млекопитающих, птиц, рыб.

Под стабильной сложной популяцией мы будем понимать не изменяющуюся за интересующий нас период по своим характеристикам популяцию, однако, в отличие от простой популяции, мы будем учитывать неоднородность организмов, ее образующих. Важнейшей характеристикой популяции является соотношение в ней полов. Рассмотрим более подробно эту характеристику.

Естественно, о соотношении полов имеет смысл говорить только в том случае, когда выполняется два условия: 1) организмы, составляющие популяцию, размножаются нормальным половым путем; 2) эти организмы раздельнополы. В то же время, далеко не все организмы соответствуют этим условиям. Для некоторых видов и даже групп организмов характерно исключительно бесполое (вегетативное) или партеногенетическое размножение. Обычно, по крайней мере, применительно к эукариотам, способы размножения, не сопровождающиеся обменом генетической информацией, являются вторично возникшими параллельно с половым размножением или даже на его основе. Группы особей, размножающихся исключительно подобным образом, не удовлетворяют такому критерию популяции, как бóльшая вероятность скрещиваний между их членами, чем с другими особями: ноль больше чего бы то ни было положительного быть не может, а отрицательная вероятность – понятие бессмысленное и к реальности отношения не имеющее.

Более распространено такое явление, как гермафродитизм – наличие у одной и той же особи мужских и женских половых желез. Естественный гермафродитизм широко распространен среди таких беспозвоночных, как малощетинковые кольчатые черви, пиявки, усоногие ракообразные, брюхоногие моллюски. Также известен он и для ряда рыб. Следует отметить, что следует помимо истинного гермафродитизма, или эугермафродитизма, когда одна и та же особь в одно и то же время способ-

на производить мужские и женские гаметы, широко распространены ситуации, когда пол организма сменяется в ходе ее жизни. Во втором случае особь является гермафродитом только в какой-то период жизни, во время изменения пола. Если в ходе онтогенеза организм сначала является самцом, а потом превращается в самку, это явление называется протерандрией, если же самка превращается в самца, то это явление называется протерогинией. Разнообразные формы эугермафродитизма, протерандрии и протерогинии известны даже у рыб (например, у морских карасей). Еще больше распространен гермафродитизм у беспозвоночных: у многих кольчатых червей, брюхоногих моллюсков, ракообразных.

Аналогами раздельнополости и гермафродитизма животных у высших растений являются соответственно двудомность и однодомность. С биологической точки зрения, то, что мы называем травами, деревьями и т.п., являются спорофитами, то есть бесполом поколением (за исключением мхов). По сути дела, домность у этих растений является способностью производить гаметофиты одного или двух полов.

Сейчас мы будем говорить о раздельнополых организмах. Различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Первичное соотношение полов – это соотношение полов зигот. Обычно, как известно, пол определяется присутствием в зиготе того или иного соотношения половых хромосом. Хромосомные механизмы определения пола у животных различны у различных систематических групп. Например, для млекопитающих характерен механизм, при котором в кариотипе самок присутствуют две X-хромосомы, а в кариотипе самцов – одна X-хромосома и одна Y-хромосома. То же мы встречаем у двукрылых насекомых, например, у хорошо изученной генетиками плодовой мушки дрозофилы. Таким образом, самцы у них производят два типа гамет – с X- и с Y-хромосомой, а самки – только один тип гамет – с X-хромосомой. Поэтому говорят, что у них мужской пол является гетерогаметным, а женский – гомогаметным. Иногда гетерогаметность достигается не двумя типами

половых хромосом, а их непарном количестве. Например, у прямокрылых насекомых самки имеют две X-хромосомы, а самцы – одну X-хромосому, при отсутствии Y-хромосом (кариотип X0). У рептилий, птиц, чешуекрылых насекомых наблюдается обратная картина – гомогаметные самцы, в кариотипе которых присутствуют две X-хромосомы, и гетерогаметные самки с кариотипом XY или X0. Бывают и более сложные ситуации, когда количество X- или Y-хромосом превышает 1 или 2, а пол определяется балансом между их количеством.

При всех перечисленных только что типах хромосомного определения пола первичное соотношение полов в силу математических законов оказывается близким к 1:1. Небольшие отклонения от него иногда встречаются и означают неравновероятность оплодотворения для разных типов гамет. Эта неравновероятность может вызываться, например, разной массой сперматозоидов, несущих X- или Y-хромосому, что отражается на их подвижности. Более сильное же отклонение первичного соотношения полов обычно означает более сложные механизмы определения пола. Например, у грызуна лесного лемминга кроме самок XX обнаружены самки XY, при этом у последних X-хромосома содержала некий фактор, действие которого блокировало действие Y-хромосомы. При таком механизме определения пола первичное соотношение полов получается 1 самец на 3 самки, что и было подтверждено полевыми исследованиями. Есть и более необычные способы определения пола. Например, для многих стебельчатобрюхих перепончатокрылых насекомых, в том числе ос, пчел и муравьев, известно следующее. Самки у них диплоидны, а самцы гаплоидны. Самки при этом развиваются из оплодотворенных яиц, а самцы – из неоплодотворенных. Самки этих насекомых после копуляции долгое время (иногда много лет) хранят в теле запас спермы, а оплодотворение яйцеклеток происходит непосредственно перед откладкой яйца. Благодаря этому обстоятельству, самка может целенаправленно регулировать пол откладываемого яйца. Так, некоторые наездники, для которых характер-

ны более мелкие самцы и более крупные самки, откладывают неоплодотворенные яйца в мелких насекомых-хозяев, а оплодотворенные – в крупных. Медоносные пчелы откладывают оплодотворенные яйца, из которых развиваются матки и рабочие пчелы, в ячейки правильной формы, а неоплодотворенные, из которых развиваются трутни, – в ячейки неправильной формы.

Наконец, в природе известны и ситуации, когда пол вообще определяется не генетическими факторами, а внешними условиями (например, соотношением полов в группе) или стадией онтогенеза (в случаях протерандрии и протерогинии, которые мы уже упоминали в связи с гермафродитизмом). Тогда решающим оказываются уже вторичное и третичное соотношение полов.

Под вторичным соотношением полов понимают соотношение полов при рождении. Различие между первичным и вторичным соотношением полов при жестко генетически детерминированном поле означает разную смертность на эмбриональной стадии. В других же случаях вторичное соотношение полов определяется внешними условиями. Например, пол некоторых многощетинковых кольчатых червей зависит от того, осядет ли личинка на грунт – тогда она развивается в самку – или же на самку этого же вида – тогда она развивается в самца, который на самке затем и паразитирует.

Третичное соотношение полов – это соотношение полов среди взрослых организмов, способных к размножению. Очевидно, что различия между вторичным и третичным соотношением полов означают разную смертность самцов и самок (или же переопределение пола) в ходе постэмбрионального развития.

Следует заметить, что подразделение популяции только на два пола – самый распространенный, но не единственный в природе вариант. Равно как следует иметь в виду и то, что половой процесс и размножение – не всегда взаимосвязанные процессы. Хорошей иллюстрацией и того, и

другого могут служить инфузории. Будучи одноклеточными, они сами выступают в роли гамет, обмениваясь генетической информацией, содержащейся в микронуклеусах, в ходе конъюгации. В результате конъюгации 2 инфузорий количество особей не изменяется, поэтому здесь половой процесс непосредственно не связан с размножением. С другой стороны, у инфузорий существуют так называемые «типы спаривания», число которых в пределах вариетета у разных видов может быть от 2 до 15. Конъюгировать могут лишь индивиды, принадлежащие к разным типам – инфузория, относящаяся к типу спаривания А, при отсутствии подходящей компании может даже пытаться конъюгировать с мертвой особью искомого типа (В, С, D, Е и т.д.), но наотрез откажется вступить в связь с индивидом того же типа А.

У многоклеточных животных иногда в популяциях могут сосуществовать самцы, самки и гермафродитные особи. Такая ситуация известна у некоторых рыб, например, у морского карася.

Наконец, у организмов, размножающихся партеногенетическим путем, популяции могут состоять только из самок. В некоторых случаях, как, например, у многих тлей, соотношение полов закономерно изменяется в течение сезона, когда партеногенетические поколения сменяются к осени поколениями, состоящими из самцов и самок. Это явление называется цикломорфозом. В других случаях известны географически прослеживаемые переходы от партеногенетического размножения к нормальному половому. Такое явление известно, в частности, для некоторых жуков-долгоносиков.

При исследовании соотношения полов в популяции большую услугу может оказать половой диморфизм – явление, при котором самцы и самки хорошо различимы по внешним признакам. Например, у многих куриных птиц самцы имеют более крупные размеры и значительно более ярко окрашены, чем самки. К явлению полового диморфизма относится также, например, грива, имеющаяся у львов, но отсутствующая у львиц.

У некоторых бабочек самцы и самки имеют разную окраску крыльев. Например, у широко распространенной у нас крушинницы самцы имеют лимонно-желтую окраску крыльев, а самки – зеленовато-белую. Самки многих наездников, кузнечиков и других насекомых имеют длинный яйцеклад, отсутствующий у самцов. В других же случаях для надежного определения пола исследователь должен наблюдать за поведением и даже вскрывать исследуемых животных.

Обобщая материал по особенностям половой структуры популяций млекопитающих, В.Н. Большаков и Б.С. Кубанцев выделяют четыре типа динамики половой структуры. Для первого характерен ***неустойчивый половой состав популяции***; соотношение полов меняется даже в разных местообитаниях, а также в относительно короткие промежутки времени. Происходит это как на уровне вторичной, так и третичной половой структуры. В результате соотношение полов, рассчитанное статистически за большой промежуток времени, обычно близко к единице. Такой характер динамики свойствен животным с коротким жизненным циклом, высокими показателями плодовитости и смертности и достаточно обширным ареалом (среди млекопитающих, например, насекомоядным).

Тип динамики с ***преимущественным преобладанием самцов*** на фоне колеблющегося полового состава отмечается у животных, не образующих крупных скоплений, популяции которых не достигают высокой плотности; видам, демонстрирующим такой тип динамики, обычно свойственны выраженные формы заботы о потомстве, связанные с большими затратами энергии. Из млекопитающих к этому типу принадлежат, например, хищники.

В противоположность этому у ряда видов на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной половой структуре формируется ***преимущественное преобладание самок*** в третичном соотношении полов. У таких животных самцы отличаются меньшей продолжительностью жизни и при неблагоприятных условиях отмирают в большем количестве.

Этот тип динамики половой структуры свойствен, например,номадным полигамным млекопитающим (копытные, ластоногие), отличающимся большой продолжительностью жизни и относительно низким уровнем воспроизводства.

Наконец, для ряда групп животных характерно *относительное постоянство полового состава при приблизительно одинаковом количестве самцов и самок*. Такой тип структуры свойствен узкоспециализированным стенобионтным видам, чаще отличающимся высокой плодовитостью (среди млекопитающих - выхухоль, крот, бобр).

Соотношение возрастных и половых групп, которые можно отнести к статическим показателям популяции, определяет многое в общей жизнеспособности и темпах роста популяции, является важной характеристикой ее структуры. Тщательный и постоянный анализ возрастного и полового состава популяций - главное условие для прогнозирования численности тех видов, которые человечество использует в дикой природе или с которыми вынуждено бороться.

Средняя продолжительность жизни организмов и соотношение численности (или биомассы) особей различного возраста характеризуются возрастной, а соотношение особей разного пола - половой структурами популяции. Формирование возрастной структуры происходит в результате совместного действия процессов размножения и смертности.

Со временем даже в пределах одной и той же популяции могут происходить значительные изменения возрастной структуры. В таких случаях «включаются механизмы», автоматически возвращающие популяцию к некоторому нормальному для данной популяции возрастному распределению. При этом популяции, включающие в себя много возрастных групп, в меньшей степени подвержены воздействию факторов, влияющих на размножение в конкретном году.

Даже крайне неблагоприятные условия, вызывающие полную гибель приплода в тот или иной год, не становятся катастрофическими для популя-

ции сложной структуры, так как родительские пары участвуют в воспроизводстве многократно. Тем не менее, следы изменений условий жизни сохраняются в облике сложных популяций гораздо дольше, чем у простых. Для роста численности популяций большое значение имеет соотношение особей по полу. Генетический механизм обеспечивает примерно равное соотношение особей разного пола при рождении. Однако исходное соотношение вскоре нарушается в результате различий физиологических, поведенческих и экологических реакций самцов и самок, вызывающих неравномерную смертность.

Анализ возрастной и половой структуры популяции позволяет прогнозировать ее численность на ряд ближайших поколений и лет. Этим пользуются для оценки возможности промысла рыбы, в охотничьих хозяйствах и прочих подобных случаях.

-4-

Выделяют следующие типы распределения особей популяции в пространстве:

1. Регулярное (А) - расстояние между особями, составляющими популяцию, более или менее одинаковое. Типичный пример - размещение деревьев во фруктовом саду. Однако и среди многих видов птиц, которые разделяют территорию на охотничьи наделы, также возможно распределение, близкое к регулярному

2. Случайное (Б) - местонахождение одной особи не зависит от другой. Случайно распределены особи большинства популяций, если местообитания однородны и достаточно благоприятны, а плотность популяции не очень высока.

3. Групповое (контагиозное) (В) - характерно для популяций в мозаичных экосистемах. Например, в саваннах деревья распределены группами и соответственно группами распределены обитающие в них популяции птиц и насекомых. Этот же тип распределения отмечается у животных, ведущих групповой образ жизни (сайгак, джейран) и формирую-

щих колонии (мышевидных грызунов), а также у клональных растений, разрастающихся пятнами (коротконожки перистой). Групповое размещение особей жертв осложняет хищникам их поиск, может сопровождаться эффектом взаимного благоприятствования, быть средством регулирования температуры тела у животных и т. д. Таким образом, за наблюдаемым «групповым распределением» могут стоять совершенно разные биологические факторы.

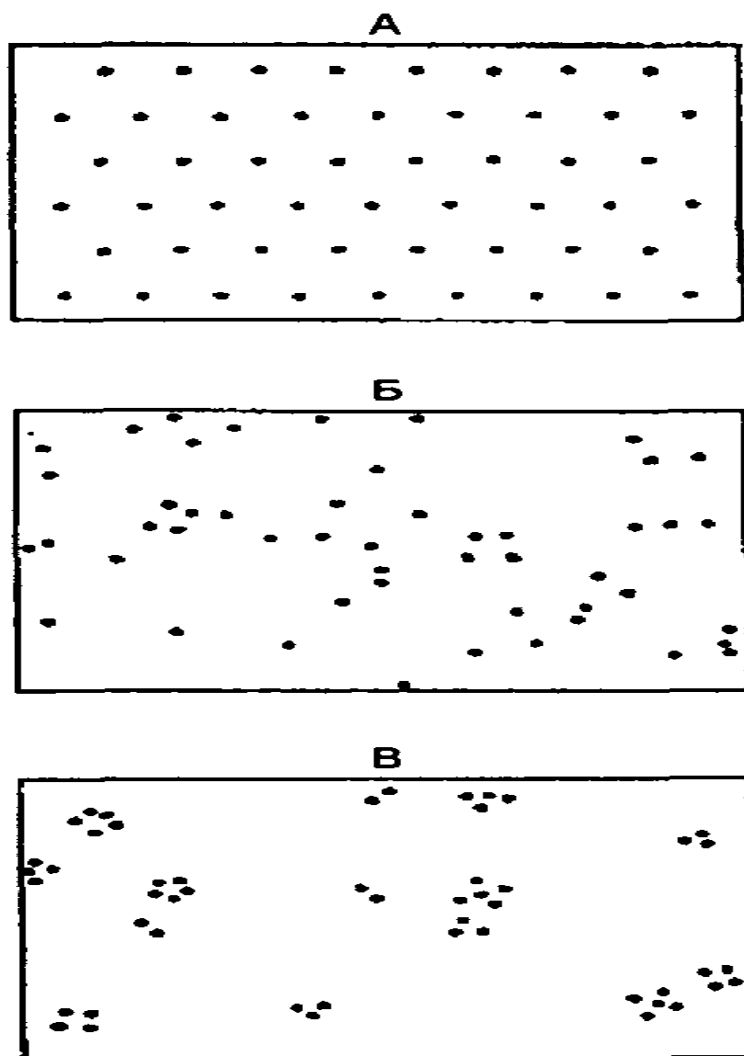


Рис. 5 Типы пространственного распределения популяции

Пространство, которое занимает популяция, дает ей необходимые для жизни условия. Однако каждая конкретная территория способна прокормить лишь определенное число особей. При этом очевидно, что на степень использования доступных природных ресурсов влияет не только

общая численность популяции, но и размещение особей в пространстве.

Изредка в природе встречается почти равномерное упорядоченное распределение особей на занимаемой территории, например в чистых зарослях некоторых растений. Однако в силу неоднородности занимаемого пространства, а также некоторых особенностей биологии видов чаще всего члены популяции распределяются в пространстве неравномерно. При этом существуют два крайних варианта неравномерного размещения членов популяции: 1) четко выраженная мозаичность с незанятым пространством между отдельными скоплениями особей (например; гнездовья грачей в рощах или парках); 2) распределение случайного, диффузного типа, - когда члены популяции более или менее независимы друг от друга и обитают в относительно однородной для них среде (например, размещение мучных хрущаков в муке).

Отметим, что между указанными вариантами неравномерного размещения существует множество переходов. В то же время тип распределения в занимаемом пространстве в каждом конкретном случае оказывается приспособительным, поскольку позволяет оптимально использовать имеющиеся ресурсы.

Растения чаще всего распределены крайне неравномерно, образуя при этом более или менее изолированные группы, скопления, которые называются субпопуляциями. Они имеют отличия в числе особей, плотности, возрастной структуре и протяженности. Напротив, у животных, благодаря их подвижности, способы упорядочивания территориальных отношений более разнообразны по сравнению с растениями, при этом внутрипопуляционное распределение у высших животных регулируется системой инстинктов. Такие инстинкты, которые способствуют поддержанию размещения по территории данных особей или групп в популяциях характерны для птиц, млекопитающих, пресмыкающихся, ряда рыб.

Важным параметром для характеристики популяций животных является величина индивидуального надела (для растений - площади пита-

ния). Эти показатели зависят от размера особей: естественно, что для зайца и лося или для дуба и копытня они будут не сопоставимы по размеру. Индивидуальный надел зависит и от уровня обеспеченности ресурсами. Так, в тех районах национального парка Найроби, где много копытных, индивидуальный надел льва составляет 25-50 км, а там, где продуктивность саванны низка и соответственно мало копытных, - в 10 раз больше.

Любая природная популяция гетерогенна, т. е. состоит из особей, различающихся по фенотипическим и (или) генотипическим признакам.

Одна из форм фенотипической гетерогенности - присутствие в популяции особей разного возраста (различных возрастных когорт). Однако даже в составе одной возрастной когорты могут быть индивидуумы, развитые лучше и хуже, т. е. обладающие разным виталитетом. Наиболее доступным и информативным показателем виталитета у растений является их размер (масса): чем растение лучше развито, тем выше его виталитет.

Фенотипическая дифференциация животных не столь наглядно выражена, как у растений, тем не менее, в их популяциях возникают «социальные структуры» - семейные группы, в которых дифференцируются процветающие, средние и слабые особи. Лидеры семейных групп всегда отличаются более мощным сложением, которое позволяет им легче отстаивать свои права на лучшие условия. Как правило, слабые особи оказываются оттесненными к периферии группы и становятся добычей хищников.

Фенотипическое разнообразие организмов в популяциях повышает полноту использования ресурсов (даже стадо из коров и телят полнее использует травостой пастбища, чем стадо только из коров или только из телят).

В популяциях растений часто отмечается значительная генотипическая вариация за счет сосуществования нескольких экотипов, которые

определяются как «...внутривидовые генетически предопределенные локальные соответствия между организмами и средой».

Удивительные примеры сосуществования экотипов клевера ползучего были выявлены Р. Теркингтоном и Дж. Харпером. Клевер ползучий легко размножается вегетативно, авторы клонировали особи клевера, которые произрастали рядом с разными злаками (ежой сборной, бухарником, райграсом многолетним и др.). Как оказалось, отношения соседства привели к тонкой биотической дифференциации - отбору особых экотипов клевера, которые в культуре «узнавали» своего соседа и отвечали на это усилением роста.

В последние годы большой материал о генотипическом разнообразии внутри популяций растений получен методами изоферментного анализа (изоферментных генетических маркеров). В частности, было выявлено, что в большинстве популяций древесных растений отмечается достаточно высокое генотипическое разнообразие, возрастающее в экстремальных условиях у границ экологического ареала вида.

Генотипическая вариация в популяциях некоторых видов животных, видимо, ниже, чем в популяциях растений, так как, обладая подвижностью, животные разных экотипов распределяются по популяциям или микросайтам внутри одной популяции. В то же время отмечены случаи сосуществования в одной популяции животных нескольких (чаще двух) экотипов у малоподвижных видов, таких, как улитки. В популяциях саранчи есть две формы, резко отличающиеся по внешнему виду, - стационарная (одионочная) и мигрирующая (стадная), причем соотношение этих форм меняется в зависимости от условий года.

Генотипическая гетерогенность популяций, так же как и фенотипическая, повышает эффективность использования ресурсов и способствует повышению продуктивности и устойчивости. Например, наличие в составе популяции растений раннецветущего и позднецветущего экотипов повышает ее устойчивость к заморозкам, наличие экотипа, более активно

накапливающего цианиды, - устойчивость к фитофагам и т. д.

Гетерогенность природных популяций моделируется в практике сельского хозяйства: используются смеси из нескольких сортов культурных растений с разными экологическими особенностями (более засухоустойчивого и менее засухоустойчивого, высокого и низкого и т. д.). Такие смеси сортов дают более устойчивый урожай, хотя в отдельные годы, наиболее благоприятные для одного или другого сорта-экотипа, его урожай в чистом посеве может быть выше.

Наличие экотипов, устойчивых (преадаптированных) к действию гербицидов, объясняет феномен быстрого «приспособления» сорных видов к химическим мерам контроля их популяций. Подобные экотипы могут отбираться и по устойчивости к загрязнению почвы тяжелыми металлами.

Генотипическое разнообразие внутри популяций ставит дополнительные задачи перед охраной биоразнообразия, которая должна обеспечивать сохранение не только видов, но и их экотипов.

Каждая популяция занимает пространство, обеспечивающее условия жизни для ограниченного числа особей. При изучении пространственной структуры различают случайное, равномерное и неравномерное (групповое) распределения особей на территории (в пространстве).

Случайное распределение в природе встречается редко; оно наблюдается в случаях, когда среда очень однородна, а организмы не стремятся объединиться в группы. Равномерное распределение бывает там, где между особями очень сильна конкуренция или существует антагонизм. Наиболее часто наблюдается неравномерное (групповое) распределение - образование различных скоплений. Активность особей, пар и семейных групп у позвоночных и беспозвоночных обычно ограничена определенной зоной называемой индивидуальным (или семейным) участком территории. У высших животных внутрипопуляционное распределение регулируется системой инстинктов. Им свойственно особое территориальное поведение - реакция на местонахождение

ние других членов популяции.

По типу использования пространства все подвижные животные подразделяются на оседлых и кочевых.

Оседлые животные отличаются инстинктами привязанности к своему участку, стремлением вернуться на хорошо знакомую территорию (если произошло вынужденное переселение). Такое «чувство дома» получило название «хоминг» (от англ. хоме - дом). Яркий пример хоминга - занятие одной и той же парой скворцов «своего» скворечника в течение ряда лет.

Оседлому образу жизни присущи существенные биологические преимущества. В частности, на знакомой территории облегчается свободная ориентация, животное тратит меньше времени на поиски корма, быстрее находит укрытие от врага, а также может при необходимости создавать запасы пищи (белка, сурок, полевая мышь). В то же время оседлый образ жизни угрожает быстрым истощением пищевых ресурсов, если, например, плотность популяции становится чрезмерно высокой. Даже в случае территориального обособления члены популяции поддерживают друг с другом определенную связь. Это обеспечивается при помощи системы различных сигналов и прямых контактов на границах владений.

Различают два типа активности территориального поведения животных; первый направлен на обеспечение собственного существования (поиск пищи, устройство убежищ и т.п.), второй на установление отношений с соседями (мечение и охрана своих участков). При этом применяются разные способы для закрепления участка: от прямой агрессии по отношению к чужаку до ритуального поведения, демонстрирующего угрозу, а также специальных сигналов и меток, которые свидетельствуют о занятости территории. Следует подчеркнуть, что прямая агрессия с нанесением конкуренту повреждений встречается весьма редко.

На нейтральной территории агрессивный инстинкт угасает. Частич-

ное перекрывание индивидуальных «владений» служит способом поддержания контактов между членами популяции. При этом соседи, как правило, поддерживают устойчивую обоюдовыгодную систему связей, например, совместную защиту от врагов, взаимное предупреждение об опасности (сороки в лесу).

Территориальное поведение животных особенно ярко выражено в период размножения. По его окончании у многих видов распределение по индивидуальным участкам сменяется групповым образом жизни с иным типом поведения. Так, после вылета птенцов большинство воробьиных птиц объединяются в стаи, которые совершают кочевки.

Для оседлых видов животных все варианты общей пространственной структуры популяции обычно сводятся к 4 основным типам: диффузному, мозаичному, пульсирующему и циклическому.

Для популяций, характеризующихся резкими колебаниями численности, характерен **пульсирующий** тип пространственной структуры. Известно, что в период резкого падения численности некоторые животные собираются на наиболее благоприятных для жизни участках. Так, например, полевки-экономки в лесостепи в засушливые годы заселяют в первую очередь заболоченные берега озер.

Циклический тип пространственной структуры популяции оседлых животных характеризуется закономерным попеременным использованием территории в течение года, например, летом и зимой. При этом типе использования пространства сохраняется баланс между потреблением кормов и их ежегодным возобновлением.

Оседлые животные в течение всей или большей части жизни используют довольно ограниченный участок среды. Им присущи инстинкты привязанности к своему участку, регулярное возвращение к месту размножения после длительных и дальних миграций.

Кочевой образ жизни имеет перед оседлым определенные преимущества. Прежде всего, кочевые животные не зависят от запасов корма

на конкретной территории. Однако постоянные передвижения одиночных особей способствуют учащению гибели от хищников. Именно поэтому кочевой образ жизни, как правило, свойствен стадам и стаям. При этом территории перемещения многих видов могут быть весьма большими. Так, табуны зебр в Серенгети в период сухого сезона кочуют на участке в 400-600 км². На данной территории имеются определенные места отдыха, пастбы и водопоев, используемые регулярно в определенные сроки.

Кочевые животные совершают постоянные передвижения в пространстве, так как они зависят от запаса корма на данной территории. Кочевой образ жизни характерен преимущественно для стад и стай (кочующие группы многих рыб во время нагульных миграций, стада слонов, зебр, антилоп, северных оленей и т. п.). Перемещение кочующих видов по площади обычно происходит за сроки, достаточные для восстановления кормовых ресурсов на пастбищных участках. Масштабы и длительность таких миграций определяют обилие пищи и численность стада.

Многообразие конкретных форм проявления территориальных взаимоотношений животных ученые располагают в постепенно усложняющийся ряд. При этом система неперекрывающихся охраняемых участков оседлых особей – это самая простая пространственная структура популяций; более сложная – система перекрывающихся территорий, при которой усиливаются внутривидовые контакты. Наконец, групповое использование одних и тех же участков, возможное только на основе строго упорядоченных отношений внутри группы.

Этологическая структура популяции. Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют этологической, или поведенческой структурой популяции. Она отражает разнообразные формы совместного существования особей в популяциях.

Формы совместного существования особей в популяции различны. Ниже рассмотрены наиболее характерные.

Одиночный образ жизни следует выделить в первую очередь, хотя

полностью одиночного существования организмов в природе нет, так как в этом случае было бы невозможно размножение.

Одиночный образ жизни характерен для многих видов, например, ежи, сомы, щуки и т.д., но лишь на определенных стадиях жизненного цикла. Поэтому абсолютно одиночного существования организмов в популяции не встречается, иначе погибли бы соответствующие популяции.

У видов с преимущественно одиночным образом жизни часто возникают временные скопления – в местах зимовок, а также в период перед размножением. Так, божьи коровки осенью образуют целые гроздья в сухой подстилке возле пней и комлей деревьев.

Проживание в группе себе подобных отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животного. У искусственно изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма (обмена веществ), быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность. Под эффектом группы понимают оптимизацию процессов, ведущую к повышению жизнеспособности особей при их совместном существовании.

Эффект группы проявляется как реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида. Так, у овец вне стада резко учащаются пульс и дыхание, а при виде приближающегося стада эти процессы нормализуются, и овца успокаивается. Известно также, что для выживания африканских слонов стадо должно состоять, по крайней мере, из 25 особей. Эффект группы состоит также в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума. В группах животные часто способны поддерживать оптимальную температуру (при скучивании, в гнездах, ульях). У многих животных вне группы не реализуется плодовитость. Так, голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Достаточно поставить, перед самкой зеркало, чтобы она приступила к яйцекладке.

Эффект группы не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни. Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается раздражительность, учащаются столкновения, повышаются энергозатраты на поддержание жизнедеятельности. Так, ушастые ежи в группе повышают потребление кислорода до 134% по сравнению с содержащимися в одиночестве.

Согласно В.А. Радкевичу, в явлениях эффекта группы и особенно фазовой изменчивости огромную роль играют гормональные механизмы. Так, особые эндокринные железы насекомых - прилежащие тела - вырабатывают гормон, который стимулирует и управляет переходом особи из одиночной фазы в стадную.

Биологи считают, что самое сильное проявление эффекта группы свойственно общественным насекомым (пчелам, муравьям, термитам). Не обладая способностью длительно существовать в одиночку (что заложено у них в генетической программе), эти насекомые выработали сложную систему сигнализации, которая способствует сохранению их особей во времени и пространстве.

Изложенное позволяет понять, почему предъявляются повышенные требования при формировании групп космонавтов, отрядов специального назначения, экипажей, которые должны длительно находиться в замкнутом пространстве, либо длительно общаться друг с другом. При удачном подборе в таком коллективе явно проявляется «эффект группы» и он успешно справляется с поставленной задачей.

Семейный образ жизни - усиливаются связи между родителями и потомством, начинает заметно проявляться территориальное поведение животных. Известное проявление этого - забота одного из родителей об отложенных яйцах или кормление самцом самки. При этом заботы о птенцах продолжаются до поднятия их на крыло, а у ряда крупных млекопитающих (медведей, тигров) детеныши воспитываются в семенных группах в течение нескольких лет, до наступления их половой зрелости. В зависи-

мости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством, различают семьи отцовского, материнского и смешанного типа. Отметим, что в семьях с устойчивым образованием пар обычно оба родителя принимают участие в охране и выкармливании молодняка.

При семейном образе жизни территориальное поведение животных выражено наиболее ярко. Присущие ему различные сигналы, маркировка, ритуальные формы угрозы и даже прямая угроза (часто со стороны и самца и самки) обеспечивают владение участком, размеры и пищевая емкость которого достаточна для выкармливания потомства. Путем различных сигналов, маркировки, угроз и тому подобного обеспечивается владение участком, достаточным для выкармливания потомства.

Стая - временное объединение животных, проявляющих биологически полезную организованность действий (для защиты от врагов, добычи пищи, миграции и т. п.). Наиболее широко стайность распространена среди рыб и птиц, хотя встречается и у млекопитающих (например, у собак).

Исходя из способа координации действий, стаи подразделяются на два вида: 1) без выраженного лидера (обычно у рыб); 2) с лидерами, на которых ориентируются остальные особи (стаи крупных птиц и млекопитающих, например волков). Волчьи стаи образуются зимой для групповой охоты. В этом случае зверям удастся справиться с крупными копытными (например, взрослым лосем), охота на которых в одиночку часто заканчивается гибелью самого хищника. В процессе групповой охоты вожак стаи «организует» засады, захват жертвы в кольцо и другие действия, что требует согласованности и координации действий всех членов стаи.

Стадо - длительное или постоянное объединение животных, в котором осуществляются все основные функции жизни вида: добывание корма, защита от хищников, миграция, размножение, воспитание молодняка.

Стадо - это группа диких или домашних животных одного вида, обитающая на какой-либо территории (например, стадо оленей) или акватории. При этом основу группового поведения животных в стадах со-

ставляют взаимоотношения доминирования (главенства) – подчинения, которые обусловлены индивидуальными различиями между особями.

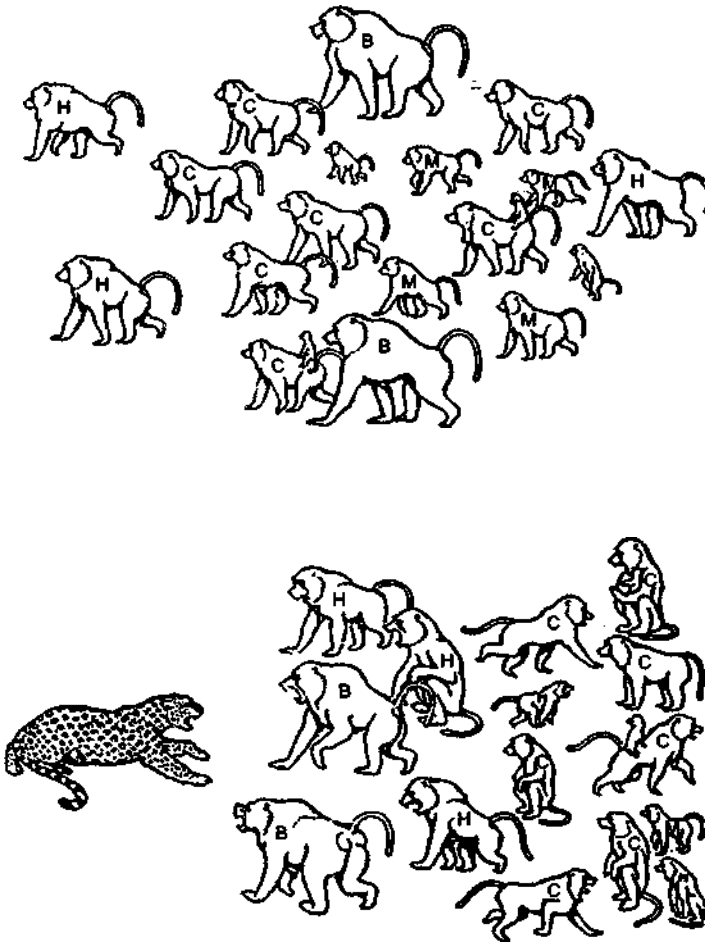


Рис. 6. Походный порядок стада павианов (по Ф. Р. Фуэнтэ, 1972)

Вверху - в пути; внизу - при нападении леопарда; С - самки; М - молодняк; В - вожаки; Н - самцы низшего ранга

Иерархически организованному стаду свойствен закономерный порядок перемещения, определенная организация при защите, расположении на местах отдыха и т.п. Так, при передвижении стада павианов в центре, в наибольшей безопасности, находятся самки с детенышами или беременные, по краям вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки. Впереди и позади стада располагаются крупные самцы, готовые отразить нападение хищника.

Наибольшей сложностью отличается поведенческая организация стад с вожаками и иерархическим соподчинением особей. В отличие от лидеров, вожаки характеризуются поведением, направленным непосред-

ственно на активное руководство стадом: специальными сигналами, угрозами и прямыми нападениями. Здесь нередко возникают разделения «прав» и «обязанностей» и более сложные формы общественного поведения, выгодные для группы в целом. В стаде ранг каждой особи определяется многими причинами: возрастом, физической силой, опытом и наследственными качествами животного. Как правило, доминируют над слабыми сильные и опытные, с устойчивым типом нервной системы. Это проявляется в праве на самку, преимуществе при поедании пищи, передвижении в группе и др.

Доминирование-подчинение весьма различно у разных видов. Главные из них - «линейная» иерархия типа «треугольника», деспотия. При линейной иерархии в ряду рангов А-В-С и т. д. особи, принадлежащие к каждому, подчинены предыдущим, но главенствуют над последующими. В таком ряду последние животные - самые бесправные в группе. Так, вожаки в стаях ездовых собак активно подчиняют себе всю стаю, угрожая и задавая трепку непослушным. Животные низшего ранга ведут себя покорно перед всеми остальными, подходят к пище в последнюю очередь. Они изгоняются с лучших мест отдыха, не подпускаются к самкам и т. д.

У некоторых животных иерархическое соподчинение осуществляется по типу «треугольника»: А нападает на В, В - на С, а С подчиняет себе А. Данное соотношение может сохраняться в группе довольно долго. Следующим вариантом иерархии является деспотия, или доминирование одного животного над всеми остальными членами группы. Ранг животного в группе определяется столкновениями между особями в виде прямой борьбы или ритуальных угроз. После установления ранга всех членов группы прямые столкновения между ними прекращаются, и порядок поддерживается сигнальным или ритуальным поведением. Иерархически организованному стаду свойствен закономерный порядок перемещения, определенная организация при защите, расположении на местах отдыха и т. д. Например, когда начинают маячить хищники, самки слонов образуют

круг вокруг детенышей, чтобы охранить их от нападающих. В стаде павианов в наибольшей безопасности, в центре, находятся самки, готовые к размножению или с детенышами, по краям - вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки. Впереди и позади стада шествуют крупные самцы, готовые отразить нападение (рис. 6). Известны случаи, когда при преследовании хищниками стада самец-доминант возвращался за отставшим детенышем, хотя ему грозила большая опасность.

Биологический смысл иерархической системы доминирования-подчинения является в создании согласованного поведения группы, выгодного для всех ее членов. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии на индивидуальные конфликты, а в целом группа получает преимущества, подчиняясь наиболее сильному и опытному индивидуумам. Это имеет большое значение для выращивания молодняка, в обеспечении защиты от хищников, предупреждении от опасности, миграциях и т. д. Например, в сложных ситуациях (голодовках и др.) гибнут большей частью слабые, подчиненные особи, но под защитой группы они имеют больше возможности выжить, чем в одиночку. Иерархия четко выражена не только в стадах у млекопитающих, но и в колониях у птиц, у ряда беспозвоночных: насекомых (сверчков, жуков-чернотелок и др.), некоторых ракообразных и пр.

Для стада характерно наличие временного или относительно постоянного лидера, которому подражают особи стада.

Колония - это групповое поселение оседлых животных на длительное время или на период размножения. По сложности взаимоотношений между особями колонии очень разнообразны, наиболее сложные отношения складываются в поселениях для общественных насекомых (термитов, муравьев, пчел, ос и др.), возникающие на основе сильно разросшейся семьи. Члены колоний постоянно обмениваются информацией друг с другом.

Будучи групповым поселением оседлых животных, она может существовать как длительно, так и возникать лишь на период размножения

(грачи, чайки, гагары и т.п.).

Значительно более сложная форма колонии - поселения животных, в которых отдельные их жизненные функции выполняются сообща. Это в свою очередь повышает вероятность выживания отдельных особей. Так, тревога, поднятая любой заметившей хищника птицей, мобилизует остальных и им сообща удастся его отогнать.

Некоторые общественные насекомые - пчелы, муравьи, термиты организуют весьма сложные колонии - семьи. Здесь насекомые выполняют сообща много основных функций: защиты, размножения, обеспечения кормом себя и потомства, строительства и т.п., для чего осуществляют обязательное разделение труда и специализацию отдельных особей, в том числе разных возрастных групп. При этом члены колонии постоянно обмениваются информацией друг с другом.

Характерно, что по мере усложнения колониального объединения поведение, а иногда даже физиология и строение отдельной особи все в большей степени подчиняются интересам всей колонии.

Вопросы к теме:

1. Статические показатели популяции
2. Динамические показатели популяции
3. Численность популяции
4. Плотность популяции
5. Темп прироста
6. Прирост популяции
7. Теория биоценотической регуляции численности
8. Биотический потенциал
9. Сопротивление среды
10. Пространственная структура популяции
11. Равномерное, случайное и групповое распределение
12. Возрастная структура популяции
13. Предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктив-

ные типы возрастной структуры

14. Половая структура популяции
15. Типы половой структуры
16. Типы динамики половой структуры
17. Этологическая структура популяции
18. Кочевые и оседлые животные
19. Одиночный образ жизни
20. Семья
21. Стадо
22. Стая
23. Колония
24. Эффект группы
25. Массовый эффект

Лекция 3. Гомеостаз популяций

План:

1. Поддержание пространственной структуры
2. Поддержание генетической структуры
3. Регуляция плотности населения

-1-

Принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы заключается в поддержании динамического равновесия со средой. При всем многообразии механизмов популяционного гомеостаза их можно сгруппировать в три функциональные категории:

- 1) поддержание пространственной структуры;
- 2) поддержание генетической структуры;
- 3) регуляция плотности населения.

Отличительная особенность популяционных систем состоит в том, что составляющие их элементы – организмы (особи) способны к автономному существо-

ванию и не образуют в составе популяций специализированных функциональных систем, подобных таковым в организме.

Основа согласованных действий особей в составе популяции – непрерывный поток информации о состоянии внешней среды и самой популяции. Каждая особь одновременно и источник, и реципиент информации, на основе которой регистрируются изменения экологической ситуации, и формируется приспособительный ответ составляющих популяцию организмов. Интеграция этих процессов обуславливает общую адаптивную реакцию на уровне популяции в целом.

Видовые особенности питания, биологии размножения, отношения к абиотическим факторам формируют свойственный виду общий характер использования территории и тип социальных отношений.

Одним из видов поддержания пространственной структуры являются:

I Механизмы «индивидуализации территории»:

1. *Территориальная агрессия*

Свойственна в той или иной степени всем видам, имеющим участки обитания, в том числе беспозвоночным (некоторые насекомые, ракообразные).

Причем, в большинстве случаев победу одерживает особь, на чьей территории произошел конфликт. Например, малые суслики (погоня хозяина за чужаком, но, если пересек чужую границу, то положение меняется), другой пример – мухоловка-пеструшка, когда ее гнездо передвигали на чужой участок, то побеждали хозяева, затем ситуация менялась и в этом случае побеждали первоначально проигравшие особи, а на нейтральной территории агрессивных взаимодействий между птицами не возникало. В больших сериях опытов с дикими домовыми мышами показано, что в парных встречах на знакомой первому из противников территории статус резидента определял победу в схватках надежнее, чем степень индивидуальной агрессивности.

Биологический смысл детерминированности победы резидентов в территориальных схватках ясен – в результате этого явления происходит стабилизация системы участков с вытекающими отсюда преимуществами для каждой оседлой особи и популяции в целом.

У «хозяев» доминирует врожденный стереотип территориальной агрессии, подкрепленной всей системой знакомых ориентиров, среди которых появляются объекты нападения. У «чужаков» на незнакомой территории развивается ориентировочная реакция – специфическая целостная деятельность организма, затормаживающая все остальные деятельности, которая ингибирует агрессию и при нападении противника легко переходит в пассивно-оборонительную реакцию. Различная «ориентация» высшей нервной деятельности и решает исход конфликта в пользу «хозяина» участка. Однако, в опытах с домовыми мышами, выяснено, что детерминируемая победа «хозяина» территории обеспечивается лишь в относительно коротких (до 60 минут) взаимодействиях, если «чужака» оставить на территории на сутки и более, то зверек успевает освоить новую территорию, ориентировочная реакция затухает, и исход схваток определяется уже индивидуальными особенностями противников. Важно, что в природе исход встречи решается в короткие сроки, что объясняется обсуждаемой гипотезой.

По всей вероятности, этот механизм не единственный. Например, пойкilotермных животных важную роль в исходе схватки играет температура тела, определяющая активность животного, например, у ящериц обычно побеждает более крупный соперник, но это правило нарушается, если у менее крупного соперника более высокая температура тела.

Роль агрессии в поддержании пространственной структуры популяции показана в ряде полевых экспериментов, в ходе которых проводилось искусственное (фармакологическое) подавление агрессивного поведения. Например, серия опытов с монгольскими пищухами (*Ochotona pricei*), для которых характерен строго территориальный образ жизни, поддерживаемый агрессией, им вводили резерпин (подавляющий агрессивное поведение), в результате произошло ослабление охраны участков и хаотичное перемещение зверьков из одной норы в другую.

Комплекс территориального поведения не исчерпывается прямыми нападениями, схватками и т.д. Такие жесткие формы охраны встречаются очень редко. Более обычны ритуальные формы поведения: позы угрозы, специфические звуковые сигналы, демонстрация нападения без доведения его до физического контакта и т.д.

Значение угрозы имеют: определенный наклон туловища, «приподнятые» позы некоторых бесхвостных амфибий, «кивание» головой, расправление горловой складки у ящериц-игуан и т.д. Во многих случаях территориальное поведение полностью исчерпывается демонстрациями, не переходящими в прямую агрессию, например, у коралловых рыб *Pomacentrus jenkins* «сражения» целиком носят ритуальный характер и почти полностью исключают физический контакт между соперниками.

2. *Маркирование территории*

Это наиболее «мягкий», не связанный с агрессией способ индивидуализации участка.

Способы маркирования разнообразны:

- 1) яркая окраска с броским рисунком (рыбы);
- 2) акустическая маркировка в виде песни и других звуковых сигналов (птицы, тюлени, обезьяны-ревуны, американские бурундуковые белки и другие млекопитающие; некоторые амфибии и ряд беспозвоночных животных);
- 3) запаховые метки (большинство млекопитающих, что говорит о ведущей роли обонятельной рецепции), носителями запаха служат – моча, экскременты, секреты особых желез.

У многих видов есть специфические кожные железы (полевики, песчанки, сумчатая летяга, копытные и другие). В опытах с лабораторными мышами выяснено, что запах чужих самцов действует как стрессовый фактор, снижает проявление агрессивности. Не исключено, что именно стремление к снижению стресса выступает в качестве механизма негативной реакции на метку. Несомненно, и наличие генетического компонента такой реакции.

3. *Регуляция территориального поведения*

Маркировка и территориальная агрессия тесно связаны с физиологией животных, в первую очередь, с состоянием генеративной системы и соответствующим гормональным фоном в организме. Функционально активное состояние половой системы мощный стимул проявления всего

комплекса территориального поведения. Такой механизм биологически оправдан: именно в период размножения животные наиболее привязаны к территории, т.е. индивидуализация ее особенно важна. Например, специфические кожные подхвостовые железы развиты и функционируют только у готовых к размножению самцов; у гигантской бурозубки кастрация угнетала, а введение тестостерона и других половых гормонов восстанавливало активность специфических запаховых желез.

Во всех таксонах животных наблюдается тенденция к эволюционному закреплению более «мягких» форм территориальности. Биологическое значение: при всей значимости закономерного распределения ресурсов для выживания отдельных особей и их потомства, для популяции в целом важно, чтобы эта задача решалась с наименьшими потерями.

II Механизмы поддержания иерархии

В основе формирования иерархии лежат сложные комплексы поведения и физиологических реакций. У млекопитающих основной физиологической реакцией Г. Селье (1960) механизм стресса.

Опыты с грызунами показали, что начало формирования группы из ранее незнакомых особей сопровождается вспышкой агрессии.

Часть особей выбывает из борьбы, они занимают подчиненные ранги в иерархии. Доминантами становятся животные, выдерживающие период агрессии и одержавшие победу в схватках.

В дальнейшем эта структура поддерживается главным образом ритуальными формами поведения, лишь изредка сопровождающимися вспышками агрессии со стороны доминантов.

Таким образом, в становлении системы доминирования важное значение имеют:

- 1) тип центральной нервной системы (ЦНС), доминируют особи с сильны типом ЦНС;
- 2) стрессоустойчивость;
- 3) врожденный уровень агрессивности (агрессивность выше у

животных с сильными, уравновешенными и подвижными нервными процессами);

4) окраска, часто связанная с возрастом (овсянки, краснокрылый трупиял, солнечная рыба);

5) возраст;

6) индивидуальный опыт;

7) масса (косвенный показатель силы) - обезьяны;

8) степень проявления исследовательских реакций (например, пассивные и боязливые волчата занимают подчиненное положение).

-2-

Генетическая структура популяции определяется, прежде всего, богатством популяционного генофонда, включающего как общевидовые свойства, так и особенности, возникшие в порядке приспособления популяции к конкретным условиям ее существования.

Поддержание стабильности генетического состава популяции обеспечивается случайным характером скрещиваний. Однако, в природных условиях полная случайность скрещиваний возможна только в порядке исключения.

У животных свободная панмиксия возможна лишь в пределах низших таксонов, не обладающих сложной структурой взаимоотношений, да и то масштабы свободного обмена генетическим материалом всегда ограничены неравномерностью условий среды и различиями в пространственном распределении особей.

Механизмы поддержания генетической гетерогенности:

1) ***Иерархия и сексуальное доминирование.***

Доминирующие особи имеют преимущества в спариваниях. Например, у джунглевых кур подавляющее число половых контактов осуществляет петух-доминант. Сексуальное доминирование адаптивно на уровне популяций, как механизм закрепления полезных генотипов.

2) ***Закономерные нарушения доминантности.***

Например, высокоранговые (прайдовые) львы имеют возраст 5-9 лет, а в размножении участвуют самцы в возрасте 2-4 лет.

В ряде случаев «жесткое» сексуальное доминирование проявляется лишь в соответствующих формах поведения, а истинное участие в размножении самцов в популяциях более свободное.

Описаны случаи, когда сексуальное доминирование нарушается типом половой избирательности самок. Например, у североамериканской кистеухой белки некоторые самки предпочитают в качестве полового партнера низкоранговых самцов и активно избегают спариваний с доминантами.

3) *Подвижность и расселение*

Расселение может быть пассивным (течение, ветер, форические связи в биоценозах) и активным (у позвоночных).

Расселение молодняка у животных выполняет много функций.

1. захват пространства;
2. повышение вероятности переживания неблагоприятных сезонов;
3. смягчение территориальных отношений;
4. регулярное «перемешивание» особей в популяции, что облегчает панмиксию и ведет к обогащению генофонда популяции через снижение уровня инбридинга.

У молодых животных стимул к миграции, вероятно, закодирован в генетической программе онтогенеза, часто усиливается внутрисемейной агрессией.

4) *Половая избирательность*

Известна избирательность, направленная на снижение вероятности близкородственных скрещиваний, например, в опытах самок мышей подвергали тесту на выбор запаха трех самцов: один из общего с самкой выводка, другой из иного выводка той же линии, а третий из другой линии. Самки отчетливо выбирали представителей своей линии, но чужого вы-

водка, у самца в аналогичных опытах избирательность была нечеткая.

Одним из механизмов снижения вероятности инбридинга может быть:

1. разница в запахах;
2. задержка полового созревания зверьков, развивающихся в окружении родственников.

5) *Возрастной кросс*

Спаривание особей, принадлежащих к разным возрастным группам, способно существенно разнообразить общий генофонд популяции.

-3-

Механизмы регуляции плодовитости и смертности:

1. *Химическая регуляция*

Пример, мучной хрущак выделяет секрет специфических желез - этилквинон. Этот секрет не дает развиваться другим личинкам мучного хрущака более позднего срока вывода.

Химическая регуляция с помощью выделяемых в среду метаболитов и (или) специфических секретов широко распространена у водных животных, например, планарий, рыб, простейших, коловраток, кишечных, моллюсков, иглокожих, ракообразных.

2. *Регуляция через поведение*

Свойственна высшим животным, у многих животных возрастающая при увеличении плотности населения частота прямых контактов особей приводит к каннибализму. Например, у многих видов птиц, насиживающих кладку с первого птенца, более старшие птенцы при недостатке корма съедают своих собратьев. Другой пример с фазанами: было отмечено, что годы повышенной численности характеризуются относительно высоким процентом брошенных кладок. Экспериментально показано, что это объясняется учащением контактов насиживающих самок с уже вылупившимися птенцами из других выводков: одиннадцати самок, которым у гнезда были показаны фазанята, девять бросили свои кладки.

3. *Регуляция через структуру*

Такая регуляция затрагивает поведенческие и физиологические механизмы репродукции. При повышении плотности, вследствие увеличения частоты конфликтных ситуаций общий уровень стресса в популяции возрастает. Например, у аллигаторов, содержащихся на фермах с высокой плотностью посадки, уровень кортикостерона в крови выше, чем при низкой плотности, как на фермах, так и в природе.

Корреляция массы надпочечников с плотностью населения обнаружена у воротничкового рябчика.

Влияние стресса на изменение плотности населения неоднозначно. Известно, что «передозировка» стрессовых гормонов влечет за собой синдром патологических явлений, обозначенный Г. Селье как «болезнь адаптации», выраженный в крайней степени этот синдром может стать причиной гибели животного. Обычно, увеличение смертности происходит в силу повышения чувствительности стрессированных животных к влиянию неблагоприятных факторов среды. При такой ситуации, условия, которые в обычном состоянии воспринимаются, как нормальные при повышенном уровне стресса оказываются губительными.

Динамика уровня стресса имеет значение и для регуляции интенсивности размножения. В работах Г. Селье показано, что состояние стресса гормонально ингибирует репродуктивные функции.

Большую роль в стимуляции стрессового состояния играет агрессивное поведение. В некоторых случаях агрессия может выступать как прямой фактор ограничения численности. Например, у домовых мышей в искусственных популяциях рост численности и плотности населения всегда сопровождается увеличением числа драк. По достижении определенного порога частота драк становилась фактором ограничения дальнейшего роста плотности – отчасти путем увеличения гибели молодняка и отчасти через развитие стрессовой реакции.

Специфическая форма блокирования размножения, описанная у ря-

да видов мелких грызунов, заключается в прерывании беременности в присутствии «чужого» самца, т.е. в ситуации естественно учащающейся при повышении плотности населения в природных условиях. Механизм этого явления также связан с развитием стресса: у подопытных самок регистрируется повышенный уровень свободных кортикостероидов в крови.

Во всех рассмотренных случаях проявления агрессии и стресса в их влиянии на размножение и смертность опосредуются через структуру популяции. Агрессия более свойственна взрослым и доминантам, а стресс всегда более выражен у низкоранговых, в том числе полувзрослых особей. Такая дифференциация влечет за собой ранговые отличия в уровне смертности и участии в размножении. Среди погибших в результате социальных взаимодействий животных преобладают низкоранговые особи; многие такие животные отличаются сниженным участием в размножении и меньшими размерами выводков.

4. *Выселение особей из состава размножающихся группировок.*

Это первая реакция популяции на разрастание плотности населения, при этом расширяется занятая популяцией территория, и оптимальная плотность поддерживается без снижения численности.

Процессы активной регуляции плодовитости и смертности включаются позже, когда исчерпаны ресурсы доступной для расселения территории.

У растений также существуют свои механизмы регуляции плотности:

- 1) замедление общего роста растений при повышении плотности;
- 2) отрицательное влияние плотности на развитие генеративных органов и семенную продукцию;
- 3) при увеличении плотности развитие у однолетних растений

ускоряется, а у многолетних замедляется;

4) явление самоизреживания (происходит при предельном использовании ресурсов среды; отмирают более слабые, а выживают обладающие более высокими способностями интенсивного использования почвенных ресурсов и высокой подвижностью ростовых процессов);

5) аллелопатия (выделение в среду химических веществ, которые подавляют развитие других растений).

Вопросы к теме:

1. Механизмы индивидуализации территории
2. Территориальная агрессия
3. Маркировка территории
4. Регуляция территориальной агрессии
5. Механизмы поддержания иерархии
6. Параметры, влияющие на иерархическое положение особи в популяции
7. Поддержание генетической структуры популяции
8. Иерархия и сексуальное доминирование
9. Закономерные нарушения доминантности
10. Подвижность и расселение
11. Возрастной кросс
12. Половая избирательность
13. Механизмы регуляции плодовитости и смертности: химическая регуляция
14. Механизмы регуляции плодовитости и смертности: регуляция через поведение
15. Механизмы регуляции плодовитости и смертности: регуляция через структуру
16. Механизмы регуляции плодовитости и смертности: выселение особей из состава размножающихся группировок

Лекция 4. Динамика популяций

План:

1. Динамические характеристики популяций. Рождаемость и смертность
2. Кривые и таблицы выживания
3. Рост популяций и кривые роста

-1-

Основными показателями структуры популяций является численность и распределение организмов в пространстве и соотношение разнокачественных особей. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях.

Численность популяции - это общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В период размножения происходит рост популяции. Смертность же, наоборот, приводит к сокращению ее численности.

Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объема, например, 400 деревьев на 1 га, 0,5 г циклопов в 1 куб. м воды. Нередко важно различать среднюю плотность, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, и удельную или экологическую плотность - численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией. Различие между средней плотностью и экологической плотностью можно рассмотреть на примере лесного аиста в Национальном парке Эверглейс (Флорида).

В этой местности плотность мелких рыб с падением уровня воды в период сухого зимнего сезона в целом снижается, а экологическая плотность возрастает, т. к. по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу водной поверхности. Аисты откладывают яйца в такое время, что появление птенцов совпадает с циклом

экологической плотности рыб. Это облегчает родителям ловлю рыбы, составляющей основную пищу птенцов. В мире людей также наблюдается во многом сходная картина. Здесь в расчет принимаются в большей степени высококачественная энергия и пищевая продукция, сосредоточенная на 15-20% земли, где возможно получение высоких урожаев сельскохозяйственных культур, но нерассеянные и труднодоступные для добычи ресурсы.

Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно распределение популяции, расширение ее ареала.

Плотность популяции регулируется четырьмя параметрами:

- 1) рождаемостью;
- 2) смертностью;
- 3) скоростью иммиграции особей (числом особей, появившихся в данной популяции из других популяций за единицу времени);
- 4) скоростью эмиграции особей (числом особей, покинувших данную популяцию за единицу времени).

Динамика популяций – это процессы изменений ее основных биологических показателей во времени.

Особое значение в изучении этой динамики придается изменением численности особей, биомассы и популяционной структуры.

Динамика популяций – одно из наиболее значимых биологических и экологических явлений. Образно говоря, жизнь популяции проявляется в ее динамике.

Динамика численности и плотности популяций находится в тесной зависимости от рождаемости и смертности.

Рождаемость - это способность популяции к увеличению численности. Характеризует частоту появления новых особей в популяции. Различают рождаемость абсолютную и удельную.

Абсолютная (общая) рождаемость - число новых особей (ΔN_n), появившихся за единицу времени (Δt).

Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени:

$$b = \Delta N_n / \Delta t N$$

Так, для популяций человека как показатель удельной рождаемости используют число детей, родившихся в год на 1000 человек.

В живых организмах заложена огромная возможность к размножению и подтверждается правилом максимальной рождаемости (воспроизводства): в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей. Оно достигается в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы, и размножение ограничено лишь физиологическими особенностями вида. Например, один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если все семена прорастут. Другой пример. Бактерии делятся каждые 20 минут. При таком темпе одна клетка за 36 часов может дать потомство, которое покроет сплошным слоем всю нашу планету.

Обычно же существует экологическая или реализуемая рождаемость, возникающая в обычных или специфических условиях среды. Средняя величина плодовитости выработана исторически как приспособление, которое обеспечивает пополнение убыли популяций. Естественно, что у менее приспособленных видов к неблагоприятным условиям высокая смертность в молодом (личиночном) возрасте компенсируется значительной плодовитостью.

Среди насекомых самая высокая плодовитость у растительноядных форм, а низкая - у хищников и паразитов. В благоприятных условиях плодовитость, как правило, низкая. Характер плодовитости зависит и от скорости полового созревания, числа генераций в течение сезона, от состояния в популяции самок и самцов. Если вид размножается с большой

скоростью и чутко реагирует на изменения условий среды, то численность популяций его быстро и существенно изменяется. Это относится к многим насекомым и мышевидным грызунам. Таким образом, максимальная рождаемость или плодовитость является константой, определяемой расчетным путем, например, умножением среднего числа гнезд, которое способна построить самка птицы за год, на такое же число яиц, которые она может отложить в наиболее благоприятную часть сезона года.

Максимальная рождаемость - тот предел, который характерен для скоростей увеличения числа особей в популяции. Правило максимальной рождаемости (воспроизводства) есть частный случай закона максимума биогенной энергии (энтропии) В. И. Вернадского - Э. С. Бауэра.

Численность и плотность популяции зависит и от ее смертности.

Смертность популяции - это количество особей, погибших за определенный период.

Абсолютная (общая) смертность - это число особей, погибших в единицу времени (ΔN_m).

Удельная смертность (d) выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции: $b = \Delta N_m / \Delta t N$

Абсолютная и удельная смертность характеризуют скорость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, старости и т. д.

Различают три типа смертности.

Первый тип смертности характеризуется одинаковой смертностью во всех возрастах. Выражается экспоненциальной кривой (убывающей геометрической прогрессии). Данный тип смертности встречается редко и только у популяций, которые постоянно находятся в оптимальных условиях.

Второй тип смертности характеризуется повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойствен большинству растений и животных. Максимальная гибель животных происходит в личиночной

фазе или в молодом возрасте, у многих растений - в стадии произрастания семян и всходов. У насекомых до взрослых особей доживает 0,3-0,5% от отложенных яиц, у многих рыб 1-2% от количества выметанной икры.

Третий тип смертности отличается повышенной гибелью взрослых, в первую очередь старых особей. Отличается он у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине, а также в других местах с благоприятными условиями.

-2-

Для изучения закономерностей динамики популяций составляются таблицы выживания. В таких таблицах строками отражаются классы возраста, а в столбцах показывается количество особей, которые сохранились или погибли.

Величина градаций классов зависит от продолжительности жизни изучаемых организмов (т.е. от биологического времени). Для человека используют интервал в пять лет, для многих насекомых – одну неделю. Если есть возможность длительное время следить за динамикой вымирания особей в популяциях (регистрировать возраст наступления смерти всех членов одной возрастной когорты, т.е. группы особей, родившихся за короткий относительно общей продолжительности жизни организма период), то составляют динамические таблицы выживания.

Таблица 1. Статическая демографическая таблица женского населения Канады на 1980 г.

Возрастная группа	Численность каждой возрастной группы, чел.	Число умерших в каждой возрастной группе за год, чел.	Смертность в расчете на 1000 чел.
0-1	173400	1651	9,52
1-4	685900	340	0,50
5-9	876600	218	0,25
10-14	980300	234	0,24
....			
75-79	235100	10029	42,66

80-84	149900	10824	72,50
85 и больше	119200	18085	151,70

Однако для долгоживущих или подвижных видов получить данные для построения динамических таблиц крайне трудно. По этой причине составляют таблицы выживания на основании краткосрочных наблюдений за смертностью во всех возрастных группах. Такие таблицы называются статическими, их пример – данные о демографии женской части населения Канады.

На основании таблиц выживания строят кривые выживания.

В экологии широкое распространение получило графическое построение «кривых выживания» (рис. 7). Р. Перль предложил различать несколько типов таких кривых, назвав их по самым характерным представителям, кривые представлены на рисунке 7.

Откладывая по оси абсцисс продолжительность жизни в процентах от общей продолжительности жизни, можно сравнивать кривые выживания организмов, продолжительность жизни которых имеет значительные различия. На основании таких кривых можно определить периоды, в течение которых тот или иной вид особенно уязвим. Поскольку смертность подвержена более резким колебаниям и больше зависит от факторов окружающей среды, чем рождаемость, она играет главную роль в регулировании численности популяции.

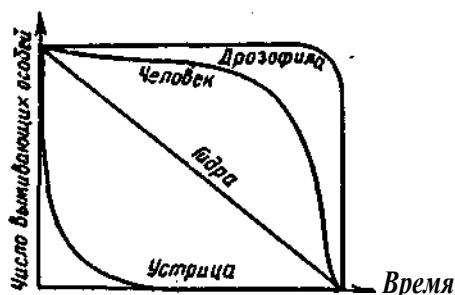


Рис. 7. Различные типы кривых выживания

Кривая 1 типа (сильно выпуклая) соответствует ситуации, когда смертность ничтожно мала в молодом и среднем возрасте, но в старом

возрасте быстро увеличивается и все особи погибают за короткий срок.

Перль назвал эту кривую «кривой дрозофилы», к кривой этого типа приближается кривая выживания человека в развитых странах.

Кривая 2 типа (диагональная) представляет ситуацию, когда во всех возрастных классах смертность особей одинакова. Такова динамика популяций многих рыб, пресмыкающихся, птиц, многолетних травянистых растений. Перль назвал эту кривую «кривой гидры».

Кривая 3 типа (сильно вогнутая) представляет ситуацию массовой гибели особей в начальный период жизни, затем низкую смертность выживших особей. Эту кривую Перль назвал «типом устрицы». Ей соответствует и возрастная динамика большинства видов деревьев: высокая смертность всходов и молодых растений, однако с возрастом интенсивность самоизреживания резко снижается, и постепенно деревья достигают «конечной плотности», которая отражает особенности биологии вида и условий среды. Она тем ниже, чем благоприятнее условия (выше бонитет насаждений).

Так по А.П. Шенникову (1964), «конечная» плотность спелого древостоя (бонитет I) составляет: у ели – 724, у сосны – 470, у дуба – 309 деревьев на 1 га. Однако, при худших условиях (бонитет IV-V классов) число деревьев резко увеличивается и составляет соответственно 2095, 1310, 778. Лесоводы знают эту закономерность и проводят «рубки ухода», как меру ускорения процесса самоизреживания за счет вырубания более слабых деревьев.

Феномен самоизреживания вследствие конкуренции особей внутри популяции и выживания наиболее сильных характерен только для растений. Как подчеркивает М. Бигон и другие (1989), у животных процесс самоизреживания не происходит и уменьшение плотности популяции имеет более сложную природу.

Изменение численности, вообще говоря, определяется соотношением четырех величин – рождаемости, смертности, иммиграции и эмиграции. Обозначим изменение численности за некое время Δt как ΔN , рождаемость как B , смертность как D , иммиграцию как I и эмиграцию как E . Тогда можно написать взаимосвязь этих величин как формулу:

$$\Delta N = I - E + B - D$$

При всей своей наглядности, эта формула обладает рядом неудобств при использовании. Во-первых, она оперирует абсолютными значениями, а это значит, что с ее использованием нельзя сравнивать популяции разного объема. Поэтому от абсолютных значений мы должны перейти к относительным единицам, не зависящим от объема популяции. Во-вторых, за рассматриваемый период времени Δt значения рождаемости, смертности, иммиграции и эмиграции продолжают изменяться, а величину Δt будем считать стремящейся к 0. Введем такие обозначения:

$\frac{dN}{dt}$ – мгновенная скорость изменения численности, то есть изменение численности за минимальный, стремящийся к нулю отрезок времени t ;

$\frac{dN}{Ndt}$ – удельная мгновенная скорость изменения численности, то есть мгновенная скорость в пересчете на 1 особь;

b – удельная мгновенная рождаемость, равная вкладу рождаемости в мгновенную скорость изменения численности;

d – удельная мгновенная смертность, равная вкладу смертности в мгновенную скорость изменения численности;

i – удельная мгновенная иммиграция, равная вкладу иммиграции в мгновенную скорость изменения численности;

e – удельная мгновенная эмиграция, равная вкладу эмиграции в мгновенную скорость изменения численности.

Величины b, d, i, e описываются одой и той же формулой $\frac{dN}{Ndt}$, различен только смысл величины dN , которая обозначает соответственно мгновенную

рождаемость, мгновенную смертность, мгновенную иммиграцию и мгновенную эмиграцию.

Тогда справедливо следующее выражение:

$$\frac{dN}{Ndt} = i - e + b - d$$

Если для простоты мы примем случай замкнутой популяции, в которой отсутствуют иммиграция и эмиграция, то получим следующее выражение:

$$\frac{dN}{Ndt} = b - d$$

Данное выражение называют основным уравнением динамики численности популяции.

Величину $\frac{dN}{Ndt}$ иначе обозначают как r и называют коэффициентом удельной скорости роста популяции, или коэффициентом прироста. Тогда

$\frac{dN}{Ndt} = r$, откуда $\frac{dN}{dt} = rN$. Если проинтегрировать данное выражение, мы получим уравнение

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

где N_0 – численность популяции в начальный момент времени, N_t – ее численность через время t , e – основание натуральных логарифмов (приближенно равное 2.718), r – коэффициент удельной скорости роста популяции.

Полученная формула – ни что иное, как знаменитое уравнение экспоненциального роста, математическое выражение закона роста народонаселения, выведенного Томасом Робертом Мальтусом в 1798 г. для описания роста народонаселения.

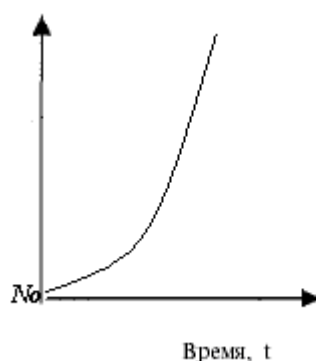


Рис. 8. Экспоненциальная модель роста популяции

При беспрепятственном размножении r всегда будет положительной величиной, и численность популяции будет возрастать по экспоненте. Величина r , определяющаяся плодовитостью и смертностью, очень различна для разных видов, а у одного и того же вида может быть разной при разных условиях обитания.

При графическом рассмотрении реальных кривых роста численности удобно использовать логарифмический масштаб. Тогда те участки кривой, которые соответствуют экспоненциальному уравнению, принимают вид прямой линии. Однако рассчитывать на то, что ему будет соответствовать вся реальная кривая роста, не приходится. Дело в том, что модель Мальтуса предполагает ничем не сдерживаемый рост численности популяции, а такой ситуации в природе практически не бывает. Иначе можно сказать, что экспоненциальная кривая выражает только биотический потенциал популяции. А в природе члены популяции испытывает давление экологических факторов, как, взаимодействуя друг с другом, с представителями других видов, с неживой природой. Всё это в совокупности можно назвать давлением среды, и именно противостояние давлению среды подразумевал Дарвин, говоря о борьбе за существование. Очевидно, что в реальных условиях рост численности популяции просто не сможет быть неограниченным – хотя бы из-за ограниченности пищевых и прочих ресурсов, о которой говорил еще Мальтус. Поэтому было закономерно появление других уравнений, учитывавших давление среды.

Наиболее близко естественный рост численности отражает логистическая модель роста популяции, в которой изменения численности во времени выражаются S-образной кривой. Эту модель предложил бельгийский математик Пьер-Франсуа Верхюльст в 1838 г. и позднее, в 1927 г., американский математик и биолог Раймонд Перль.

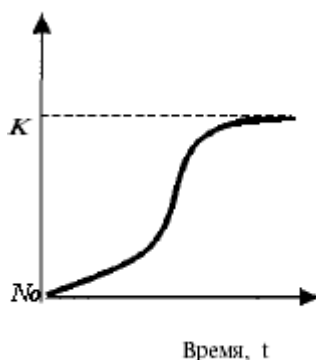


Рис. 9. Логистическая модель роста популяции

Форма логистической кривой определяется зависимой от численности величиной соотношения рождаемости и смертности в условиях ограничения верхнего порога численности внешними условиями. В общем, это S-образная кривая, асимптотически приближающаяся к некой величине K – предельной в данных условиях численности, отражающей экологическую «ёмкость условий».

Где K - максимальное число организмов, которое может поддерживаться в данных условиях среды. Введение в уравнение K означает, что влияние среды на снижение роста численности до какого-то стационарного уровня отражено в расчете.

K называют также поддерживающей емкостью среды.

Если $N > K$, скорость роста отрицательна.

Если $K > N$, скорость роста положительна, то величина популяции стремится к $K = N$. т. е. приводится соответствие с поддерживающей емкостью среды.

Когда $K = N$, скорость роста популяции равна нулю.

Размеры популяции остаются постоянными.

Уравнение, описывающее логистическую кривую, выглядит так:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N \frac{K - N}{K}$$

или

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{\alpha - r_{\max} t}},$$

где $\alpha = r / K$, а $r_{\max}$ – константа экспоненциального роста при полном отсутствии давления среды – теоретически, при $N = 0$.

На практике часто применяется еще одна форма записи логистического уравнения:

$$N_t = N_0 e^{r(1 - N/K)}$$

Приведенные формулы исключительно важны для понимания закономерностей изменения численности популяций и широко используются в построении математических моделей. К сожалению, при попытках использовать их для анализа и прогноза численности реальных популяций мы нередко сталкиваемся с большими трудностями. Эти трудности связаны, прежде всего, с тем, что в природе чрезвычайно трудно определить значения параметров, используемых в уравнениях.

Кривая роста приобретает сигмоидную (S-образную) форму. Такой тип роста называют зависимым от плотности популяции, которая влияет на истощение пищевых ресурсов и накопление токсических продуктов, а потому на рост. С увеличением плотности скорость роста популяции постепенно снижается до нуля, кривая выходит на плато. При нулевом росте популяция стабильна, т. е. размеры ее не меняются. Отдельные организмы при этом могут расти и размножаться. Нулевая скорость роста означает лишь то, что скорость размножения, если оно происходит, уравновешена смертностью. Такая сигмоидная кривая роста получена для ряда одноклеточных и многоклеточных организмов, например, для клеток водорослей в культуральной жидкости, для фитопланктона озер и океанов весной, для насекомых (мучные хрущачи, а также клещи, интродуцированные в новое местообитание с обильными запасами пищи, где нет хищников). Когда экспоненциальный рост продолжается вплоть до внезапного падения плотности популяции в результате истощения ресурсов среды, получается кривая другого типа, называемой «J-образной», или кривой «бум и крах». Такой рост не зависит от плотности, так

как его регуляция связана с плотностью популяции до самого момента катастрофы. Крах может происходить по тем же причинам, например, из-за истощения пищевых ресурсов, которое в случае сигмоидной кривой роста заблаговременно оказывало регулирующее влияние на рост. Миграция, или расселение, так же как и внезапное снижение скорости размножения, может способствовать уменьшению численности популяции. Расселение может быть связано с определенной стадией жизненного цикла, например, с образованием семян. Примеры того и другого типа показаны на рис. 10. Для обоих типов характерна экспоненциальная фаза в начале роста. Рассматривая вопрос об оптимальных размерах популяции в данной среде, следует учитывать поддерживающую емкость или кормовую продуктивность среды. Чем выше поддерживающая емкость, тем больше максимальный размер популяции, который может существовать неопределенно долгое время в данном местообитании. Дальнейшему росту популяции будут препятствовать один или несколько лимитирующих факторов. Это зависит от доступности ресурсов для данного вида. В случае J-образной кривой роста (рис. 10 Б) популяция внезапно выходит за пределы поддерживающей емкости среды. Эту величину обозначают символом K , который можно использовать также для обозначения максимальных размеров стабильной популяции в данных условиях. Рост, соответствующий сигмоидной и J-образной кривой, можно описать алгебраически с помощью простых дифференциальных уравнений. Оба уравнения относятся к популяциям, в которых поколения полностью перекрываются, так что популяция изменяется непрерывно. Это и позволяет использовать дифференциальные уравнения (они рассмотрены выше).

Сигмоидная и J-образная кривые - это две модели роста популяции. Здесь предполагается, что все организмы сходны между собой, имеют равную способность к размножению и равную вероятность погибнуть, отсюда скорость роста популяции в экспоненциальной фазе зависит только от ее численности и не ограничена условиями среды, которые остаются постоянными.

Математические формулы логарифмического или экспоненциального роста были приведены в 20-х годах XX столетия А. Лоткой. В настоящее время уравнения, описывающие экспоненциальный рост, в экологии используются прежде всего для определения потенциальных возможностей к росту популяции.

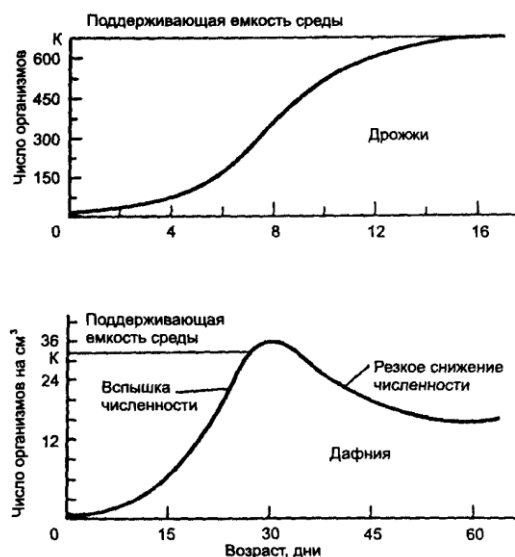


Рис. 10. Два типа кривых роста популяций (по Н. Грину и др., 1993)

А – сигмоидная кривая роста дрожжей в культуре;

Б – J-образная кривая роста дафний в культуре

Описанные модели роста популяции и дифференциальные уравнения предполагают, что все организмы сходны между собой, имеют равную вероятность погибнуть и равную способность к размножению, так что скорость роста популяции в экспоненциальной фазе зависит только от ее численности и не ограничена условиями среды, которые остаются постоянными. Они точно описывают процессы роста и взаимодействия особей в большинстве искусственных и некоторых естественных популяциях. «Идеальность» всех экологических факторов в исходных условиях предопределила то, что такие модели называются идеальными.

Для природных популяций принятые допущения часто неверны. В естественных условиях J- и S-образные модели роста популяции можно наблюдать, когда каких-либо животных вселяют или они сами вселяются в новые

районы. Такие же принципы применимы и для растений.

При любой модели (как J- , так и S-образной) сначала идет фаза экспоненциального роста численности популяции. Поэтому при сочетании благоприятных значений всех факторов среды возникает «популяционный взрыв».

Любые изменения популяции есть результат нарушения равновесия между ее биологическим потенциалом и сопротивлением окружающей среды.

Вопросы к теме:

1. Динамические показатели популяции
2. Рождаемость абсолютная
3. Рождаемость удельная
4. Смертность абсолютная
5. Смертность удельная
6. Скорость эмиграции
7. Скорость иммиграции
8. Типы смертности
9. Таблицы выживания динамические
10. Таблицы выживания статические
11. Типы кривых выживания по Р. Перлю
12. Рост популяции и его параметры
13. J-образная модель роста популяции и описывающее ее дифференциальное уравнение
14. S-образная модель роста популяции и описывающее ее дифференциальное уравнение
15. «Идеальность» моделей роста популяции

Лекция 5. Динамика численности популяций. Экологические стратегии

План:

1. Циклические колебания численности популяции и их причины
2. Типы динамики численности
3. Жизненные «стратегии» популяций

-1-

В природе численность популяций испытывает колебания. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях. Так, у насекомых и мелких растений открытых пространств численность особей в отдельных популяциях может достигать сотен тысяч и миллионов особей. Напротив, популяции животных и растений могут быть и сравнительно небольшие по численности. На одном из озер Подмосковья численность популяции стрекоз *Leucorrhinia albifrons* достигала около 30 тысяч особей, численность популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* - от нескольких сотен до нескольких тысяч особей, а численность популяций земляной улитки *Succinea nemoralis* - лишь 1000 экземпляров.

В связи с тем, что любая популяция обладает строго определенной генетической, фенотипической, половозрастной и другой структурой, она не может состоять из меньшего числа индивидов, чем необходимо для обеспечения стабильной реализации этой структуры и устойчивости популяции к факторам внешней среды. В этом и состоит *принцип минимального размера популяций*. Минимальная численность популяций, обеспечивающая существование вида, является специфической для разных видов. Выход за пределы минимума грозит для популяции гибелью. Дальнейшее сокращение, например, тигра на Дальнем Востоке, неизбежно приведет к их автоматическому вымиранию из-за того, что оставшиеся единицы, не находя с достаточной частотой партнеров для размножения, вымрут на протяжении немногих поколений. В таком же положении могут оказаться и редкие растения, такие, как орхидея, «венерин башмачок» и другие.

Закономерно предположить, что если есть минимум размера популяций, то возможен и максимум. Такое предположение помимо логической посылки основывается на соотношении законов максимума биогенной энергии и давления среды. Ю. Одум (1975) формирует закон как *правило популяционного максимума*. Популяции эволюционируют так, что регуляция их плотности осуществляется на значительно более низкой по сравнению с верхней асимптотой (асимптота — прямая линия, к которой неограниченно близко стремятся точки некоторой кривой по мере того, как эти точки удаляются в бесконечность) емкости местообитания, достигаемой лишь в том случае, если полностью используются ресурсы энергии и пространства. При росте плотности популяции снижается обеспеченность пищей. У многих животных от потребления пищи прямо зависит плодовитость: при увеличении плотности популяции плодовитость падает, и это предотвращает дальнейший рост численности.

Правило популяционного максимума конкретизирует два обобщения. Первое из них известно как *теория Х. Г. Андресварты - Л. К. Бирча (1954), или теория лимитов популяционной численности*: численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов и слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Второе обобщение дополняет первое и носит название *теории биоценотической регуляции численности популяции К. Фридерикса (1927)*: регуляция численности популяции есть результат комплекса воздействий абиотической и биотической среды в местообитании вида.

Совокупность всех факторов, способствующих увеличению численности популяции, называется *биотическим потенциалом*. Несмотря на то, что у разных видов составляющие биотического потенциала неодинаковы, имеется общее свойство. У всех видов он достаточно высок для стремительного увеличения численности при благоприятных условиях среды. Рост популяции может быть столь быстрым, что может привести к *популяционному взрыву*. Однако следует отметить, что повышение плотности популяций сверх оптимальной оказывает на них неблагоприятное воздействие, так как при этом иссякает кормовая база, сокращается жизненное

пространство, появляются эпизоотии и т. д.

Различают непериодические, редко наблюдаемые, и периодические, постоянные колебания численности естественных популяций. К *непериодическим* колебаниям численности, а, следовательно, и плотности популяции среди наземных организмов, могут быть отнесены вспышки массового размножения непарного шелкопряда *Ocnieria dispar* в 1879 году в южной и юго-восточной частях России, златогузки *Euproctis chrysorrhoea*, непарного и кольчатого шелкопрядов в период с 1948 по 1969 гг. на Русской равнине и т. д. Резкий подъем численности нередко наблюдается у популяций, оказавшихся в новом местообитании. Примером этому может служить массовое размножение кроликов в Австралии, колорадского картофельного жука в Европе.

Периодические колебания численности популяций совершаются обычно в течение одного сезона или нескольких лет. Циклические изменения с подъемом численности в среднем через 4 года зарегистрированы у животных, обитающих в тундре: леммингов, полярной совы, песца. Сезонные колебания численности характерны и для многих насекомых, мышевидных грызунов, птиц, мелких водных организмов.

В естественных условиях вероятность того, что все условия окажутся благоприятными для популяции, очень низка. Как правило, один или несколько абиотических (неоптимальная температура, кислотность, соленость, влажность) и биотических (присутствие хищников, паразитов, болезнетворных организмов, нехватка пищи) факторов становятся *лимитирующими*. Сочетание данных лимитирующих (ограничивающих) факторов называют *сопротивлением среды*.

Сопротивление среды сильнее всего действует на молодых особей, больше других страдающих от нападения хищников, болезней, недостатка воды и пищи или других неблагоприятных условий.

Поддержание определенной численности или равновесное состояние получило название *гомеостаза популяций*. Рост, снижение или постоянство численности популяций и зависит от соотношения между биотическим потенциалом (прибавлением особей) и сопротивлением среды (гибелью особей).

Отсюда *принцип изменения популяций* можно сформулировать следующим образом: *изменение популяции какого-либо вида - это результат нарушения равновесия между ее биотическим потенциалом и сопротивлением окружающей среды*. Данное равновесие называют *динамическим* или непрерывно регулирующимся, так как факторы сопротивления среды редко остаются неизменными в течение длительного времени. В какой-то год популяция может значительно снизить свою численность из-за засухи, а в последующие годы с нормальным увлажнением полностью восстановить ее. Подобные циклические колебания обычно продолжаются неопределенно долго. Это объясняет обобщающее *правило максимума размера колебаний плотности популяционного населения*.

Существуют определенные верхние и нижние пределы для средних размеров популяции, которые соблюдаются в природе или которые теоретически могли бы существовать в течение сколь угодно длительного отрезка времени». Ю. Одум (1975) справедливо делает замечание, что может быть 100 птиц на 1 га и 20000 почвенных членистоногих на 1 м², но никогда не бывает 20000 птиц на 1 м² и 100 членистоногих на 1 га. Правило максимума размера колебаний плотности популяционного населения можно назвать *законом количественной константности популяционного населения*. Данная закономерность указывает на среднесистемное число особей популяции на единицу площади. Отклонение от этого закона или правила свидетельствует о неблагоприятной ситуации в регионе, является биоиндикатором разлада в его экосистемах. Отсутствие или подавление численности какого-то вида в силу биотических и абиотических взаимосвязей определенно повлечет за собой цепь последствий, результаты которых следует предвидеть.

-2-

Характер закономерных изменений численности видоспецифичен и, в целом, связан с особенностями биологии вида, его физиологии и места в естественных экосистемах. Для млекопитающих С.А. Северцов (1941, 1942) выявил семь типов динамики населения, связанных с такими видовыми особенностями, как про-

должительность жизни, сроки полового созревания, число помётов в год и количество детёнышей в помёте, а также подверженность эпизоотиям и средняя степень истребления хищниками. В наиболее обобщённом виде (Н.П. Наумов, 1953) эта схема может быть представлена тремя фундаментальными типами динамики населения:

1) **Стабильный тип** характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебаний численности. Такой тип динамики свойственен крупным животным с большой продолжительностью жизни, низкой нормой естественной смертности, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью (имеющим эффективные механизмы адаптации к действию неблагоприятных факторов). Примером могут служить копытные млекопитающие (период колебания численности 10-20 лет), китообразные, гоминиды, крупные орлы, некоторые рептилии и др.

2) **Лабильный тип** динамики отличается закономерными колебаниями численности с периодом порядка 5-11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Характерны сезонные изменения обилия, связанные с периодичностью размножения. Такой тип динамики характерен для животных разного, но, как правило, не крупного размера с более коротким сроком жизни (до 10-15 лет) и, соответственно, более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа. Повышена и средневидовая норма гибели. К этому типу динамики из млекопитающих относятся крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные; таков же общий характер динамики некоторых других животных.

3) **Эфемерный тип** динамики отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения», при которых численность возрастает подчас в сотни раз. Перепады её от минимума до максимума осуществляются очень быстро (иногда в течение одного сезона); столь же быстро происходит спад численности, который в таком случае часто называют «крахом популяции». Общая длина цикла обычно составляет до 4-5 лет, в течение которых «пик» численности занимает чаще всего не более одного года; у

некоторых животных (например, у мелких грызунов) на эти короткие циклы «накладываются» более продолжительные (10-11 лет, но часто такие «большие волны») более выражены охваченным всплеском пространством, чем уровнем численности. Резко выражены сезонные колебания обилия особей. Такой тип характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и, соответственно, с высокой нормой гибели. Это не крупные животные, отличающиеся большой плодовитостью. Наиболее характерен такой тип динамики для мелких грызунов и многих видов насекомых с коротким циклом развития, но встречается и в других группах животного мира.

Разработанная С.А. Северцовым схема хорошо показывает связь типа динамики численности с особенностями биологии отдельных видов и групп животных, наглядно демонстрируя, что изменения численности отражают интегральный эффект всех форм взаимодействия вида с абиотическими, биотическими и антропогенными факторами среды.

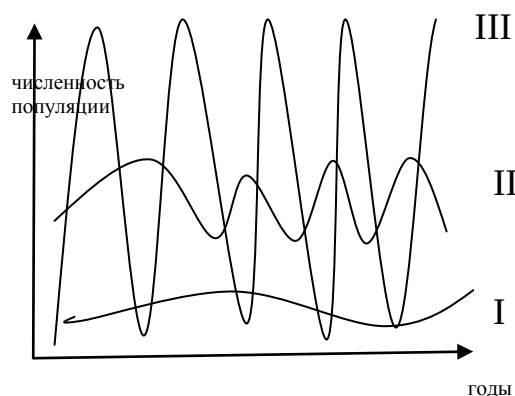


Рис. 11. Типы динамики численности по С.А. Северцову
I – стабильный, II – лабильный, III – эфемерный

-3-

Разные типы динамики фактически отражают разные жизненные стратегии.

Экологическая стратегия популяции – это общая характеристика роста и размножения. Сюда входят темпы роста ее особей, время достижения половой зрелости, плодовитость, периодичность размножения и т.д.

Существует несколько типологий экологических стратегий. Рассмотрим некоторые из них.

1. Концепция экологических стратегий, разработанная Р. Мак-

Артуром и Э. Уилсоном (R. Mac Arthur, E. Wilson, 1967) и получившая широкое признание в современной экологии.

Суть этой концепции сводится к тому, что успешное выживание и воспроизводство вида возможно либо путём совершенствования адаптированности организмов и их конкурентоспособности, либо путём интенсификации размножения, что компенсирует повышенную гибель особей и в критических ситуациях позволяет быстро восстановить численность. Аналогичные жизненные стратегии свойственны также и растениям (Л.Г. Раменский, 1938; Б.М. Миркин, 1985 и др.).

Таблица 2. Сравнение К-и r-стратегий

г-виды (виды-«копportunисты»)	К-виды (с тенденцией к равновесию)
Размножаются быстро (высокая плодовитость, время генерации короткое), поэтому значение (врожденная скорость роста популяции) высокое	Размножаются медленно (низкая плодовитость, продолжительное время генерации), поэтому значение низкое
Скорость размножения не зависит от плотности популяции	Скорость размножения зависит от плотности популяции, быстро увеличивается, если плотность падает
Энергия и вещество распределяются между многими потомками	Энергия и вещество концентрируются в немногих потомках; родители заботятся о потомстве
Размеры популяции некоторое время могут превышать К (поддерживающую емкость среды)	Размеры популяции близки к равновесному уровню, определяемому К
Вид не всегда устойчив на данной территории	Вид устойчив на данной территории
Расселяются широко и в больших количествах; у животных может мигрировать каждое поколение	Расселяется медленно
Размножение идет с относительно большими затратами энергии и вещества	Размножение идет относительно малыми затратами энергии и вещества: большая часть энергии и вещества расходуется на непродуктивный (вегетативный) рост
Малые размеры особей	Крупные размеры особей; у растений деревянные стебли и большие корни
Малая продолжительность жизни особи	Большая продолжительность жизни особи
Могут поселяться на открытых местах	Плохо приспособлены к росту на открытых местах
Местообитания сохраняются недолго (например, зрелые фрукты для личинок Дрозофилы)	Местообитания устойчивые и сохраняются долго (например, лес для обезьян)
Слабые конкуренты (способность к конкуренции не требуется)	Сильные конкуренты
Защитные приспособления развиты сравнительно слабо	Хорошие защитные механизмы

Не становятся доминантами
Лучше приспособлены к изменениям окружающей среды (менее специализированные)

Примеры:

Бактерии
Парамеция
Тли
Мучные хрущаки
Однолетние растения

Могут становиться доминантами
Менее устойчивы к изменениям условий среды (высокая специализация для жизни в устойчивых местообитаниях)

Примеры

Крупные тропические бабочки
Кондор (крупная хищная птица)
Альбатрос
Человек
Деревья

Первый путь назван К-стратегией, второй r-стратегией. Эти названия даны по соответствующим коэффициентам экспоненциального и логистического уравнений. r-стратегии – это виды, отличающиеся высокой плодовитостью и при этом слабо выраженной заботой о потомстве. Именно высокое значение коэффициента прироста позволяют популяции r-стратегов успешно воспроизводиться, несмотря на высокую смертность. В отличие от них, К-стратегии имеют низкую плодовитость, однако и смертность оказывается у них низкой, что и обеспечивает их воспроизводство.

Эти две стратегии по существу представляют два различных решения одной задачи - длительного выживания вида. Виды с r-стратегией быстрее заселяют нарушенные местообитания (обнаженная горная порода, лесные вырубки, выгоревшие участки и т. д.), чем виды с К-стратегией, т. к. они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с К-стратегией более конкурентоспособны, и обычно они вытесняют r-виды, которые тем временем перемещаются в другие нарушенные местообитания. Высокий репродуктивный потенциал r-видов свидетельствует, что, оставшись в каком-либо местообитании, они быстро использовали бы доступные ресурсы и превысили поддерживающую емкость среды, а затем популяция погибла бы. Таким образом, для них характерна J-образная кривая роста с быстрым падением численности популяции в конце. 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. В целом эту стратегию можно охарактеризовать как стратегию «борьбы и бегства».

Следует отметить, 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. Между этими крайними стратегиями существуют переходы. Ни один из видов не подвержен только r- или только K-отбору. В целом же r- и K-стратегии объясняют связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды.

Очевидно, что северцовский эфемерный тип динамики популяции в значительной степени соответствует r-стратегии, а стабильный тип динамики популяции – K-стратегии. Естественно, что в природе r- и K-стратегии связаны многочисленными переходами, одним из вариантов которых можно считать лабильный тип динамики популяции.

2. Ботаник Дж. Маклеод разделил растения на **«пролетариев»** и **«капиталистов»**. Растения-капиталисты затрачивают основную энергию на поддержание взрослых особей, они уходят зимовать с капиталом из фитомассы многолетних тканей – древесных стволов и ветвей, корневищ, клубней, луковиц и тому подобного.

Растения-пролетарии, напротив, зимуют в стадии семян, т.е. без капитала, т.к. энергия в основном затрачивается на размножение.

Это однолетники, которые образуют большое количество семян и выживают за счет того, что всегда какая-то их часть попадает в благоприятные условия. Кроме того, «пролетарии» имеют семена, способные формировать почвенные банки, в которых они подолгу сохраняют всхожесть и годами «ждут своего часа».

Растения с переходным типом стратегии, например, многолетние луговые травы характеризуются достаточно высокой плодовитостью и умеренной долей зимующих органов.

3. В 1938 году Л.Г. Раменский выделил три типа стратегий:

- 1) **виолентный** – конкурентоспособные виды с высокой жизненностью и способностью быстро осваивать пространство («львы»);
- 2) **пациентный** – виды, устойчивые к неблагоприятным воздействи-

виям и потому способные осваивать местообитания недоступные для многих других видов («верблюды»);

3) **эксплерентный** – виды, способные к быстрому размножению, активно расселяющиеся и осваивающие места с нарушенными ассоциациями («шакалы»).

4. Позднее эта концепция была развита английским ботаником **Д. Граймом**, который сблизил ее с позициями г- и К-стратегий.

По Д.Грайму, различаются стратегии:

1) **конкурентная** (конкурентоспособные виды, достигающие высокой плотности в оптимальных местообитаниях; аналогичны виолентам Л.Г. Раменского);

2) **стресс-толерантная** (подобна пациентам: устойчивые к неблагоприятным факторам, но малопродуктивные виды, заселяющие менее благоприятные места);

3) **рудеральная** (виды, отличающиеся высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом; осваивают местообитания с нарушенной исходной растительностью, по свойствам напоминают эксплерентов).

Аналогия с г- и К-стратегиями проявляется в том, что рудералы отвечают основным характеристикам г- стратегов, стресс-толеранты аналогичны К-стратегам, а конкуренты занимают промежуточное положение, но могут рассматриваться и как один из вариантов г- стратегии.

Позднее последние две классификации были объединены в систему Раменского-Грайма.

В отличие от одномерной системы г- и К-стратегий, система Раменского-Грайма двумерна и отражает отношение организмов к двум факторам: обеспеченности ресурсами и нарушениям.

Эта система типов стратегий изображается в виде «треугольника Грайма». Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегий, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Несмотря на «растительное» происхождение система стратегий Раменского-Грайма ус-

пешно используется не только ботаниками, но и зоологами и микробиологами.

Тип С – виолент, «силовик», «лев». Это мощные организмы, затрачивающие большую часть энергии на поддержание жизни взрослых особей, интенсивность размножения низкая.

Растения-виоленты чаще деревья (дуб, бук), реже кустарники или высокие травы, которые произрастают в благоприятных условиях при отсутствии нарушений. Абсолютно доминируют в сообществах, почти полностью используют обильные ресурсы. При ухудшении условий или при их нарушении «львы» растительного мира погибают, не имея приспособлений для переживания действия этих факторов.

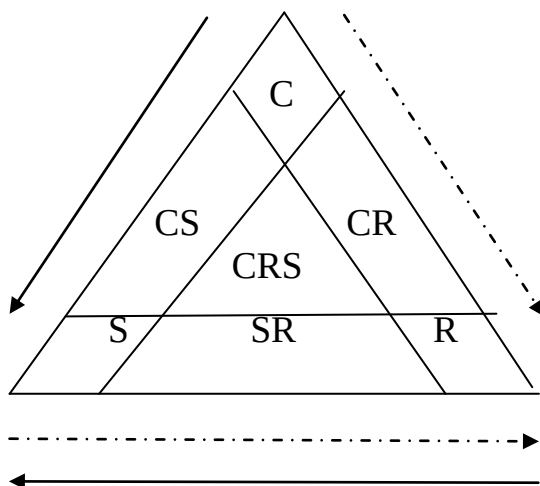


Рис. 12. Треугольник Грайма

————→ - ухудшение условий;

- - - - -> - интенсивность нарушений

Тип S – пациент, «выносливец», «верблюд». Это разнообразные организмы, способные за счет специальных адаптаций переживать сильный стресс. Растения-пациенты обитают при дефиците условий или при наличии условий, которые ограничивают их потребление. Мхи, лишайники.

Тип R – эксплерент, рудерал, «шакал». Эти организмы замещают виолентов при сильных нарушениях местообитаний или используют ресурсы в стабильных местообитаниях, но в периоды, когда они оказываются временно не востребованными другими видами. Однолетники, образующие большое

количество семян. Полынь, марь, лебеда, бодяк, одуванчик.

К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных сообществах без нарушений. Это происходит в двух случаях:

1) при обильных ресурсах, когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществе виолентов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях).

2) при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличившемся количестве ресурса, который пациенты, постоянно обитающие в сообществе не могут освоить. В пустыне однолетники – эфемеры за короткий период вегетации после дождей покрывают поверхность почвы зеленым ковром.

CS (виолент-пациент) – сосна, которая хорошо растет на бедных песчаных почвах; ель – на бедных кислых почвах в холодном климате.

CR (виолент-рудерал) – ольха серая, которая растет на вырубках, крапива двудомная – доминант почв, богатых азотом.

RS (рудерал-пациент) – вытоптанные площадки возле колодцев в пустынной зоне заселены растением рода пеганум.

CRS – большинство луговых и степных растений. Ковыль, типчак, пырей.

Многие виды обладают свойством пластичности стратегии.

Дуб черешчатый в благоприятных условиях виолент, а у южной границы ареала – кустарниковая форма и пациент.

Японское искусство выращивания карликовых деревьев – бонсай, основано на превращении виолентов в пациентов.

Большинство культурных растений – эксплеренты. В последние 10-20 лет направление селекции культурных растений изменилось, ее задачей стало повышение адаптивности потенциала сортов, т.е. возрастания их пациентности и виолентности.

Вопросы к теме:

1. Циклические колебания численности популяции и их причины
 2. Непериодические колебания численности популяции и их причины
- ны
3. «Популяционный взрыв» и его причины
 4. Правило популяционного максимума
 5. Верхний и нижний пределы численности популяции
 6. Дополнения к правилу популяционного максимума
 7. Типы динамики численности популяции по С.А. Северцову
 8. Экологическая стратегия вида и популяции
 9. Типология экологических стратегий
 10. Типология экологических стратегий Р. Мак-Артура и Э. Уилсона
 11. Особенности К- стратегов
 12. Особенности r-стратегов
 13. Концепция экологических стратегий Дж. Маклеода
 14. Типология экологических стратегий Л.Г. Раменского
 15. Типология экологических стратегий Д. Грайма
 16. Треугольник Грайма
 17. Промежуточные типы экологических стратегий

Лекция 6. Типы взаимоотношения популяций

План:

1. Классификация взаимоотношений популяций
2. Конкуренция и ее характеристика
3. Взаимоотношения «фитофаг-растение»
4. Взаимоотношения «хищник-жертва»
5. Взаимоотношения «паразит-хозяин»
6. Мутуализм и его характеристика
7. Комменсализм и аменсализм

Взаимодействие популяций (и видов, которые они представляют) - это вопрос, который с равным успехом может рассматриваться в рамках популяционной экологии и при изучении экосистем. С одной стороны, взаимоотношения являются биотическим фактором, влияющим на организм (это и есть влияние “друзей” и “врагов”, по определению Э. Геккеля). С другой стороны, взаимодействия организмов - это ячейки системы связей, формирующих экосистему и определяющих распределение ресурсов между организмами одного трофического уровня и закономерности передачи вещества и энергии с одного трофического уровня на другой.

Взаимоотношения организмов разнообразны (табл. 3). Они разделяются на горизонтальные - между организмами одного трофического уровня (как внутри вида, так и между видами) и вертикальные - между организмами разных трофических уровней. Взаимоотношения первого рода, как правило, носят характер конкуренции, но могут на некоторых этапах жизни организмов быть мутуализмом (т. е. взаимопомощью). Взаимоотношения второго рода более разнообразны: “фитофаг - растение”, “хищник - жертва” (иногда эти два типа взаимоотношений объединяют, так как растения по существу тоже жертвы), “паразит - хозяин”, мутуализм, комменсализм, аменсализм.

Таблица 3. Типы взаимоотношений видов в экосистеме

Тип взаимоотношений	Характер взаимоотношений двух видов	
	А	Б
Нейтрализм	0	0
Конкуренция	-	-
Аменсализм	-	0
Паразитизм	+	-
Фитофагия	+	-
Хищничество	+	-
Комменсализм	+	0
Мутуализм	+	+

Примечание. Использованы следующие обозначения: 0 - отсутствие взаимоотношений, плюс - положительное влияние, минус - отрицательное влияние.

В наиболее общем виде можно говорить о межвидовых отношениях трех типов:

1. Антибиоз (крайнее выражение конкурентных отношений, при котором какой-либо вид полностью препятствует возможности поселения особей других видов в пределах определенной зоны влияния. Антибиоз поддерживается главным образом химическим воздействием на потенциальных конкурентов, свойственен ряду грибов и прокариот. Например, в период «цветения» цианобактерии выделяют более десяти веществ, подавляющих развитие других организмов, в частности, зеленых водорослей);

2. Нейтрализм (тип отношений между видами, при котором они не формируют значимых форм прямых взаимодействий. Чаще всего встречается в отношениях между видами, не принадлежащими к смежным трофическим уровням);

3. Симбиоз (система отношений, при которой формируются тесные функциональные взаимодействия, выгодные для обоих видов (мутуализм) или только для одного из них (комменсализм, пример – рыбы-прилипалы и акулы)).

Кроме материальных взаимоотношений (конкуренции за ресурсы или передачи вещества и энергии при хищничестве или паразитизме), возможны сигнальные (информационные) взаимоотношения. Однако, эти взаимоотношения тесно переплетены с материальными и лишь корректируют распределение ресурсов между особями или передачу вещества и энергии с одного трофического уровня на другой.

Разделение взаимоотношений в естественных экосистемах по полезности и вредности некорректно: любые взаимоотношения помогают поддерживать экологическое равновесие и в конечном итоге являются полезными для всех видов, которые входят в состав экосистемы. О полезности и вредности отношений между организмами можно говорить только в том случае, если в эти отношения вмешивается человек.

Понятие “экологическое равновесие” подвергается жесткой критике

некоторых экологов (например, Гиляров, 2002) которые считают, что этот феномен не существует в природе, а само понятие уходит корнями в представления Карла Линнея о божественной гармонии природы. Оппоненты понятия “экологическое равновесие” считают, что любые взаимоотношения организмов и любая экосистема как сумма этих взаимоотношений всегда динамичны, так как испытывают влияние множества факторов.

Однако мы полагаем, что понятие экологического равновесия, если оно не абсолютизируется, а рассматривается как некоторая условность (подобная идеальному газу или ускорению под действием силы земного притяжения), полезно. Системы “хищник - жертва”, “паразит - хозяин” и более сложные элементы экосистемы, такие как пищевые цепи, в состоянии экологического равновесия характеризуются соотношением численности и биомассы взаимодействующих организмов, которые колеблются вокруг некоторой средней величины, соответствующей экологическому равновесию. Это понятие необходимо при разработке системы рационального использования и охраны природы. Возможно, что более точно этот феномен отражают термины “динамическое равновесие” или “подвижное равновесие”.

-2-

Конкуренция - это соревнование организмов одного трофического уровня (между растениями, между фитофагами, между хищниками и т.д.) за потребление ресурса, имеющегося в ограниченном количестве. Д. Тилман (Tilman, 1982,1983) подчеркивает, что особую роль играет конкуренция за потребление ресурсов в критические периоды их дефицита (например, между растениями за воду в период засухи или хищниками за жертвы в неблагоприятный год). Конкуренция играет большую роль в определении видового состава экосистем.

Принципиальных различий у межвидовой и внутривидовой (внутрипопуляционной) конкуренции нет. Возможны случаи, когда внутривидовая конкуренция является более острой, чем межвидовая, и наоборот. При этом интенсивность конкуренции внутри популяции и между популяциями может

меняться в различных условиях. Если условия неблагоприятны для одного из видов, то конкуренция между его особями может усиливаться. В этом случае он может быть вытеснен (или чаще - потеснен) видом, для которого эти условия оказались более подходящими.

Однако в многовидовых сообществах пар “дуэлянтов” чаще всего не образуется, и конкуренция носит характер диффузной: много видов одновременно конкурируют за один или несколько факторов среды. “Дуэлянтами” могут быть лишь массовые виды растений, которые делят один и тот же ресурс (например, деревья - липа и дуб, сосна и ель и т. д.).

У растений возможна конкуренция за свет, ресурсы почвы и за опылителей. На почвах, богатых ресурсами минерального питания и влагой, формируются густые сомкнутые растительные сообщества, где лимитирующим фактором, за который конкурируют растения, является свет. При дефиците в почве влаги или элементов минерального питания полог растений бывает разомкнутым и они не конкурируют за свет, а соревнуются за потребление почвенных ресурсов.

При конкуренции за опылителей побеждает тот вид, который более привлекателен для насекомого. Так, одним из факторов быстрого распространения в Европе гималайского заносного вида недотроги железконосной является то, что он продуцирует больше нектара, чем его конкуренты в тех же влажных местообитаниях - чистец болотный, дербенник иволистный. Кроме того, нектар недотроги слаще (Chittka, Schurkens, 2001).

У животных конкуренция происходит за ресурсы пищи. Например, травоядные конкурируют за фитомассу. При этом конкурентами крупных копытных могут быть насекомые, подобные саранче, или мышевидные грызуны, способные в годы массового размножения уничтожить большую часть травостоя. Хищники конкурируют за жертвы.

Поскольку количество пищи зависит не только от экологических условий, но и от площади, где воспроизводится ресурс, конкуренция за пищу может перерасти в конкуренцию за занимаемое пространство, т. е. быть не

только эксплуатационной, но и интерференционной. Снижение конкуренции в этом случае возможно при разделении территории на “охотничьи наделы” или на “загоны для выпаса”. К примеру, косяки - семейные группы башкирской лошади, в поведении которых сохранились черты их диких предков, рассредоточиваются по “загонам для выпаса”, что снижает конкуренцию за фитомассу и способствует равномерному использованию травостоев. По этой причине лошади - это идеальные фитофаги для охраняемых территорий в степной зоне.

Большую роль в разделе территории играют сигнальные взаимоотношения.

Как и в отношениях между особями одной популяции, конкуренция между видами (их популяциями) может быть симметричной или асимметричной. При этом ситуация, когда условия среды одинаково благоприятны для конкурирующих видов, встречается довольно редко, и потому отношения асимметричной конкуренции возникают чаще, чем симметричной.

При флуктуирующих ресурсах, что обычно наблюдается в природе (увлажнение или элементы минерального питания для растений, первичная биологическая продукция для разных видов фитофагов, плотность популяций жертв для хищников), преимущества поочередно получают разные конкурирующие виды. Это также ведет не к конкурентному исключению более слабого, а к сосуществованию видов, которые попадают в более выгодную и менее выгодную ситуацию. При этом ухудшение условий среды виды могут переживать при снижении уровня метаболизма или даже перехода в состояние покоя.

Кроме того, на исход конкуренции часто влияет то, какой из видов первым начал заселять экотоп (принцип лотереи). Это особенно характерно для маловидовых сообществ водных растений, где более слабый вид может удерживать занятое место, в силу того, что и он его занял первым. Впрочем, лотерея способна влиять и на состав сообществ с большим числом претендентов на свободное место. В тропическом лесу на одном гектаре может быть

до 150 видов деревьев, и потому занять место выпавшей особи могут представители разных видов.

Влияет на исход конкуренции и то, что победить в конкурентной борьбе больше шансов имеет популяция, в составе которой больше особей и которая, соответственно, будет более активно воспроизводить “свою армию” (так называемый - масс-эффект).

Наконец, конкуренция между видами протекает на фоне отношений с организмами других трофических уровней (хищниками и паразитами). Это также влияет на исход конкуренции, поскольку более привлекательный как пищевой ресурс вид имеет меньше шансов победить в конкуренции. В итоге в естественных экосистемах виды сосуществуют даже при наличии асимметричной конкуренции, которая должна была бы привести к вытеснению одного из видов. Конкурентное исключение чаще всего наблюдается только в искусственных условиях “микрокосма”, когда два конкурирующих вида изолированы и помещены в условия стабильной среды (например, в смешанном посеве двух культурных растений с разными конкурентными возможностями).

В естественных экосистемах существуют и специальные механизмы, которые снижают конкуренцию. Главный механизм - дифференциация экологических ниш, при которой различные организмы используют разные ресурсы.

-3-

Взаимоотношения “фитофаг - растение” является первым звеном пищевой цепи, в котором вещество и энергия, накопленные продуцентами, передаются консументам. Для растений в равной мере “невыгодно”, чтобы их съели до конца или не съели вовсе. По этой причине в естественных экосистемах проявляется тенденция формирования экологического равновесия между растениями и поедающими их фитофагами. Для этого растения:

- защищаются от фитофагов колючками, образуют розеточные формы с прижатыми к земле листьями, малодоступными для пасущихся жи-

ВОТНЫХ;

- защищаются от полного выедания биохимическим путем, продуцируя при усилении поедания токсичные вещества, которые делают их менее привлекательными для фитофагов (это особенно характерно для медленно растущих пациентов). У многих видов при их поедании образование “невкусных” веществ усиливается;

- выделяют запахи, отпугивающие фитофагов. Защита от фитофагов требует значительных затрат энергии, и потому во взаимоотношениях “фитофаг - растение” прослеживается трейдофф: чем растение быстрее растет (и соответственно, чем благоприятнее условия для его роста), тем оно лучше поедается, и, наоборот, чем растение медленнее растет, тем оно менее привлекательно для фитофагов. Интенсивное отрастание позволяет растениям с высокой поедаемостью сохраняться и даже доминировать в сообществах.

В то же время перечисленные средства защиты не обеспечивают полную сохранность растений от фитофагов, так как это повлекло бы за собой ряд нежелательных последствий для самих растений:

- несъеденная степная трава превращается в ветошь - войлок, который ухудшает условия жизни растений. Появление обильного войлока ведет к накоплению снега, задержке начала развития растений весной и как итог - к разрушению степной экосистемы. Вместо степных растений (ковылей, типчака) обильно развиваются луговые травы и кустарники. У северной границы степи после этой луговой стадии вообще может восстановиться лес;

- “лишние” листья многих видов трав и кустарников делают крону чрезмерно густой, что ухудшает условия для фотосинтеза (затененные листья “паразитируют”, т. е. тратят на дыхание больше органического вещества, чем производят его в процессе фотосинтеза). Этот феномен, который исследовал А.А. Любищев, объясняет благоприятное влияние на урожайность посевов присутствия некоторого количества “вредителей” - фитофагов, которые осветляют полог растений. Поедание некоторого количества листьев побегов

как бы запрограммировано у культурных растений в “память” о своем диком прошлом;

- в саванне уменьшение потребления побегов деревьев веткоядными животными (антилопами, жирафами и др.) приводит к тому, что их кроны смыкаются. В итоге учащаются пожары, и деревья не успевают восстанавливаться, саванна перерождается в заросли кустарников.

Кроме того, при недостаточном потреблении растений фитофагами не освобождается место для поселения новых поколений растений.

Подобным образом регулируется равновесие между популяциями видов фитопланктона и зоопланктона. Активно поедаемые водоросли быстро размножаются. Некоторые водоросли, напротив, защищаются от выедания специальными выростами на твердых панцирях (как диатомовые) или объединением в большие колонии, которые не могут быть отфильтрованы рачками. Колониальными формами представлено большинство видов цианобактерий. Защита водорослей от выедания помогает их способность образовывать покоящиеся стадии, играющие ту же роль, что и банки семян у растений. Наконец, некоторые водоросли заглатываются планктонными животными-фитофагами, но не перевариваются и выделяются с экскрементами живыми.

“Несовершенство” отношений “фитофаг - растение” приводит к тому, что достаточно часто случаются кратковременные вспышки плотности популяций фитофагов и временное угнетение популяций растений, вслед за которыми следует и снижение плотности популяций фитофагов. Например, в степях Монголии один раз в 5-7 лет наблюдаются вспышки численности популяций полевки Брандта, которая полностью выедает надземные части степных растений и разрушает дернину. В итоге угнетаются популяции ковылей, а корневищные злаки быстро разрастаются за счет банка вегетативных зачатков (почек на корневищах). Вслед за вспышкой численности наступает депрессия популяций грызунов из-за массового заболевания, а популяции ковылей восстанавливаются.

Для обеспечения экологического равновесия в паре “фитофаг - расте-

ние” адаптации растений и животных, как правило, недостаточно. Оно возможно только в случае, если имеется зоофаг, который контролирует плотность фитофага. По этой причине невозможно экологическое равновесие, если из экосистемы исчез хищник или в нее внедрился вид-фитофаг, для которого нет контролирующего его хищника.

При разведении сельскохозяйственных животных плотность популяций фитофагов регулируется человеком, который сам устанавливает норму потребления фитомассы животными. В большинстве случаев при этом норма оказывается завышенной, что ведет к развитию процессов пастбищной депрессии в экосистемах.

-4-

Взаимоотношения “хищник - жертва” представляют звенья процесса передачи вещества и энергии от фитофагов к зоофагам или от хищников низшего порядка к хищникам высшего порядка.

Как и при отношениях “фитофаг - растение”, ситуация, при которой все жертвы будут съедены хищниками, что в конечном итоге приведет и к их гибели, в природе не наблюдается. Экологическое равновесие между хищниками и жертвами поддерживается специальными механизмами, исключающими полное истребление жертв. Так, жертвы могут:

- убегать от хищника. В этом случае в результате адаптации повышается подвижность и жертв, и хищников, что особенно характерно для степных животных, которым негде прятаться от преследователей (“принцип Тома и Джерри”);
- приобретать защитную окраску (“притворяться” листьями или сучками) или, напротив, яркий цвет, например красный, предупреждающий хищника о горьком вкусе. Общеизвестно изменение окраски зайца в разные времена года, что позволяет ему маскироваться летом в листве, а зимой - на фоне белого снега;
- распространяться группами, что делает их поиск и промысел для хищника более энергоемким;

- прятаться в укрытия;
- переходить к мерам активной обороны (травоядные, имеющие рога, колючие рыбы), иногда совместной (овцебыки могут занимать “круговую оборону” от волков и т.д.).

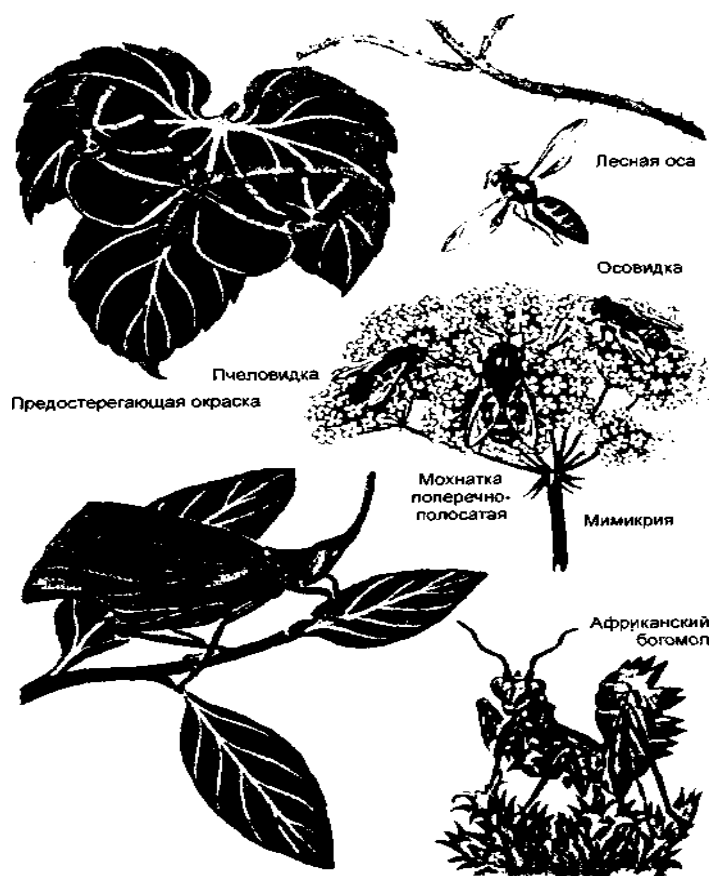


Рис. 13. Приспособления животных к самосохранению

В свою очередь хищники развивают не только способность к быстрому преследованию жертв, но и обоняние, позволяющее по запаху определить место нахождения жертвы. Многие виды хищников разрывают норы своих жертв (лисы, волки). В то же время сами они делают все возможное для того, чтобы не обнаружить своего присутствия. Этим объясняется чистоплотность мелких кошачьих, которые для устранения запаха много времени тратят на туалет и закапывают экскременты. Хищники одевают “маскировочные халаты” (полосатость щук и окуней, делающих их менее заметными в зарослях макрофитов, полосатость тигров и т.д.).

Полной защиты от хищников всех особей в популяциях животных-жертв тоже не происходит, так как это привело бы не только к гибели голодающих хищников, но в конечном итоге - к катастрофе популяций жертв. В то же время при отсутствии или снижении плотности популяции хищников ухудшается генофонд популяции жертв (сохраняются больные и старые животные) и ввиду резкого увеличения численности животных подрывается кормовая база.

И.В. Стебаев и др. (1993) образно сравнивают отношения видов-хищников и их жертв с отношениями между двумя флотами, каждый из которых постоянно усиливает свою огневую мощь и наращивает толщину брони. Но эти флоты никогда не вступают в генеральное сражение.

Тем не менее, даже при столь богатом арсенале средств защиты у жертв и нападения у хищников экологическое равновесие в паре “хищник - жертва” только за счет их биотических потенциалов невозможно. И в этом случае, как и в отношениях фитофагов и растений, необходимо третье звено пищевой цепи - естественный “враг” хищника - хищник более высокого порядка или паразит. В зависимости от характера жертвы и типа хищника (истинный, убивающий жертву сразу, или пастбищник, использующий ее многократно, как, например, оводы или слепни) возможно разное соотношение динамик их популяций. При этом картина осложняется тем, что хищники редко бывают монофагами (т. е. питающимися одним видом жертвы по типу “преследования”). Чаще всего, когда истощается популяция одного вида жертвы и ее добыча требует слишком больших затрат сил, хищники переключаются на другие виды жертв. Кроме того, одну популяцию жертв может эксплуатировать несколько видов хищников и паразитов.

По этой причине часто описываемый в экологической литературе эффект зависимости численности популяций жертв и хищников - пульсация численности популяции жертвы, за которой с некоторым запаздыванием пульсирует численность популяции хищника (“эффект Лотки - Вольтерры”), - выражен далеко не во всех парах “хищник - жертва”. П.В. Турчин (2002)

считает осцилляторный (колебательный) характер динамики системы “ресурс - потребитель”, которая включает отношения типа “фитофаг - растение” и “хищник - жертва”, третьим законом популяционной экологии.

В. Вольтерра (1931), изучая отношения хищник - жертва, вывел следующие законы:

1. Закон периодического цикла - процесс уничтожения жертвы хищником нередко приводит к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящим только от скорости роста популяций хищника и жертвы, и от исходного соотношения их численности.

2. Закон сохранения средних величин - средняя численность популяции для каждого вида постоянна, независимо от начального уровня, при условии, что специфические скорости увеличения численности популяций, а также эффективность хищничества постоянны.

3. Закон нарушения средних величин - при сокращении популяций обоих видов пропорционально их численности, средняя численность популяции жертвы растет, а популяции хищников - падает.

При интенсивной эксплуатации популяций фитофагов человек нередко исключает из экосистем хищников (в Великобритании, к примеру, есть косули и олени, но нет волков; в искусственных водоемах, где разводят карпа и другую прудовую рыбу, нет щук). В этом случае роль хищника выполняет сам человек, изымая часть особей популяции фитофага. При этом он должен руководствоваться экологическими нормативами “максимально допустимого урожая, (МДУ)”, отражающими скорость восстановления плотности популяций. К примеру, без риска разрушить популяцию северного оленя из нее можно ежегодно изымать до 40% животных, а из популяции лосей - только 20%. Примерно также показатель МДУ используется при эксплуатации популяций растений.

Паразиты - это организмы, которые питаются за счет организма хозяина. Это очень разнообразная группа организмов (животные, растения, грибы,

бактерии), которую изучает специальная наука - паразитология.

Паразиты не убивают хозяина, а длительное время используют его как пищевой ресурс и убежище, сокращая при этом продолжительность жизни и плодовитость “организма-дома”. Паразиты близки к хищникам-пастбищникам, но в отличие от последних, которые используют несколько жертв, паразит связан с одним организмом-хозяином (а если с несколькими, то меняет их в ходе жизненного цикла).

Различаются следующие группы паразитов.

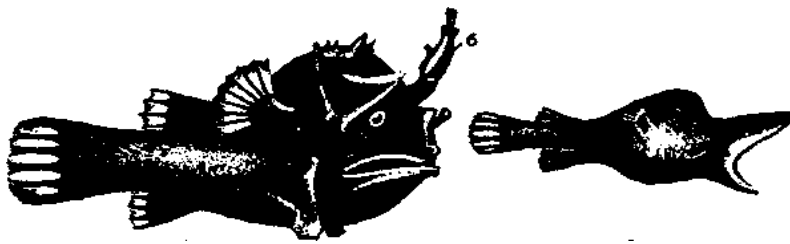
1) Биотрофы и некротрофы. Биотрофы всю жизнь питаются за счет живого хозяина, а некротрофы губят его (или часть его тела, например лист растения) и завершают свою биографию как рассматриваемые далее детритофаги.

2) Микropаразиты и макропаразиты. Различаются по размерам. К микropаразитам относятся вирусы, бактерии, микроскопические грибы и простейшие, к макропаразитам - все прочие.

3) Истинные паразиты и паразитоиды. Истинные паразиты всю свою жизнь питаются за счет организма-хозяина (или нескольких хозяев, если в течение жизненного цикла переселяются из организма одного вида в другой). Паразитоиды (как правило, насекомые) на определенных стадиях жизненного цикла ведут свободный образ жизни (питаются, как фитофаги или зоофаги). После этого они откладывают яйца в тело организма-хозяина, в котором паразитируют личинки. Паразитоиды представляют переход к хищникам. Насекомые-паразитоиды используются для биологического метода контроля насекомых-вредителей в сельском хозяйстве (трихограмма, теленомус-наездник и др.).

4) Эндотрофные и эктотрофные паразиты или эндо – и экзopаpази-ты. Эндотрофные паразиты живут внутри организма-хозяина (глисты в кишечнике позвоночных, стеблевые нематоды в стеблях хлебных злаков), а эктотрофные - на поверхности организма-хозяина (блохи, вши, клещи и др.). Особый случай эктотрофного паразитизма - образ жизни карликовых самцов

глубоководных удильщиков, которые внедряются острыми зубами в тело самки, после чего тела хозяина и паразита сливаются воедино (объединяются даже кровеносные системы). Становясь неотъемлемой частью самки, самец и передвигается за счет ее. При этом у самца кишечник недоразвит, зубы редуцированы, тогда как жабры, почки, сердце и половая система остаются достаточно развитыми. Тело самки в 13 раз больше тела самца. Экологический смысл этой адаптации заключается в повышении вероятности оплодотворения. Удильщики живут в полной темноте, поэтому иные варианты поиска “спутника жизни” реализовать крайне сложно.



а

Рис. 14. Глубоководная рыба-удильщик: а - самка, б - карликовый самец (по Н. М. Черновой и др., 1995)

5) Факультативные и облигатные паразиты. Факультативные паразиты могут прожить и без паразитизма, т.е. он не является обязательным условием их существования, часто является просто дополнительным источником питания, для облигатных же паразитов это единственный возможный способ существования.

Суперпаразиты - “паразиты паразитов”. Существуют суперпаразиты от первого до четвертого порядка (их можно представить в виде матрешки), верхний уровень представлен бактериями или вирусами. В этом случае из паразитов формируется пищевая цепь. Эту матрешку очень точно описал Дж. Свифт:

Под микроскопом он открыл, что на блохе

Живет блоху кусающая блошка;

На блошке той - блошинка-крошка,

В блошинку же вонзает зуб сердито Блошиночка... и так *ad infinitum*.

Различаются группы паразитов и по сложности жизненного цикла. Одни виды паразитов передаются при непосредственном контакте особей хозяина (например, вирусы и бактерии, вызывающие болезни человека). Другие паразиты перед заражением основного хозяина, в теле которого они образуют потомство, проходят через один или несколько видов промежуточных хозяев (например, широкий лентец - паразит человека, но в течение жизненного цикла он проходит через стадии жизни в рачках - циклопах и рыбах).

Наконец, кроме паразитов существуют еще и полупаразиты. Значительное число видов растений (в средней полосе в первую очередь из семейства норичниковых) сочетает автотрофное питание и паразитирование на корнях растений-хозяев. При этом если каждый вид растений-паразитов (из семейств заразиховых, повиликовых и др.) имеет своего “персонального” хозяина, то число видов-хозяев для одного вида полупаразита исчисляется десятками и сотнями. В этом случае нет необходимости в тонком подстраивании метаболизма хозяина и полупаразита, как при абсолютном паразитизме, полупаразит получает от растения-хозяина только неспецифические элементы питания.

Среди полупаразитов есть виды, наносящие вред хозяйству человека. Например, погремки (*Rhinanthus*) при доминировании в луговых сообществах становятся основными продуцентами органического вещества. В этом случае за счет потери энергии при переходе с одного трофического уровня на другой биологическая продукция травостоя снижается в 2-3 раза. Причем погремки не поедается сельскохозяйственными животными ни на пастбище, ни в сене.

В естественных экосистемах взаимоотношения “паразит - хозяин” являются одним из важных факторов поддержания экологического равновесия. Особенно велика их роль при контроле плотности популяций крупных животных, у которых нет естественных врагов-хищников (слон, бегемот, крокодил, лев и др.). При отсутствии паразитов их отношения с жертвами могли бы быть нарушены.

В процессе длительной коэволюции (взаимоприспособления) паразитов

и хозяев вырабатываются специальные механизмы, которые позволяют им устойчиво сосуществовать.

Защитные реакции хозяев могут быть следующими:

- иммунный ответ организма, т. е. возникновение биохимических реакций, которые сдерживают массовое развитие паразитов;
- сбрасывание зараженных частей (это особенно характерно для растений-хозяев, которые сбрасывают сильно зараженные листья). В этом случае паразиты продолжают жить уже как детритофаги;
- выработка устойчивости к влиянию паразитов за счет быстрого роста здоровых тканей взамен пораженных (это имеет место при паразитировании тли);
- изоляция органов поражения как “зеленых островов” (формирование галлов у дуба, орешника и других растений после того, как насекомое-паразитоид отложит в ткани листа яйцо);
- уменьшение плотности популяций хозяев, что снижает вероятность распространения паразита и заражения им. Зараженные животные менее подвижны и становятся более легкой добычей хищников, которые таким образом снижают долю зараженных особей в популяции;
- формирование гетерогенных популяций хозяев, в составе которых есть экотипы, устойчивые к паразитам. Эти экотипы являются основой адаптивной селекции на повышение устойчивости культурных растений к грибковым заболеваниям.

В естественных экосистемах формирование экологического равновесия между популяциями паразитов и их хозяев - нормальное явление. При этом в отличие от отношений “фитофаг - растение” или “хищник - жертва” оно возможно без третьего участника. В силу того, что паразиты связаны с ограниченным кругом хозяев, эта связь математически описывается проще, чем связь между хищниками и их жертвами. Во многих случаях проявляется модель Лотки - Вольтерры: плотность популяций обоих видов изменяется циклически, но пики плотности паразитов запаздывают по отношению к пикам

плотности хозяев.

Ситуация изменяется в антропогенных экосистемах, особенно в сельскохозяйственных, где заражение скота паразитами может привести к гибели многих животных. Представляют опасность взаимоотношения паразитов и человека, который может болеть гельминтозами, вызываемыми разными видами глистов, лямблиозом (при заражении простейшим - лямблией), болезнями бактериальной и вирусной природы.

Катастрофическими бывают последствия заноса паразитов в новые районы, где у их потенциальных хозяев отсутствуют механизмы защиты от паразитов. В XX в. произошли ботанические катастрофы в Америке (гибель зубчатого каштана *Costarica dentata* от занесенного туда из Китая паразитического гриба *Endothia parasitica*, вызывающего “рак каштана”) и Европе, где от “голландской болезни” почти полностью исчез вяз. Болезнь вызывает гриб *Ophiostoma ulmi*, который переносится жуком-короедом.

К еще более серьезным последствиям привело распространение вируса “коровьей чумы” в саваннах Африки (McNaughton, 1992). Из-за этого вируса, который первоначально вызвал болезни у домашнего скота, а затем порастил многие виды диких крупных копытных животных, резко снизилась интенсивность поедания фитофагами растительности саванны, и в первую очередь ее древесно-кустарникового компонента, что сказалось на его отношениях с травяным покровом саванны. Кустарники и деревья стали бурно разрастаться, подавляя травы, что увеличило количество пожаров, которые при таком сомкнутом древесном пологе стали более частыми. После пожаров деревья отрастали плохо и замещались кустарниками, корневища которых позволяли им сохраняться во время пожара. Только в 70-е годы, когда удалось снять влияние на экосистемы вируса “коровьей чумы”, вылечив от болезни домашний скот, поставивший паразита популяциям диких животных через выделение слюны на пастбищах, где их выпас чередовался, процесс был остановлен. Восстановилась плотность популяций животных, питающихся ветками, и, соответственно, восстановился баланс между древесно-кустарниковым и

травяным компонентами экосистемы саванны, которая приобрела первозданный облик.

Есть примеры более сложных взаимоотношений “паразит - хозяин” с посредником. Так, гетеротрофное растение-паразит поддельник паразитирует на грибах, разлагающих мертвое органическое вещество, но, кроме того, по гифам микоризного гриба, как по шлангу, выкачивает питательные элементы из корней ели.

-6-

Мутуализм - это форма взаимоотношений организмов, при которых партнеры получают пользу.

Отношениями мутуализма связаны организмы, не конкурирующие за ресурсы. Мутуализм включает разнообразные формы сотрудничества - от облигатного (симметричного или асимметричного), при нарушении которого гибнут оба или один из сотрудничающих партнеров, до факультативного, которое помогает выживать партнерам, но не является для них обязательным (так называемая, протокооперация).

В целом мутуализм можно разделить на три типа:

1. **протокооперация**, характеризуется самой слабой связью между видами, например растения и насекомые-опылители, нет тесных связей между конкретным растением и конкретным насекомым-опылителем.
2. **собственно мутуализм**, характеризуется более сильной связью между видами, например, шмели и растения семейства губоцветные.
3. **симбиоз**, характеризуется самой сильной связью между видами, на грани с паразитизмом, например, лишайники.

Рассмотрим основные варианты мутуализма.

1. *Растения и микоризные грибы.* Такие взаимоотношения с грибами (микотрофия) свойственны большинству видов наземных сосудистых растений (цветковых, голосеменных, папоротников, хвощей, плаунов), что во многом облегчило заселение растениями суши (Заварзин, 2000). Микоризные грибы могут оплетать корень растения и проникать в ткани корня, не нанося

ему при этом существенного ущерба (эндотрофные и эктотрофные микоризы).

Грибы, не способные к фотосинтезу, получают из корней растений органические вещества, а у растений за счет разветвленных грибных нитей в сотни и тысячи раз увеличивается всасывающая поверхность корней. Кроме того, некоторые микоризные грибы не просто пассивно всасывают элементы питания из почвенного раствора, но одновременно выступают в роли редуцентов и разрушают сложные вещества до более простых. При этом, микоризные грибы, выделяя антибиотики, защищают корни растений от патогенов.

Микоризные грибы - “дорогое удовольствие” для растений, так как использование их в качестве посредников для обеспечения элементами питания и водой сопряжено со значительными затратами продуктов фотосинтеза ($1/3$ или даже $1/2$ валовой первичной продукции). По этой причине при улучшении условий минерального питания, например удобрении лугов, даже типичные микотрофные растения отказываются от микориз и переходят на “самообслуживание”. Не тратятся на содержание микориз виды - нитрофилы (распространенные на почвах с высоким содержанием нитратного азота) из семейств маревых, крестоцветных и некоторых других, поселяющиеся на нарушенных местообитаниях, где за счет минерализации органического вещества в почве резко возрастает количество нитратов. При этом микоризы, которыми обладают виды следующих стадий сукцессии восстановления экосистем после нарушений ” выделяют вещества, подавляющие “самостоятельные” растения. Это ускоряет процесс вытеснения нитрофилов. Микоризы нет у водных растений, сравнительно редко она встречается у растений, обитающих в экстремальных условиях - пустынях, горных и арктических тундрах. Как подчеркивает Т.А. Работнов (1992), большинство микотрофов - это мезофиты умеренно богатых почв.

Микоризы у травянистых растений, как правило, не видоспецифичны (т. е. один вид грибов может формировать микоризу у разных видов расте-

ний), а у древесных - видоспецифичны. Таким образом, плодовые тела подберовика, подосиновика, масленка или рыжика образуются за счет продукции фотосинтеза соответствующих видов деревьев.

Поскольку микоризные грибы оплетают корни нескольких рядом произрастающих растений, по ним возможен горизонтальный перенос элементов питания от одного растения к другому по “гифопроводам”. А.М. Гиляров (2003) рассматривает это как “экзаптации на уровне сообществ”, т. е. как побочный эффект адаптации микоризного гриба к нескольким видам растений. Данных о количестве веществ, перекачиваемых по микоризам из одного растения в другое, мало. Можно полагать, что оно невелико, тем не менее, смягчает отношения конкуренции и повышает общую устойчивость экосистем.

2. *Растения и микроорганизмы-азотфиксаторы.* Возможны две формы такого мутуализма - облигатный мутуализм и протокооперация. В первом случае азотфиксирующие микроорганизмы живут в корнях растений (бобовых, клевера, ольхи и некоторых других), вызывая образование клубеньков. Процесс связывания атмосферного азота облигатными азотфиксаторами называется симбиотической азотфиксацией. Во втором случае - при протокооперации - азотфиксирующие микроорганизмы населяют примыкающую к корням часть почвы (ризосферу) и усваивают органические вещества, которые, как в проточном культиваторе, постоянно выделяются корнями. Такая азотфиксация называется ассоциативной. В целом ассоциативная азотфиксация преобладает в естественных экосистемах, симбиотическая - в агроэкосистемах.

Симбиотические микроорганизмы могут жить и в листьях, пример - водный папоротник азолла, распространенный в тропическом поясе. Связанная с азоллой цианобактерия анабена способна за год фиксировать до 1000 кг/га азота (что является бесспорным рекордом, достойным книги Гиннеса). Для сравнения: посев клевера в средней полосе способен за год фиксировать до 200 кг/га азота, а люцерны в жарких районах с удлиненным полевым периодом и при поливе - до 700 кг/га. Оптимальная доза внесения азотных

удобрений в разных условиях в зависимости от культуры колеблется от 50 до 200 кг/га; в настоящее время вносится в среднем 10 кг/га азотных удобрений в действующем веществе.

Обеспечение новых (“мертвых”) субстратов азотом является необходимым условием для их зарастания. В теплом климате азот в субстрате накапливается в результате симбиотической азотфиксации: пионерами заселения лавовых потоков, отложений речного аллювия, горных осыпей являются бобовые растения (особенно часто из рода люпин). В более прохладном климате азот поставляется в результате ассоциативной азотфиксации: новые субстраты зарастают злаками и осоками. В самых суровых условиях Севера пионерами оказываются цианобактерии, которые обладают уникальной способностью и к фотосинтезу, и к азотфиксации.

Мутуалистические взаимоотношения с азотфиксаторами, так же как и содержание микориз, обходятся растениям очень дорого: на них затрачивается значительное количество продуктов фотосинтеза (около 1/3). Большими затратами органического вещества на симбиотическую азотфиксацию объясняются более низкие урожаи зернобобовых культур по сравнению со злаками.

Тем не менее, на биологическую азотфиксацию экологи возлагают большие надежды, она должна во многом заменить техногенную азотфиксацию промышленных предприятий, при которой на производство минеральных азотных удобрений затрачивается очень много энергии. Кроме того, экологически грязным является не только само производство удобрений, но и их использование: при внесении потных удобрений на поля до 50% их вымывается в окружающую среду, вызывая ее загрязнение (в первую очередь эвтрофикацию водных экосистем).

3. *Растения и насекомые-опылители.* Насекомые, переносящие пыльцу, питаются нектаром или пыльцой. Отмечены случаи участия насекомых в опылении даже таких типично ветроопыляемых растений, как злаки. Насекомые-опылители переносят пыльцу с одного цветка на другой на боль-

шие расстояния, чем ветер. Если пыльца деревьев за время, пока рыльцевая поверхность сохраняет способность ее воспринимать, может быть перенесена ветром не более чем на 70 м (у трав - менее 10 м), то за это время шмели переносят пыльцу на расстояние до 3 км. Радиус переноса пыльцы пчелами обычно ограничен 1 км.

Существует два основных направления развития мутуализма растений и насекомых: узкая и широкая специализация (т. е. в направлении облигатного мутуализма и протокооперации). При узкой специализации эволюция ведет к ограничению числа опылителей: происходит усложнение строения цветка (как у бобовых или губоцветных) таким образом, что нектар становится доступным только для насекомых с определенным типом строения тела (в первую очередь ротового аппарата). Высшее достижение этого варианта эволюции - взаимоотношения опылителей и некоторых представителей орхидных, которые привлекают самцов насекомых-опылителей, имитируя облик и половые феромоны самок.

При широкой специализации спектр опылителей возрастает, такой спектр опылителей имеют представители семейства сложноцветных. Этим объясняется их высокая устойчивость в антропогенно нарушенных экосистемах с обедненным видовым составом опылителей. По этой причине в современном нарушаемом человеком мире обязательный мутуализм растений и насекомых менее выгоден для обоих партнеров, чем протокооперация.

Эффективность протокооперации возрастает благодаря одновременному цветению разных видов растений, опыляемых одним видом насекомых. Более того, как правило, насекомые посещают цветки именно в апогей их цветения, когда продукция нектара максимальна. (Пчеловоды прекрасно знают, что их подопечные сначала посещают один вид растения и только после того, как его цветки минуют пик нектарообразования, переключаются на сбор нектара с цветков другого вида.)

В тропиках опылителями некоторых растений являются птицы и летучие мыши.

4. *Растения и животные, распространяющие их семена.* Распространение плодов (и семян) растений с помощью животных (зоохория) широко представлено в природе. Агентами-распространителями являются птицы, поедающие сочные плоды, медведи, копытные, насекомые. При прохождении через пищеварительный тракт животных семена зоохорных растений не только не перевариваются, но даже повышают всхожесть.

Кроме плотных покровов, защищающих семена от переваривания, существуют другие приспособления для зоохории. Так, на семенах растений (многих губоцветных, лилейных, маковых, молочайных, лютиковых, сложноцветных), распространяемых муравьями, имеются специальные придатки, богатые маслом, которые привлекают муравьев и используются ими в пищу. Сухие зоохорные плоды снабжены различными крючочками и щетинками для прикрепления к шерстному покрову животных, например у репейника, череды, чернокорня.

С помощью животных распространяются споры некоторых видов грибов и мхов.

5. *Водоросли и грибы в лишайнике.* В этом случае мутуализм столь обязателен и функции сотрудничающих организмов столь прилажены друг к другу, что по существу возникает новый “организм второго порядка”. Водоросль обеспечивает гриб органическими веществами, гриб водоросль - водой и минеральными элементами.

Этот вариант обязательного мутуализма представлен весьма широко: имеются сотни видов лишайников. Лишайники первыми заселяют поверхность скал и широко распространены на Севере - в условиях крайней ограниченности ресурсов тепла и элементов минерального питания.

Долгие годы в литературе ведется дискуссия о симметричности отношений гриба и водоросли в лишайнике. В последнее время все чаще эти отношения рассматриваются как асимметричные; большую “выгоду” от симбиоза получает гриб (“водоросль - это царица, плененная жестоким драконом”).

6. *Млекопитающие и микроорганизмы, населяющие их пищеварительный тракт.* Большинство животных, включая человека, но особенно травоядные, сами не в состоянии переваривать растительную пищу, так как не имеют ферментов, разрушающих целлюлозу, и эту роль играют микроорганизмы - бактерии и некоторые простейшие, которые живут в их желудочно-кишечном тракте. В кишечном тракте гладких китов среди 1000 видов бактерий были найдены даже те, которые могут разрушать органические вещества, присутствующие в нефтепродуктах. Возможно, что наличием таких симбионтов объясняется сравнительно высокая устойчивость этого вида китов к нефтяному загрязнению океана.

7. *Хемоавтотрофные бактерии и низшие животные.* Червеобразные животные-вестиментиферы (тип погонофоры) в стадии личинки являются типичными гетеротрофами со ртом, пищеварительным каналом и анусом. Однако после того как они заглатывают серобактерии, происходит редукция органов пищеварения, клетки животного заполняются серобактериями и вестиментиферы становятся “симбиотическими автотрофами”. В результате мутуализма бактерии получают защиту, а животное - органическое вещество.

Содержание сероводорода в среде, где обитают вестиментиферы, таково, что может погибнуть любой другой организм. Их спасает особый тип гемоглобина, который связывает не только кислород, но и серу. Мутуализм позволяет вестиментиферам очень быстро расти и достигать длины 2,5 м.

В.В. Малахов (2001) считает, что мутуализм вестиментифер и бактерий возник в результате развития пищевых отношений типа “хищник - жертва”. В гидротермальных оазисах океана и сейчас существуют свободноживущие серобактерии, которые формируют “маты”, служащие пищей для многих животных. Начав с питания такими свободноживущими бактериями, вестиментиферы со временем вступили с ними в отношения мутуализма.

Подобным образом питаются и другие погонофоры, связанные отношениями мутуализма уже не с серобактериями, а с метанобактериями. Бактерии используют метан, образующийся в нефтяных пластах и поступающий в

океан по трещинам в плитах литосферы. Это позволяет использовать погонофор в качестве биологических индикаторов месторождений нефти.

8. *Кишечнополостные и водоросли.* Водоросли поселяются в теле кораллов, заключенных в известковый скелет, и снабжают животное органическим веществом. Животное поставляет водорослям питательные элементы и дает убежище. В отличие от погонофор кораллы являются гетеротрофами, которые питаются зоопланктоном. Водоросли лишь помогают наиболее эффективно использовать вещества, полученные при гетеротрофном питании. Этим мутуализмом объясняется быстрый рост коралловых рифов.

9. *Человек и сельскохозяйственные животные и культурные растения.* Этот вариант мутуализма является протокооперацией, тем не менее, ни человек при современной плотности населения на планете не может обойтись без сельскохозяйственных животных и растений, ни корова, пшеница или рис не могут выжить без человека. Причиной мутуализма является искусственный отбор, в результате которого из “эгоистических” побуждений человек усиливал у растений и животных эксплерентность и снижал патиентность и виолентность, что лишило эти организмы способности жить без его опеки. Особенно активно это направление селекции развивалось в 60-70-е годы. XX в., когда в странах субтропического и тропического поясов произошла Зеленая революция.

10. Широко распространен *мутуализм водорослей и простейших* в океанических экосистемах. Некоторые простейшие после поедания водорослей используют их хлоропласты, которые продолжают работать в теле простейшего до тех пор, пока не изнасятся, после чего перевариваются.

11. Как протокооперация (хотя и весьма слабая) могут рассматриваться взаимоотношения между *бобовыми и злаками в сеяных травостоях*: бобовые за счет связи с симбиотическими азотфиксирующими бактериями улучшают условия обеспечения злаков азотом, а вертикально ориентированные листья злаков, пронзающие густой травостой бобовых, понижают уровень конкуренции за свет.

12. Известно множество других “экзотических” вариантов мутуализма, например:

- разведение грибов муравьями и жуками;
- отношения африканской птицы медоуказчика и капского медоеда (птица находит пчелиное гнездо, а медоед вскрывает его);
- отношения чистильщиков (птиц, рыб) и их “клиентов”;
- отношения муравьев и акаций (муравьи охраняют акацию, соком которой питаются, от других фитофагов).

-7-

Мутуализм связан плавным переходом с другим вариантом отношений организмов - комменсализмом, при котором сотрудничество выгодно только одному из партнеров. При этом на разных стадиях сотрудничества (или чаще в разных условиях) большую выгоду может получать то один, то другой партнер.

В целом комменсализм можно разделить на четыре варианта взаимоотношений:

1. нахлебничество (один организм «доедает» добычу другого более сильного организма, например, лев и шакал);
2. сотрапезничество (одновременное поедание различных частей одного ресурса, например, сообщество детритофагов на гниющем стволе дерева);
3. синойкия (перенос одного вида другим, например, молодые пауки часто переносятся крупными животными);
4. квартиранство (один вид использует жилище другого или его самого в качестве собственного жилища, при этом не принося ни вреда, ни пользы, например, в норах сусликов часто поселяются жуки-жужелицы).

Рассмотрим некоторые наиболее характерные случаи комменсализма.

1. “Растения-няни” и их подопечные. Береза и ольха могут быть “няней” для ели: “няня” защищает всходы ели от прямых солнечных лучей, так как на открытом месте елочки вырасти не смогут. В таких же отношениях

состоят кустарники из семейств губоцветных и сложноцветных с южноамериканскими кактусами. Кактусы для снижения дневного испарения воды фотосинтезируют при закрытых устьицах (они используют углерод кислот, образованных из захваченного устьицами за ночь углекислого газа) и потому не “потеют”. Взрослые кактусы имеют большую фитомассу, и им перегрев не страшен, а молодые могут развиваться только в тени засухоустойчивых кустарников, так как на открытом солнечном свете они гибнут. Весьма характерно, что в более благоприятных климатических условиях (например, при подъеме в горы, где климат более прохладный) кактусы не нуждаются в тенишках-нянях.

2. *Эпифиты и деревья.* Как комменсализм можно рассматривать отношения эпифитов и деревьев - хозяев: они выгодны для эпифита, но безразличны для хозяев, поскольку эпифиты используют лишь отмершие ткани дерева или скопления пыли и опавших листьев.

Группа эпифитов достаточно разнообразна и включает лишайники, водоросли, папоротниковидные, цветковые растения. При этом сосудистые эпифиты распространены почти исключительно в теплом тропическом и субтропическом климате. В умеренном климате эпифиты представлены только лишайниками, которые селятся на стволах деревьев, и реже мхами. Отсутствие эпифитов в лесах умеренной полосы связано в первую очередь с их неспособностью переносить холодные периоды года.

Как правило, эпифиты - чистые комменсалы, но есть случаи, когда установлено их отрицательное влияние на дерево-хозяина. При этом отрицательное влияние оказывает не сам эпифит, а его микоризный гриб, который ведет себя как паразит. Если эпифитов очень много, то они создают дополнительную нагрузку на ветви, что может вызвать их поломку. Таким образом, “безвредность” эпифитов для деревьев относительна.

3. *Детритофагия.* На те популяции, организмы которых поедаются в мертвом состоянии, детритофаги практически не влияют. Однако это положение нельзя абсолютизировать: участвуя совместно с редуцентами в про-

цессе минерализации органического вещества, детритофаги способствуют его возврату в окружающую среду и тем самым росту растений и всех организмов, которые связаны с ними в пищевых цепях.

В почве сконцентрировано огромное разнообразие детритофагов: число их видов на 1 м² почвы в лесу умеренной полосы может превышать 1000, а общая плотность популяций простейших и нематод - 10 млн., ногохвосток (*Collembola*) и почвенных клещей (*Acari*) - 100 тыс. и т. д.

Почвенные детритофаги разделяются на группы микрофауны (в нее входят простейшие, нематоды и коловратки, а также специализированные животные, питающиеся микроорганизмами, т. е., строго говоря, к детритофагам не относящиеся), мезофауны (животные с шириной тела от 100 мкм до 2 мм), макрофауны (ширина тела от 2 до 20 мм) и мегафауны (ширина тела более 20 мм). В последнюю группу входят мокрицы (*Isopoda*), многоножки (*Diplopoda*), дождевые черви (*Megadnli*), улитки и слизни (*Mollusca*), личинки некоторых мух (*Diptera*) и жуков (*Coleoptera*). Ч. Дарвин считал, что только дождевые черви перерабатывают такое количество растительного детрита, что ежегодное поступление в почву их экскрементов достигает 50 т/га. В тропических районах это количество может быть в три раза выше.

Именно благодаря этой армаде детритофагов из мертвого органического вещества (в травяных экосистемах в первую очередь корней растений, в лесных - опада) формируется почва. При этом многие детритофаги одновременно являются и хищниками, так как питаются “бутербродами” из мертвого вещества и содержащихся в нем живых бактерий.

Особая группа детритофагов - копрофаги, питающиеся экскрементами. Большинство копрофагов питается экскрементами травоядных животных, которые усваивают поедаемую растительную массу не более чем на 10%, остальное выделяется ими в окружающую среду в непереваренном состоянии (существуют даже варианты детритофагии в сельском хозяйстве при повторном скармливании животным специально подготовленных экскрементов). Фауна копрофагов очень разнообразна, особенно в тропиках (в частности, в

ее составе есть навозный жук (*Helicopriss dilloni*), имеющий размер до 6 см).

Копрофаги часто специализированы для “переработки” определенного типа экскрементов, что создало проблемы после появления в Австралии крупного рогатого скота, навоз которого местные копрофаги, привыкшие к “вкусу” помета кенгуру, перерабатывать отказались. Пришлось отправлять в Австралию жуков-копрофагов из Африки. Копрофагов, питающихся экскрементами хищников, много меньше. Это объясняется тем, что в данном случае корм переваривается более полно, и потому потенциальная пища детритофагов менее питательна.

Крупные детритофаги, питающиеся трупами животных, называются мусорщиками. Это - ворон, коршун, гриф, шакал, росомаха, барсук, песец и др. К этой же группе относятся некоторые крупные беспозвоночные, например жук-мертвоед некрофорус, который способен (вдвоем с самкой) закопать труп мыши на глубину до 20 см и там “скормить” его своим личинкам.

Среди детритофагов водных экосистем по способу добывания и переработки пищи различают размельчителей, собирателей, соскребателей, фильтраторов.

В некоторых случаях возможны отношения типа аменсализм - вредные для одного партнера и нейтральные для другого. Аменсализм представлен в природе как крайний вариант асимметричной конкуренции, когда один вид перехватывает ресурсы у другого, но этот другой столь слаб, что практически не может воспрепятствовать этому. Аменсализмом являются отношения между взрослыми деревьями и всходами деревьев или травами напочвенного покрова в лесу, которые делят ресурсы почвенного питания и азота.

Сюда же можно отнести и явление аллелопатии у растений.

В заключение отметим, что взаимоотношения организмов могут меняться не только в зависимости от условий среды (обострение конкуренции при уменьшении ресурсов), но и на разных стадиях жизненного цикла. Пример тому - взаимоотношения семги и двустворчатого моллюска жемчужницы. Личинки жемчужницы паразитируют в жабрах семги, а взрослые моллю-

ски живут независимо на дне и, фильтруя воду, улучшают условия для жизни рыбы, очень чувствительной к загрязнению. Кроме того, между скоплениями раковин прячется от хищников молодь семги. Уже описанный положительный “эффект группы” и отношения растений-нянь и их подопечных со временем также сменяется острой конкуренцией: в группе начинается процесс самоизреживания, а подопечные подавляют своих “нянь”.

Положительные взаимодействия играют важную роль в организации экосистем, так как уравнивают антагонизм конкуренции, хищничества и паразитизма.

Вопросы к теме:

1. Горизонтальные и вертикальные взаимоотношения видов.
2. Типы взаимоотношения видов в экосистеме
3. Экологическое равновесие
4. Симбиоз, нейтрализм и антибиоз
5. Конкуренция и ее виды
6. Механизмы снижения конкуренции
7. Взаимоотношения «фитофаг-растение»
8. Приспособления растений против поедания
9. Отрицательные последствия отсутствия поедания растений
10. Механизмы регуляции взаимоотношений «фитофаг-растение»
11. Взаимоотношения «хищник-жертва»
12. Приспособления жертв против поедания
13. Приспособления хищников
14. Механизмы регуляции взаимоотношений «хищник-жертва»
15. Взаимоотношения «паразит-хозяин»
16. Приспособления жертв против паразитов
17. Приспособления паразитов
18. Механизмы регуляции взаимоотношений «паразит-хозяин»
19. Классификации типов парзитов
20. Суперпаразиты

21. Полупаразиты
22. Взаимоотношения «паразит-хозяин-посредник»
23. Мутуализм и его виды
24. Примеры мутуалистических взаимоотношений
25. Значение мутуализма для популяций и экосистемы в целом
26. Комменсализм и его виды
27. Примеры комменсалов
28. Значение комменсализма для популяций и экосистемы в целом
29. Амменсализм
30. Примеры амменсализма
31. Явление аллелопатии у растений

Раздел 2. Синэкология

Лекция 7. Место популяции в биоценозе. Экологическая ниша

План:

1. Определение биоценоза
2. Трофическая структура биоценозов
3. Пространственная структура биоценозов
4. Экологическая ниша вида
5. Жизненные формы видов

-1-

Популяции различных видов живых организмов, заселяющие общие места обитания, неизбежно вступают в определенные взаимоотношения в области питания, использования пространства, влияния на особенности микро- и мезоклимата и т. д. Длительное совместное существование лежит в основе формирования многовидовых сообществ - биоценозов, в которых подбор видов не случаен, а определяется возможностью непрерывного поддержания круговорота веществ; только на этой основе в принципе оказывается возможным устойчивое существование любой формы жизни.

Биоценоз представляет собой эволюционно сложившуюся форму организации живого населения биосферы, многовидовую биологическую (экологическую) систему. В ее состав входят представители различных таксонов, отличающиеся по своим экологическим и физиологическим свойствам и связанные по многим формам биологических отношений как между собой, так и с окружающей их неорганической (абиотической) средой. Именно эти связи как принципиальная характеристика многовидовых сообществ, определяющая их целостность и способность к самоподдержанию, подчеркивались уже первыми исследователями экосистемного уровня организации. Наиболее четко учение об экосистеме сформулировано английским экологом А. Тенсли.

Экосистемы могут быть:

1. По величине:

- 1) микроэкосистемы (ствол дерева)
- 2) мезоэкосистемы (озеро, пруд)
- 3) макроэкосистемы (Мировой океан).

2. По происхождению

- 1) Естественными (формируются под влиянием природных факторов).
- 2) Антропогенными (создаются человеком в процессе хозяйственной деятельности).

3. По нахождению в природе

- 1) Степные экосистемы
- 2) Луговые экосистемы
- 3) Болотные экосистемы
- 4) Пресноводные экосистемы и др.

4. По степени открытости

- 1) замкнутые (космический корабль, подводная лодка)
- 2) открытые (все природные экосистемы).

5. По источнику энергии

- 1) автотрофные (главную роль играют автотрофные организмы – продуценты)
- 2) гетеротрофные (продуцентов в экосистеме нет или их роль незначительна).

Наиболее важные типы взаимоотношений видов в биоценозах - это пищевые (питание одних видов другими, конкуренция за пищу и т. п.), пространственные (распределение в пространстве, конкуренция за место поселения, убежища и т. п.) и средообразующие (формирование определенной структуры биотопа, микроклимата и пр.). Все эти формы взаимоотношений осуществляются не на уровне видов (виды могут входить в состав многих разных биоценозов) и не на уровне отдельных особей (взаимоотношения между особями конечны - например, отношения конкретного хищника и по-

едаемой им жертвы). Устойчивые взаимоотношения устанавливаются только между популяциями видов, входящих в состав данного биоценоза. Стабильный характер таких отношений представляет собой результат обоюдных адаптаций, выработанных в процессе длительного совместного существования видов в составе сообщества. В итоге их закономерных взаимоотношений осуществляется глобальная функция биоценологических систем - поддержание биогенного круговорота веществ.

Целостность биоценозов поддерживается эволюционно сложившейся системой связей, прежде всего информационных. На уровне биоценоза постоянно функционируют два канала информации. Один из них обеспечивает устойчивое существование и репродукцию популяций конкретных видов; это система самоподдержания и развития видов или селфинг. Вторым каналом связывает биоценоз, как целое, с компонентами; это - координации, «принуждающие» популяции отдельных видов к выполнению специфических функций в составе целостной системы. На конфликте этих двух каналов информации строятся регуляторные механизмы, определяющие поддержание глобальных функций биоценоза.

Учитывая все перечисленные особенности, биоценоз как биологическую систему, можно определить как исторически сложившиеся группировки живого населения биосферы, заселяющие общие места обитания, возникшие на основе биогенного круговорота и обеспечивающие его в конкретных природных условиях (Н.П. Наумов, 1963).

Все сложные формы биоценологических отношений осуществляются в определенных условиях абиотической среды. Рельеф, климат, геологическое строение земной коры, гидрографическая сеть, гидрологические условия в водоемах и многие другие факторы оказывают определяющее влияние на состав и биологические особенности видов, формирующих биоценоз, служат источником неорганических веществ, поступающих в круговорот, аккумулируют продукты жизнедеятельности. Неорганическая среда - биотоп - представляет собой необходимую составляющую биоценологической системы, обя-

зательное условие ее существования. Это всегда подразумевается, но часто специально подчеркивается терминологически. Академиком В.Н. Сукачевым (1942) создано учение о биогеоценозе как единстве биоценоза и его биотопа. Биогеоценоз пространственно определяется границами растительного сообщества - фитоценоза.

«Биогеоценоз - это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществами и энергией между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии» (В.Н. Сукачев, 1964).

Несмотря на некоторые различия в смысловых нюансах, термины «биоценоз», «экосистема» и «биогеоценоз» практически означают одно и то же природное явление, надвидовой уровень организации биологических систем.

-2-

Основная функция биоценозов - поддержание круговорота веществ в биосфере - базируется на пищевых взаимоотношениях видов. Именно на этой основе органические вещества, синтезированные автотрофными организмами, претерпевают многократные химические трансформации и в конечном итоге возвращаются в среду в виде неорганических продуктов жизнедеятельности, вновь вовлекаемых в круговорот. Поэтому при всем многообразии видов, входящих в состав различных сообществ, каждый биоценоз с необходимостью включает представителей всех трех принципиальных экологических групп организмов - продуцентов, консументов и редуцентов. Полночленность трофической структуры биоценозов - аксиома биоценологии.

В конкретных биоценозах продуценты, консументы и редуценты представлены популяциями многих видов, состав которых специфичен для каж-

дого отдельного сообщества. Функционально же все виды распределяются на несколько групп в зависимости от их места в общей системе круговорота веществ и потока энергии. Равнозначные в этом смысле виды образуют определенный трофический уровень, а взаимоотношения между видами разных уровней - систему цепей питания. Совокупность трофических цепей в их конкретном выражении, включающем прямые и косвенные взаимоотношения составляющих их видов, формирует целостную трофическую структуру биоценоза.

Трофические уровни. Группа видов-продуцентов образует уровень первичной продукции, на котором утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества. **Первичные продуценты** - основа трофической структуры и всего существования биоценоза.

В гидробиологии иногда принято говорить о неполночленных биоценозах, существующих за счет энергии привносимого извне органического вещества, но по сути дела такие системы не самостоятельны и не обладают способностью к самоподдержанию.

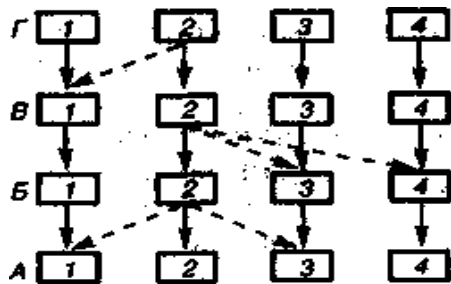


Рис. 15. Простейшая схема трофической структуры биоценоза (По И.А. Шилову, 1985).

Составлен этот уровень растениями (кроме редких бесхлорофилльных форм) и фотоавтотрофными прокариотами; в особых случаях в качестве первичных продуцентов выступают бактерии-хемосинтетики.

Накопленная в виде биомассы организмов-автотрофов чистая первичная продукция служит источником питания для представителей следующих

трофических уровней. Потребители первичной продукции - консументы - образуют несколько (обычно не более 3-4) трофических уровней.

Консументы I порядка. Этот трофический уровень составлен непосредственными потребителями первичной продукции. В наиболее типичных случаях, когда последняя создается фитоавтотрофами, это растительноядные животные (фитофаги). Виды и экологические формы, представляющие этот уровень, весьма разнообразны и приспособлены к питанию разными видами растительного корма. В связи с тем, что растения обычно прикреплены к субстрату, а их ткани часто очень прочны, у многих фитофагов эволюционно сформировался грызущий тип ротового аппарата и различного рода приспособления к измельчению, перетиранию пищи. Это зубные системы грызущего и перетирающего типа у различных растительноядных млекопитающих, мускульный желудок птиц, особенно хорошо выраженный у зерноядных, и т. п. У растительноядных карповых рыб над глоточными зубами, на нижней поверхности мозгового черепа имеется особое образование - «жерновок», имеющий ороговевшую поверхность; сочетание этих структур определяет возможность перемалывания твердой пищи. Грызущий ротовой аппарат свойствен многим насекомым и др.

Некоторые животные приспособлены к питанию соком растений или нектаром цветков. Эта пища богата высококалорийными, легкоусвояемыми веществами. Ротовой аппарат у питающихся таким образом видов устроен в виде трубочки, с помощью которой всасывается жидкая пища.

Приспособления к питанию растениями обнаруживаются и на физиологическом уровне. Особенно выражены они у животных, питающихся грубыми тканями вегетативных частей растений, содержащими большое количество клетчатки. В организме большинства животных не продуцируются целлюлолитические ферменты, а расщепление клетчатки осуществляется симбиотическими бактериями (и некоторыми простейшими кишечного тракта).

У зайцеобразных и многих грызунов в связи с таким типом пищеварения выделяется два помета: первичный, который животные заглатывают, и

вторичный более сухой, который выводится из организма. Поедание первичного помета способствует утилизации содержащегося в нем белка (в и бактериальные клетки), а может быть, и «подсеvu» регулярно теряемой с экскрементами кишечной флоры.

Консументы частично используют пищу для обеспечения жизненных процессов («затраты на дыхание»), а частично строят на ее основе собственное тело, осуществляя таким образом первый, принципиальный этап трансформации органического вещества, синтезированного продуцентами. Процесс создания и накопления биомассы на уровне консументов обозначается как вторичная продукция.

Консументы II порядка. Этот уровень объединяет животных с плотоядным типом питания - зоофаги. Обычно в группе рассматривают всех хищников, поскольку их специфические черты практически не зависят от того, является ли жертва фитоядной или плотоядной. Но, строго говоря, консументами II порядка следует считать только хищников, питающихся растительноядными животными и соответственно представляющих второй этап трансформации органического вещества в цепях питания. Химические вещества, из которых строятся ткани животного организма, довольно однородны, поэтому трансформация при переходе с одного уровня консументов на другой не имеет столь принципиального характера, как преобразование растительных тканей в животные.

При более тщательном подходе уровень консументов II порядка следует разделять на подуровни соответственно направлению потока вещества и энергии. Например, в трофической цепи «злаки - кузнечики - лягушки - змеи - орлы» лягушки, змеи и орлы составляют последовательные подуровни консументов II порядка.

Зоофаги характеризуются своими специфическими приспособлениями к характеру питания. Например, их ротовой аппарат часто приспособлен к схватыванию и удержанию живой добычи. При питании животными, имеющими плотные защитные покровы, развиваются приспособления для их раз-

рушения. Таковы специализированные зубы («терка») скатов, раздавливающих панцири иглокожих и раковины моллюсков. Вороны и крупные чайки иногда, схватив твердую добычу (моллюски, крабы и т. п.), взлетают и с высоты бросают ее на землю; этот прием они повторяют до тех пор, пока раковина или панцирь не расколется. Возможно, что аналогичным образом поступают некоторые хищные птицы с черепахами (стервятники) или с костями крупных животных (бородач).

На физиологическом уровне адаптации зоофагов выражаются, прежде всего, в специфичности действия ферментов, «настроенных» на переваривание пищи животного происхождения. В опытах с собаками показано, что такая «настройка» может меняться: предварительное кормление растительными белками (хлеб) усиливает активность пепсина к этим белкам и уменьшает перевариваемость мяса (А.М. Уголев, 1958).

У некоторых насекомоядных млекопитающих и птиц в желудке обнаруживаются ферменты хитиназа и хитобиаза, гидролизующие хитин - сложный азотсодержащий углевод. Хитиназа найдена также в секрете желудочных желез и в панкреатическом соке ряда видов амфибий и рептилий. Обнаружен этот фермент и у водных позвоночных (круглоротые, оба класса рыб), особенно у видов, корм которых содержит много хитина. Известен и ряд специфических приспособлений к питанию. Например, хищные моллюски, питающиеся представителями того же типа, «просверливают» их раковины с помощью концентрированных минеральных кислот, продуцируемых специальными железами. У кровососущих летучих мышей - вампиров - в секрете слюнных желез содержатся антикоагулянты, препятствующие свертыванию крови и тем способствующие длительному питанию. Выделение антикоагулянтов свойственно также пиявкам и большому числу кров членистоногих.

Консументы III порядка. Выделение этого уровня в достаточной степени условно. Обычно сюда тоже относят животных с плотоядным типом питания, чаще всего, имея в виду паразитов: животных и «сверхпаразитов», хозяева которых сами ведут паразитический образ жизни. Явление сверхпа-

разитизма побуждает и этот трофический уровень делить на подуровни. Но, строго говоря, сюда относятся животные, поедающие плотоядных животных, тогда как паразиты растительноядных форм должны рассматриваться как консументы 2 порядка.

Переход биомассы с нижележащего трофического уровня на вышележащий связан с потерями вещества и энергии. В среднем считается, что лишь порядка 10 % биомассы и связанной в ней энергии переходит с каждого уровня на следующий. В силу этого суммарная биомасса, продукция и энергия, а часто и численность особей прогрессивно уменьшаются по мере восхождения по трофическим уровням. Эта закономерность сформулирована Ч. Элтоном в виде правила экологических пирамид и выступает главным ограничителем длины пищевых цепей.

Экологические пирамиды (Ч. Элтон, 1927) – это прогрессивное уменьшение энергии, численности, биомассы в каждом последующем трофическом уровне.

Пирамида энергии всегда имеет вид классической пирамиды, так как действует **правило 10% Линдемана**: на каждый последующий трофический уровень переходит только 10% энергии.

Пирамиды численности бываю перевернутыми, например паразитов больше чем хозяев.

Трофические цепи и сети питания. Прямые пищевые связи «растение - фитофаг - хищник - паразит» объединяют виды в цепи питания или трофические цепи, члены которых связаны между собой сложными адаптациями, обеспечивающими устойчивое существование каждой видовой популяции.

Уже отмечалось, что каждый трофический уровень составлен не одним, а многими конкретными видами. Видовое разнообразие ценотических систем - не случайное явление. Благодаря видоспецифичности питания увеличение числа видов в биоценозе определяет более полное использование ресурсов на каждом трофическом уровне. Это обстоятельство прямо связано с повышением полноты биогенного круговорота веществ.

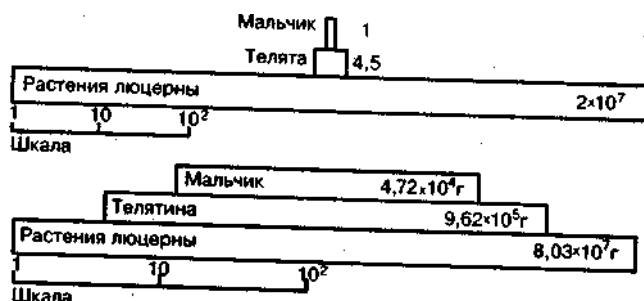


Рис. 16. Пример простой экологической пирамиды (по Ю. Одуму, 1975): вверху - пирамида чисел, внизу — биомассы. Данные приведены в расчете на 4 га за 1 год

Кроме того, увеличение видового разнообразия выступает как «гарантийный механизм», обеспечивающий надежность круговорота веществ как главной функции экосистем. Суть этого механизма заключается в том, что монофагия - питание лишь единственным видом пищи - встречается в природе редко; немногочисленны и олигофаги, набор объектов питания которых включает небольшое число экологически сходных видов. Большинство животных использует в пищу более или менее широкий набор кормовых объектов. В результате помимо прямых «вертикальных» пищевых связей возникают боковые, объединяющие потоки вещества и энергии двух и более пищевых цепей. Таким путем формируются пищевые (трофические) сети, в которых множественность цепей питания выступает как приспособление к устойчивому существованию экосистемы в целом: «дублирование» потоков вещества и энергии по большому числу параллельных трофических цепей поддерживает непрерывность круговорота при всегда вероятных нарушениях отдельных звеньев пищевых цепочек.

Таким образом, многочисленность и разнообразие видового состава биоценоза выступает как важный механизм поддержания его целостности и функциональной устойчивости. Именно на этом основывается актуальность проблемы биологического разнообразия, разрабатываемой в настоящее время на уровне международной комплексной программы.

То обстоятельство, что в пищевых сетях обычны «горизонтальные»

связи, объединяет животных одного трофического уровня наличием общих объектов питания. Это означает возникновение пищевой конкуренции между различными видами в составе сообщества. Сильная пищевая конкуренция невыгодна для биоценоза в целом; в процессе эволюционного становления экосистем либо часть видов вытеснялась из состава сообщества, либо формировались межвидовые отношения, ослабляющие силу конкуренции. При ослабленной силе конкуренции система «горизонтальных связей» выгодна для биоценоза: как уже говорилось, на ее основе увеличивается надежность функционирования экосистем; сложная комбинация прямых и косвенных трофических связей объединяет виды биоценоза в единое функциональное целое.

Цепи разложения. Все рассмотренные выше процессы связаны с синтезом и трансформацией органического вещества в трофических сетях и характеризуют собой, так называемые, цепи выедания или «пастбищные цепи». Процессы поэтапной деструкции и минерализации органических веществ обычно выводятся в отдельный блок трофической структуры, называемый цепями разложения (или детритными цепями).

Вычленение детритных цепей связано, прежде всего, с тем, что минерализация органики практически идет на всех трофических уровнях: и растения и животные в процессе метаболизма редуцируют органическое вещество до диоксида углерода и воды; эти продукты выводятся в окружающую среду так же, как и минеральные соли (последнее особенно свойственно животным). Детритные цепи начинаются с разложения мертвой органики особыми группами консументов - сапрофагами. Животные-сапрофаги механически, а отчасти и химически разрушают мертвое органическое вещество, подготавливая его к воздействию редуцентов. В наземных экосистемах этот процесс сосредоточен преимущественно в подстилке и в почве.

Наиболее активное участие в разложении мертвого органического вещества принимают почвенные беспозвоночные животные (членистоногие, черви) и микроорганизмы. Процесс деструкции идет последовательно, «вол-

ны» сапрофагов сменяют друг друга в соответствии с видоспецифичным типом питания. Крупные сапрофаги (например, насекомые) лишь механически разрушают мертвые ткани, они не являются собственно редуцентами, но готовят субстрат для организмов (прежде всего бактерий и грибов), осуществляющих процессы минерализации. Кроме того, бактерии-симбионты способствуют превращению сложных органических веществ в более простые, как бы «встраиваясь» в уровень консументов.

Таким образом, на уровне консументов происходит разделение потока органического вещества по разным группам потребителей: живое органическое вещество следует по цепям выедания, а мертвое по цепям разложения. В наземных биоценозах цепи разложения имеют очень большое значение в процессе биологического круговорота; в них перерабатывается до 90 % прироста биомассы растений, попадающей в эти цепи в виде опада. В водных экосистемах большая часть вещества и энергии включается в пастбищные цепи.

-3-

Определение биоценоза как системы взаимодействующих видов, осуществляющей цикл биогенного круговорота, предусматривает минимальный пространственный объем этого уровня биосистем. Так неправильно говорить о «биоценозе пня», «биоценозе норы суслика и т. п., поскольку комплекс организмов такого уровня не обеспечивает возможность полного цикла круговорота. Но такой подход не учитывает «верхний порог» понятия биоценоза: полный круговорот веществ может осуществляться в пространственных границах разного масштаба. Р. Гессе дал практически первую систему деления биосферы на соподчиненные зоны жизни. В качестве наиболее крупного подразделения он выделил биоциклы: суша, морские воды и пресные воды. Они подразделяются на биохоры - крупные пространственные участки биоцикла, охватывающие серию однородных ландшафтных систем (пустыня, тундра и т. п.). Позднее этот термин практически полностью был вытеснен введенным Л. С. Бергом понятием «ландшафтная зона». Оба эти подразделе-

ния отвечают формальным критериям биоценоза, но не рассматриваются как таковой. Пространственным границам биоценоза соответствует понятие биотоп - подразделение биохора (ландшафтной зоны), характеризующееся единым типом растительного покрова (фитоценоза). В этом отношении наиболее четкий подход проявляется в формулировке введенного В.Н. Сукачевым понятия «биогеоценоз»: «Биогеоценоз - это экосистема в границах фитоценоза». В большинстве случаев представление о биоценозе (экосистеме) связывается именно с таким пространственным масштабом.

Видовые популяции в составе биоценоза закономерно располагаются не только по площади, но и по вертикали в соответствии с биологическими особенностями каждого вида. Благодаря этому экосистема всегда занимает определенное трехмерное пространство; соответственно и межвидовые взаимоотношения имеют не только функциональную, но и пространственную направленность.

В водных экосистемах крупномасштабная вертикальная структура задается в первую очередь внешними условиями. В пелагиали определяющими факторами оказываются градиенты освещенности, температуры, концентрации биогенов и др. На больших глубинах действует фактор гидростатического давления, в донных биоценозах к этому добавляется разнородность грунтов, гидродинамика придонных слоев воды. Особенности вертикальной структуры выражаются в специфике видового состава, смене доминирующих видов, показателях биомассы и продукции. Так, в северо-западной части Тихого океана четко прослеживается вертикальная смена доминирования у видов гидромедуз: в поверхностном слое (50-300 м), в слое 500-1000 м, и еще глубже. Фотосинтезирующие водоросли приурочены к верхним, лучше освещенным горизонтам, что формирует вертикальные потоки вещества и энергии, связывая сообщества эуфотической зоны с глубоководными биоценозами, жизнь которых основывается на аллохтонной (привнесенной извне) органике.

В наземных экосистемах основной фактор, создающий вертикальную

структуру, имеет биологическую природу и связан с расчленением растительных сообществ по высоте. Особенно четко это выражено в лесных фитоценозах, вертикальная структура которых выражена в виде ярусности. Верхний ярус представлен древесными породами, далее следуют ярусы кустарников, кустарничков, травянистых растений и наземный моховой покров. В разных типах леса эта схема выражена неодинаково. Так, в широколиственных лесах вычленяется несколько древесных ярусов, составленных видами с разной высотой деревьев, а также ярус подлеска (кустарники и низкорослые деревья); травянистая растительность тоже может формировать 2-3 яруса. Подрост молодых деревьев образует группировки, меняющиеся по высоте по мере роста. Подземные части растений в свою очередь образуют несколько ярусов.

С позиции биогеоценологии ярус - сложная материально-энергетическая система, на базе которой дифференцируется ряд элементарных вертикальных слагаемых. Ярусность выражена и в травянистых фитоценозах, определяя вертикальную дифференциацию распределения животных и микроорганизмов в наземной части сообщества. Уже отмечалось, что локальная структура наземных экосистем тесно связана с функциональной активностью: пастбищные цепи концентрируются преимущественно в наземной части биоценозов, а цепи разложения в подземной их части.

Горизонтальная структура биоценозов выражена их мозаичностью и реализуется в виде неравномерного распределения популяций отдельных видов по площади. Это определяется, с одной стороны особенностями биотопов - неодинаковость почвенно-грунтовых условий, микроклимата и т. п., - а с другой - взаимоотношениями отдельных видов как внутри их популяций, так и между собой. На этой основе формируются разного рода группировки, в которых видовые популяции связаны между собой более тесными функциональными отношениями, чем с остальной частью биоценоза. В наземных биоценозах наиболее функционально значимы консорции - группировки видов-автотрофов и гетеротрофов, возникающие на основе тесных простран-

венных и трофических связей. Характерным для группировок является то обстоятельство, что они обычно формируются на основе особей одного вида, обладающего средообразующим действием. Основой консорции может быть, например, сосна со всеми связанными с ней видами микроорганизмов, микоризных грибов, лишайников, насекомых, птиц и т. д. Детерминантом консорции может оказаться и гетеротрофный организм («биоценоз» норы песчанки, «паразитоценоз» - комплекс паразитов, использующих одного хозяина).

На основе сложной внутренней структуры биоценоза видовые популяции, входящие в его состав, вступают во взаимоотношения, не имеющие прямого отношения к трофическим связям. Таковы, например, топические связи, прямо вытекающие из пространственной структуры системы. К этой категории взаимоотношений относится борьба за места для поселения, конкуренция животных за убежища. Как и в случае пищевой конкуренции, эволюция биоценотических систем приводила либо к вытеснению ряда видов из состава сообщества, либо к формированию отношений, снижающих силу конкуренции. В принципе и в этом случае основа сосуществования может определяться либо расширением круга пригодных для заселения биотопов (эвритопность), что облегчает пространственное размещение, либо высокой степенью специализации (стенотопность), что уменьшает число конкурентов. По такому пути пошли, например, пищухи - птицы, строящие гнезда в узких клинообразных щелях в стволах деревьев и потому практически не имеющие конкурентов по линии выбора мест для гнездования.

С другой стороны, на почве использования пространства возникает сложная система топических связей позитивного характера, создающих возможность формирования более полночленных и разнообразных по видовой структуре биоценозов. Речь идет, прежде всего, о средообразующей роли отдельных видов и их группировок в экосистемах. Известна роль растительности в формировании мезо- и микроклимата. Лесная опушка, например, резко снижает силу ветра, что прямо сказывается и на температурных условиях и режиме влажности в глубине леса. Кроны деревьев, перехватывая солнечные

лучи, также влияют на температурный режим, освещенность и влажность. Архитектоника кроны открывает возможность поселения большого числа организмов из разных таксонов; особые условия для поселения предоставляют стволы деревьев. Как доноры физиологически активных веществ, растения создают вокруг себя биохимическую среду, влияющую на другие виды, растущие по соседству. Обмен продуктами жизнедеятельности происходит в ризосфере растений и является одним из механизмов формирования «фитогенного поля», столь важного в образовании пространственной структуры ценопопуляций.

Заросли тростников и водной растительности, снижая течение и силу ветра, также создают условия для поселения ряда видов животных, для которых существование на открытых водоемах невозможно. В водных экосистемах скопления водорослей выступают как субстрат для поселения многих видов беспозвоночных животных, а также как убежища, в которых находят укрытие разные виды рыб и других животных.

Животные, строя норы, гнезда и другие сооружения, создают убежища с благоприятным микроклиматом, которые могут использовать и другие виды. Достаточно упомянуть виды птиц-дуплогнездящих, использующих дупла, выдолбленные дятлами. Нора млекопитающих привлекает целый ряд видов членистоногих, амфибий и других животных, использующих их наряду с хозяевами (синойкия).

Строительная деятельность животных может иметь и более широкий биоценотический эффект. Так, колонии песчанок и других грызунов через изменение почвенных условий, связанное с их роющей деятельностью, определяют динамику состава и структуры фитоценозов. Плотины бобров изменяют гидрологические свойства, лесных рек и ручьев, что вместе с выборочным питанием ведет к изменению растительности в зоне бобровых прудов, образованию аллювиальных кос ниже плотин, заилению затопленных участков леса и т. д. Бобровые пруды создают особые условия и для жизни животных; формируется комплекс водных и околоводных сообществ, не

свойственных исходному типу биоценоза. После ухода бобров (что случается регулярно) пруды высыхают, что в свою очередь вызывает изменения характера, растительности и животного населения.

Строительная деятельность животных в существенной степени определяется особыми межвидовыми отношениями, которые известный эколог В.Н. Беклемишев назвал фабрическими связями. Они выражаются в использовании для создания различных сооружений частей тела других организмов, их выделений, а иногда и целых живых особей. Наиболее широко распространенная форма фабрических связей - использование в строительной деятельности различных растительных материалов: стеблей трав, мха, лишайников, веток деревьев и т. д. При сооружении жилищ широко используется шерсть млекопитающих, перья и пух птиц, раковины моллюсков и т. п. Именно так сооружаются гнёзда птиц, «домики» ручейников, так изготавливается выстилка в норах млекопитающих. Некоторые тропические древесные лягушки сворачивают крупные листья в виде воронки, в которой накапливается дождевая влага, и используют их для откладки икры. Тесные фабрические связи характерны для муравьев и хвойных деревьев, опад которых составляет основу строительного материала муравейников.

В.Н. Беклемишев в системе биоценологических отношений выделял также форические связи, выражающиеся в расселении (распространении) одного вида другим. Такие связи формируются, например, между крупными водными позвоночными и поселяющимися на их организмах-обрастателях (гидроидные полипы, некоторые моллюски, водоросли и др.). Летающие насекомые могут переносить на себе большие скопления гамазовых клещей от одного места их кормления (трупы, помет) до другого. Рак-отшельник «транспортирует» своего сожителя-актинию.

-4-

Как уже говорилось, каждый вид представлен в биоценозе конкретной популяцией. Ее положение в составе экосистемы определяется, с одной стороны, набором требований к абиотическим условиям, а с другой - комплек-

сом связей с популяциями иных видов и формой участия в общих функциях биоценоза. Длительное существование в составе единого многовидового сообщества привело к эволюционному становлению такой системы взаимоотношений, при которой каждый вид пространственно и функционально занимает определенное положение в составе биоценоза. Это его положение рассматривается как экологическая ниша вида.

Представление об экологической нише было впервые высказано американским зоологом Дж. Гриннелом, который подходил к этому понятию преимущественно с позиций места, занимаемого видовой популяцией в пространстве («пространственная ниша» в более поздней терминологии), и в некоторой степени его биологических потребностей. Такой подход соответствовал натуралистическому, описательному аспекту экологических исследований того времени и представляет, по сути дела, аутэкологическую концепцию, мало связанную с изучением экосистемного уровня организации.

Гораздо более известна концепция Ч. Элтона, который под понятием «экологическая ниша» подразумевал тип питания вида, т. е. его место в трофических цепях. Современное представление о трофической нише связано именно с трактовкой Ч. Элтона.

Наиболее полно проблема экологической ниши разработана Дж. Хатчинсоном, который первым сформулировал это понятие как представление о всей сумме связей организмов данного вида с абиотическими условиями среды и с другими видами живых организмов. Эта концепция представляет экологическую нишу как многомерное пространство («гиперпространство»), по каждой из многочисленных осей которого отложены пределы требований вида к отдельным экологическим факторам. Объем многомерного пространства, соответствующего требованиям вида к среде, Дж. Хатчинсон назвал фундаментальной нишей, а реальное положение видовой (популяции в конкретной экосистеме - реализованной нишей. Реализованная ниша, как правило, меньше фундаментальной, поскольку в каждом биоценозе часть подходящих для вида условий либо отсутствует, либо не может быть реализована в пер-

вую очередь из-за всегда имеющих место конкурентных взаимоотношений. Именно это обстоятельство привело к тому, что во многих исследованиях понятие об экологической нише рассматривается с позиций выявления конкурентных отношений, а иногда даже как мера конкурентности. В частности, изучается проблема перекрывания ниш, а иногда и само понятие ниши связывается с «экологическим пространством» вида, в котором он не имеет конкурентов.

Соотношение объемов фундаментальной и реализованной ниш - признак стратегии вида. Так, у виолентов они практически равны: эти конкурентно сильные виды занимают любые местообитания, где они могут произрастать в силу своих генетически обусловленных физиологических особенностей.

У патентов объемы реализованных и фундаментальных ниш также совпадают, но уже по иной причине: в экстремальных условиях (сильное засоление, затенение, крайняя бедность или сухость почвы) растительный покров разомкнут и практически нет конкуренции. На скудные ресурсы, которые имеются в этих экстремальных условиях, никто, кроме пациентов (галофитов, сциофитов, олиготрофов или ксерофитов), не претендует.

У эксплерентов реализованная ниша приближается к нулю, так как они слабые конкуренты и могут существовать только при условии, что более сильные виды отсутствуют (обычно это и бывает причиной разрастания эксплерентов на местах нарушений).

Аналогичное соотношение объемов реализованных и фундаментальных ниш отмечается у животных, представляющих разные типы стратегии.

У видов с вторичными типами стратегий (SR, CR, CS, CRS) соотношение объемов реализованной и фундаментальной ниш может меняться от нуля до единицы в зависимости от того, в каких соотношениях находятся свойства виолентности, пациентности и эксплерентности (чем выше доля эксплерентности, тем оно ближе к нулю).

Кроме фундаментальной и реализованной ниш, в экологической бота-

нике используется понятие регенерационной ниши, предложенное П.Граббом. Регенерационная ниша - это набор факторов среды, позволяющий виду внедриться в сообщество. У пойменных тополей и ив регенерационная ниша, к примеру, очень узкая - это свежие и лишенные растительности влажные наносы аллювия в прирусловой пойме. Весьма интересно, что семена этих деревьев оказываются готовыми к прорастанию как раз в то время, когда идет спад уровня паводка и обнажаются влажные супесчаные и суглинистые субстраты. В иных условиях их легкие семена с пушистыми парашютами («тополиный пух») не прорастают, так как застревают между стеблями травянистых растений. Семена, попадающие в густой ивняк, достигают поверхности влажной почвы и прорастают, но всходы гибнут от сильного затенения. Как создание регенерационных ниш можно рассматривать вспашку почвы перед посевом и агротехнический прием поверхностного улучшения - дискования дернины луга перед подсевом в нее ценных видов трав.

Рассмотренные концепции довольно четко определяют место вида в биоценотической системе, но сохраняют при этом преимущественно аутоэкологический оттенок проблемы - во главу угла ставится вопрос о требованиях вида к комплексу абиотических и биотических условий. В то же время обратное влияние вида на биоценоз остается как бы на втором плане. В связи с этим особое положение занимает позиция Ю. Одума, который специально подчеркивает значение экологической ниши в определении функционального участия вида в составе экосистемы. Ю. Одум вкладывает в понятие ниши тройственный смысл: физическое пространство, занимаемое видовой популяцией, место вида в системе градиентов внешних факторов и его функциональная роль в экосистеме. По Ю. Одуму, «экологическая ниша некоторого организма зависит не только от того, где он живет, но и от того, что он делает (как он преобразует энергию, каково его поведение, как он реагирует на физическую и биологическую среду) и как он ограничен другими видами». Этот исследователь образно определил экологическую нишу как «профессию» в сообществе. Представляется, что такая позиция наиболее определяет понятие

экологической ниши как интегрированного выражения места вида в биоценозе.

Особенности экологических ниш по Ю. Одуму:

- 1) в разных экосистемах систематически далекие виды могут занимать одинаковую нишу (дуб в дубраве, береза в березняке);
- 2) в разных экосистемах один вид может занимать разные ниши (например, колорадский жук вредитель картофеля, но может поедать и томат);
- 3) близкие в систематическом отношении виды в одной экосистеме занимают разные ниши;
- 4) один вид на разных стадиях жизни может занимать разные ниши (бабочка и гусеница);
- 5) некоторые виды способны менять нишу в течение суток (эвглена зеленая).

Суть дифференциации экологических ниш состоит в снижении конкуренции.

Для понимания значения разделения экологических ниш в организации сообществ и экосистем большую роль сыграли эксперименты с инфузориями русского эколога Ф. Гаузе в 30-х годах XX в. Гаузе сформулировал принцип, получивший впоследствии его имя: «Два вида не могут сосуществовать, если они занимают одну экологическую нишу». (Один из них должен погибнуть либо уйти в другую экологическую нишу.)

Принцип Гаузе («конкурентное исключение») в природе действует редко. Поскольку число осей у экологической ниши достаточно велико, то сосуществование видов может быть связано с различиями отношений к одному из второстепенных факторов. Сосуществованию видов способствуют флуктуирующие ресурсы, третий вид, который сдерживает рост конкурирующих популяций, и мозаичность местообитания. Во многих случаях одну и ту же нишу поочередно могут занимать несколько видов вследствие «лотереи». Нишу захватывает тот вид, который придет первым. После его гибели

эту нишу может занять другой претендент, потом третий и т.д.

У животных экологические ниши различаются более четко, чем у растений, так как разные животные потребляют различную пищу (биомасса или детрит различных видов растений, насекомых, рыб, птиц или млекопитающих). Животные разделяют территорию на охотничьи наделы или живут в разных стациях одной экосистемы (например, разные птицы гнездятся и кормятся в различных частях древесного яруса). Есть животные, которые охотятся днем, а другие - только ночью (филины, совы, летучие мыши, сомы). У перелетных птиц ниши в разные периоды года разные и находятся в разных экосистемах, удаленных друг от друга на тысячи километров.

У растений ниши различаются не столь четко, так как у всех растений диета одна из раствора минеральных солей, который они корнями поглощают из почвы, диоксида углерода и солнечного света. Поэтому до начала 60-х годов понятие экологической ниши применительно к растениям не использовалось, хотя принцип экологической индивидуальности видов был известен с конца прошлого столетия. Однако постепенно оно стало обычным и в применении к растениям: одни и те же ресурсы разные виды растений используют неодинаково.

Различия своих «профессий» в экосистеме растения реализуют за счет следующих особенностей (Миркин, Наумова, 1998).

Разный тип распределения корневых систем. В пустыне Гоби наблюдаются сообщества из тростника и саксаула. Тростник - гигрофит-фреатофит, который связан с грунтовыми водами на глубине 8-10 м, саксаул - типичное пустынное дерево с укоренением в сухих горизонтах почвы, из которых он извлекает некоторое количество воды. В высокогорьях Кавказа распространены сообщества пустошей, где лишайники занимают самый верхний слой почвы и используют как источник воды и минеральных элементов атмосферные осадки, а в более глубоком горизонте расположена густая сплошная «сетка» из корней злаков, использующих влагу почвы.

Разное время вегетации. В период цветения и плодоношения растени-

ям требуется больше ресурсов, и за счет цветения в разное время снижается конкуренция. Эта разновременность цветения («экологическая очередь») до неузнаваемости изменяет внешний облик сообществ, что позволяет ботаникам говорить о феномене смены аспектов. Выдающийся исследователь степей В.В. Алехин выделял в степях более 10 аспектов по цветущим в разное время видам.

Разная требовательность к свету. В лесу одни виды растений приурочены к затененным местам (например, копытень, вороний глаз), а другие - к светлым прогалинам (ежа сборная). Виды подлеска (рябина, лещина, бересклет бородавчатый) довольствуются меньшим количеством света, чем виды высокого древесного яруса.

Разная требовательность к элементам минерального питания. Злакам необходим азот, который они получают из почвы. Бобовые могут обходиться практически без него, так как в их корнях живут азотфиксирующие бактерии.

Растения различаются также по взаимоотношениям с насекомыми-опылителями, микоризообразующими грибами, фитофагами и другими факторами, которые определяют состав экосистемы.

Экологические ниши видов изменчивы в пространстве и во времени. Нередко в биоценозе один и тот же вид в разные периоды развития может занимать различные экологические ниши. Так, головастик питается растительной пищей, а взрослая лягушка - типичное плотоядное животное, и им свойственны различные экологические ниши и специфические трофические уровни. Разными экологическими нишами зимой и летом в связи с миграциями характеризуются и перелетные птицы. У насекомоядных птиц зимние экологические ниши отличаются от летних. В разные экологические ниши входят личинки оводов, паразитирующие на крупных млекопитающих, и их взрослые особи, не принимающие совсем пищу, или некоторые бабочки, у которых чрезвычайно активными являются гусеницы, пожирающие листья, хвою, а взрослые потребляют нектар или вообще не питаются. То же и у май-

ского хруща: взрослое насекомое относится к экологической нише листоедов, а личинка - корнеед. Среди водорослей имеются виды, которые функционируют то как автотрофы, то как гетеротрофы, тем самым занимая в определенных периоды жизни те или иные экологические ниши.

-5-

Жизнь в определенных условиях создает в процессе эволюции комплекс видовых приспособлений, обеспечивающих успешное выживание и воспроизведение в данной экологической нише. В этом случае говорят о жизненных формах различных видов. Жизненные формы организмов, занимающих одинаковые экологические ниши, могут быть причиной морфологического сходства представителей таксономически неродственных видов. Классический пример такого» сходства «ихтиозавр - тунец - дельфин» объединяет быстро плавающих обитателей водных пространств. Жизненная форма животного-землероя сближает, например, крота, слепыша и даже насекомое медведку.

Известно явление экологического викариата, выражающееся в том, что в различных экосистемах аналогичные экологические ниши могут быть заняты разными видами. Это явление может иметь географический масштаб, но может проявляться и на уровне различных биоценозов. Так разные виды дятлов часто занимают сходные экологические ниши в разных типах леса.

Представление о жизненных формах возникло давно и вначале развивалось в ботанике. Еще А. Гумбольдт различал «растительные формы» пальм, бананов, мимоз, иглолистных, кактусов, лиан и др. Сам термин был введен в 1884 г. Б. Вармингом, подчеркнувшим адаптивный смысл этого понятия.

Классификация жизненных форм затрудняется разнообразием и комплексностью факторов, определивших их становление. Поэтому построение «системы» жизненных форм зависит в первую очередь от того, какие экологические вопросы должна «высветить» эта система. Можно, например, говорить о жизненных формах автотрофов, фаготрофов (макроконсументов) и са-

протрофов или микроконсументов. С таким же правом можно строить классификацию жизненных форм по обитанию в разных средах (водные организмы - наземные - обитатели почв), по типам передвижения (плавающие - бегающие – лазающие - летающие и др.), по характеру питания и другим признакам.

Жизненная форма организма (биоморфа) – это морфологический тип адаптации к основным факторам среды обитания.

У растений жизненные формы выражены четче, так как они неподвижны.

Классификаций жизненных форм растений несколько, но общепринятыми являются две.

1. Классификация датского ботаника Кристена Раункиера по расположению почек возобновления в течение неблагоприятного периода:

1) Фанерофиты (от греч. «фанерос» - явный и «фитон» - растение) – это растения, у которых почки возобновления расположены высоко над землей (деревья, кустарники, лианы, эпифиты – это тропические растения, которые используют деревья как опору для произрастания, при этом не паразитируют, а получают воду из воздуха с помощью воздушных корней, например, орхидеи)

2) Хамефиты (от греч. «хамай» - на земле и «фитон» - растение) – это растения, у которых почки возобновления расположены над землей на высоте 20-30 см и нередко они зимуют под снегом (кустарнички, полукустарнички, например, брусника).

3) Гемикриптофиты (от греч. «геми» - полу-, «криптос» - тайна, загадка и «фитон» - растение) – это растения, у которых почки возобновления расположены в поверхностном слое почвы и защищены подстилкой и снегом (многолетние травы).

4) Криптофиты (от греч. «криптос» - тайна, загадка и «фитон» - растение) – это растения, у которых почки возобновления расположены в почве в виде корневищ, клубней или луковиц или под водой (картофель, тюльпан).

5) Терофиты (от греч. «терос» - лето и «фитон» - растение) – это однолетние травы, которые размножаются только семенами, находящимися во время неблагоприятных условий в состоянии покоя (мак, табак).

Основанная на этих признаках система жизненных форм неплохо отражает суммарную приспособленность к неблагоприятным условиям.

2.И.Г. Серебряков разработал более комплексную систему, включающую разные аспекты жизненных форм, образующих соподчиненные группы. Так, им введено четыре отдела: древесные растения, полудревесные, наземные травы и водные травы. Каждый отдел включает несколько типов, которые в свою очередь подразделяются на классы, подклассы, группы и т. д. до собственно жизненных форм.

Классификация отечественного ботаника И.Г. Серебрякова по внешнему облику:

1) Древесные растения

- Деревья
- Кустарники
- Кустарнички

2) Полудревесные растения

- Полукустарники
- Полукустарнички

3) Наземные травы

- Многолетние
- Однолетние

4) Водные травы

- Земноводные (рогоз, тростник)
- Плавающие (ряска, кувшинка, кубышка)
- Подводные (рдест, элодея канадская)

Жизненные формы животных тоже имеют множество описаний, но общепринятой классификации нет. Рассмотрим классификацию А.Н. Формозова отечественного зоолога по способу передвижения, зависящему от среды

обитания:

1) Наземные

- Ползающие
- Бегающие
- Прыгающие и др.

2) Почвенные

- Роющие и др.

3) Древесные

4) Воздушные

- Летающие
- Парящие

5) Водные

- Плавающие
- Ползающие
- Прикрепленные ко дну
- Парящие и др.

Столь же различны подходы к классификации жизненных форм животных. Так, Д.Н. Кашкаров приводит серию классификаций, построенных на разных основах: по отношению к климату (холоднокровные и теплокровные с рядом иерархических подразделений в каждом из этих вариантов), по местам обитания и связанным с этим типам передвижения (плавающие, роющие, наземные, древесные, воздушные - также с внутренними подразделениями), по типам питания, по месту размножения. Имеются попытки классифицировать животных по типам пицедобывательной деятельности, по ярусности пространственного распределения и т. д.

При всем разнообразии в подходах к классификации жизненных форм они в любом случае отражают «нишевую структуру» биоценозов как комплексную характеристику пространственных и функциональных связей составляющих их видов.

Сложность общей структуры биоценоза («количество ниш» в нем) су-

щественно зависит от степени гетерогенности абиотической среды (биотопа). Для животных аналогичное значение имеет и степень сложности фитоценоза - его видовой состав, ярусность и др. Чем сложнее условия, тем большее количество отличающихся по биологическим особенностям видов могут освоить данный биотоп. Соответственно возрастает биологическое разнообразие биоценоза, т. е. число занятых экологических ниш. Как правило, такое возрастание биологической сложности состава экосистем связано с уменьшением объема экологических ниш, т. е. с повышением экологической специализации видов. Иными словами, повышение уровня биологического разнообразия выражается в возрастании числа видов, из которых строится биоценоз, а уменьшение объема ниш каждого вида ведет к ограничению их численности. Немецкий эколог А. Тинеманн обобщил эту закономерность, отметив, что в благоприятных условиях высоко число видов, но каждый из них представлен относительно небольшим числом особей; в неблагоприятных условиях это соотношение меняется на обратное («правило числа видов и числа особей»).

Следует отметить, что «нишевая» структура биоценозов открывает возможность некоторой свободы в формировании сообщества: биологически сходные виды могут в известной степени замещать друг друга в разных экосистемах. Степень «жесткости» видового состава биоценозов, возможность замещения сходных ниш разными видами зависит от возраста данной экосистемы и связанного с ним становления сложных облигатных взаимосвязей между конкретными видами.

Для жизнедеятельности любого организма необходима энергия, которую он получает вместе с пищей, использует энергию солнца или химическую энергию.

Энергетический бюджет – это соотношение между энергией, полученной телом извне и ее расходом на построение тела.

Затраты энергии зависят от: массы тела (чем больше масса тела, тем больше затрачивается энергии), характера питания (хищники тратят больше энергии чем травоядные), характера движения (бегающие тратят больше

энергии, чем ползающие).

Тепловой баланс организма – это соотношение получаемого и отдаваемого во внешнюю среду тепла.

Организм должен отдавать во внешнюю среду не больше, чем он получает, т.е. тепловой баланс и энергетический бюджет должны быть уравновешены.

Вопросы к теме:

1. Биоценоз.
2. Экосистема
3. Биогеоценоз
4. Соотношение понятий биоценоз, экосистема и биогеоценоз
5. Типы классификации экосистем
6. Трофическая структура биоценоза
7. Цепи и сети питания
8. Детритные и пастбищные цепи питания
9. Основные звенья трофических цепей
10. Экологические пирамиды
11. Пространственная структура биоценоза
12. Ярусность
13. Экологическая ниша вида
14. Пространственная и трофическая ниша
15. Особенности экологических ниш по Ю. Одуму
16. Фундаментальная и реализованная ниша.
17. Значение дифференциации экологических ниш
18. Особенности растений, позволяющие им занимать разные экологические ниши
19. Принцип конкурентного исключения Гаузе
20. Жизненная форма вида (биоморфа)
21. Конвергенция
22. Жизненные формы растений

23. Классификация К. Раункиера
24. Классификация И.Г. Серебрякова
25. Жизненные формы животных
26. Классификации жизненных форм животных
27. Энергетический бюджет и тепловой баланс организма

Лекция 8. Понятие об экологических сукцессиях

План:

1. Классификация изменений экосистем
2. Циклические изменения экосистем
3. Первичные автогенные сукцессии и климакс
4. Модели автогенных сукцессий
5. Гетеротрофные сукцессии
6. Вторичные автогенные (восстановительные) сукцессии
7. Аллогенные сукцессии
8. Природная и антропогенная эволюция экосистем

-1-

Все изменения можно разделить на два больших класса, причем, тоже связанных плавным переходом: циклическая динамика и векторизованные (направленные) изменения.

1. **Циклические изменения** - это изменения состава, структуры и функций экосистемы вокруг некоторой средней величины, соответствующей состоянию экологического равновесия. При экологическом равновесии в экосистеме:

- состав видов сохраняется постоянным (хотя часть из них периодически находится в покое или отсутствует в результате миграции);
- продукция автотрофов полностью перерабатывается гетеротрофами

(суммарная продукция биоценоза равна его суммарному дыханию), хотя часть ее может временно переходить в детрит;

- круговороты веществ замкнуты сколько какого-то элемента израсходовано организмами, столько и возвращено обратно в окружающую среду.

Если какое-то количество веществ покинуло экосистему (при «фоновой» эрозии почв, внутрипочвенном стоке, за счет денитрификации, испарения и т. д.), то оно компенсируется поступлением веществ в экосистему извне (идет процесс выщелачивания материнских пород, биологическая фиксация азота, выпадают осадки и т. д.).

2. Направленные (векторизованные) изменения - это изменения состава и функциональных параметров экосистемы. По своей природе они могут быть подразделены на три основных типа.

1) Нарушения - резкие изменения состава и функции экосистемы под влиянием внешнего фактора - при землетрясении, селевом потоке, пожаре, наводнении, распашке, вырубке леса, разливе нефти и т. д. Различные нарушения охватывают разное биологическое пространство: от нескольких квадратных метров (разлив небольшого количества нефти, вырубание одного или нескольких деревьев) до десятков квадратных километров (крупные пожары).

В зависимости от фактора, вызвавшего нарушение, и особенностей (устойчивости) экосистемы результат может быть разным, причем настолько, что трудно делать какие-либо обобщения о реакции экосистем на нарушения.

2) Автогенные сукцессии - постепенные изменения экосистемы под влиянием жизнедеятельности ее биоты, при которых меняются состав видов и функциональные параметры экосистемы в направлении формирования равновесного с климатом устойчивого состояния - климакса. В зависимости от того, возрастают или убывают в ходе сукцессий биологическая продукция, запас биомассы, видовое богатство, они подразделяются на прогрессивные и регрессивные.

Различают такие варианты автогенных сукцессий:

- первичные автотрофные, начинающиеся «от нуля», т.е. в условиях, где практически не было жизни, которая в ходе сукцессии осваивает новое пространство;
- вторичные автотрофные (восстановительные), которые начинаются после полного или частичного разрушения экосистемы под влиянием нарушений либо после прекращения процесса рассматриваемых ниже аллогенных сукцессий. Как правило, вторичные сукцессии протекают быстрее, чем первичные, так как от разрушенной первичной экосистемы остается какой-то запас «остатков жизни» - семена растений и их вегетативные органы в почве, споры мхов и грибов, покоящиеся стадии почвенных животных и др.;
- гетеротрофные (деградационные), в которых последовательно сменяют друг друга группы детритофагов и редуцентов и связанные с ними хищники и паразиты.

3) Аллогенные сукцессии - изменения экосистем под влиянием внешнего по отношению к ним фактора. Эти сукцессии продолжаются до тех пор, пока действует внешний фактор. Как только его действие прекратится, начнется вторичная восстановительная сукцессия.

Отдельно следует сказать об эволюции экосистем. Эти изменения также постепенны, как и сукцессии, но отличаются результатом - возникают новые ансамбли видов, которых в природе еще не было. Такие изменения экосистем могут быть природными и антропогенными. Природная эволюция протекает в геологическом масштабе времени. В настоящее время она почти полностью подавлена антропогенной эволюцией экосистем.

Как и сукцессии, эволюция экосистем может быть не только прогрессивной, сопровождающейся их усложнением (обогащением состава видов), но и регрессивной, при которой происходит обеднение состава биоты экосистемы. Регрессивной, как правило, является антропогенная эволюция экосистем.

Рассмотрим перечисленные варианты динамики экосистем более подробно.

Циклические изменения экосистем очень разнообразны, они могут вызываться абиогенными причинами, в первую очередь изменением условий в суточном, годовом и многолетнем (разногодовом) периодах и биогенными флуктуациями плотности популяций «ключевых» видов. Циклическая динамика протекает в разных масштабах «биологического времени» и «биологического пространства».

1. **Суточные изменения** наиболее наглядны в водных экосистемах, где в период максимальной освещенности зоопланктон рассредоточивается по толще воды, но в вечерние часы, когда освещенность уменьшается, он концентрируется близ поверхности. Суточные изменения связаны с биоритмами жизнедеятельности дневных и ночных животных, закрывании на ночь цветков, изменении положения листовых пластинок многих видов деревьев. У лотоса орехоносного, который образует «поля» в Астраханском заповеднике, ночью листья лежат на поверхности воды, но днем приподнимаются над ней на несколько сантиметров, что резко изменяет условия жизни населения поверхности водоема, которое в дневные часы может жить под зонтом из листа лотоса.

В суточном ритме меняются и функциональные параметры экосистемы - интенсивность фотосинтеза и переработки первичной биологической продукции во вторичную. Лишь в почве, заселенной армией простейших и беспозвоночных животных, жизнь в ночные часы замедляется незначительно.

2. **Сезонные изменения** общеизвестны. С сезонами года связаны жизненные циклы большинства живых организмов (цветение и плодоношение растений, выведение потомства животными и т. д.). Обитатели экосистемы хорошо адаптированы к смене времен года: растения на зиму сбрасывают листья, теплокровные животные «утепляются», увеличивая прослойку жира и густоту шерстного покрова, впадают в спячку или мигрируют в более благоприятные условия (птицы), меняют «маскировочные халаты» (зайцы становятся белыми) и т. д. В зависимости от сезона года существенно различа-

ются и функциональные параметры экосистемы. В умеренных широтах в зимнее время резко снижаются продукция и дыхание, хотя в тропических лесах сезонность «работы» экосистемы практически отсутствует. В степях жизнь экосистем замедляется дважды - зимой и во второй половине лета в период дефицита влаги.

Сезонная динамика ярко проявляется в водных экосистемах. В первой половине лета вода насыщена элементами минерального питания и бурно (в соответствии с экспоненциальной кривой) размножаются виды фитопланктона. Их обилие к середине лета снижается в результате выедания зоопланктоном. К осени макрофиты опускаются на дно. Эвтрофицированные водоемы во второй половине лета «цветут» (происходит массовое развитие цианобактерий).

3. Многолетние (разногодичные) изменения еще более разнообразны. Под влиянием климатических особенностей года (динамики температуры, количества осадков, паводков в пойменных экосистемах) изменяются величины первичной и вторичной биологической продукции. Кроме того, часть видов переживает неблагоприятные по климату годы в состоянии покоя (в год засухи в луговых сообществах развивается не более одной трети видов растений, а остальные переходят в состояние покоя - семян, «спящих» подземных органов и т.д.). Не менее значительными могут быть изменения в составе животного населения. Так, засухами порождаются миграции саранчи.

Примером многолетних изменений экосистем, вызываемых биотическими причинами, является динамика степных экосистем Монголии под влиянием вспышек численности полевки Брандта - мышевидного грызуна, который является «ключевым» видом. При массовом развитии полевки резко меняется состав растительного сообщества вместо ковылей, листья которых съедают грызуны, из подземных корневищ развиваются побеги других злаков, особенно востреца. Однако вслед за пиком численности грызуна начинается спад плотности его популяции. Через несколько лет популяции ковыля восстанавливаются, а корневищные злаки переходят в прежнее состояние

«полупокоя» и «готовятся» к новой вспышке обилия грызунов.

В европейских широколиственных лесах в некоторые годы массово развивается непарный шелкопряд. Его гусеницы почти полностью поедают листву деревьев, что улучшает условия для жизни растений напочвенного покрова (освещенность, обеспеченность элементами минерального питания за счет экскрементов гусениц). В итоге резко падает биологическая продукция деревьев, но возрастает продукция трав и соответственно связанных с ними фитофагов.

Кабаны постоянно перерывают участки леса в поисках корма. На пороях площадью несколько десятков метров разрастаются рудеральные растения, однако в течение 4-5 лет происходит восстановление напочвенного покрова и, как следствие - циклическая динамика всей биоты. Естественно, что «вспашка» кабанами участка леса резко изменяет жизнь всего почвенного ценоза. Активизируется деятельность бактерий-аэробов и животных, предпочитающих условия рыхлых и хорошо аэрированных почв.

Более продолжительны циклы, вызываемые деятельностью бобров: после того, как они запрудят реки, в течение нескольких лет происходит интенсивная перестройка экосистемы и возрастает роль влаголюбивых растений и их спутников. Виды деревьев, неустойчивых к подтоплению и затоплению, вообще погибают. Однако за 10-20 лет использования этой территории бобры выедают растения, служащие им кормовой базой (в первую очередь ольху), и меняют место жительства. Происходит достаточно быстрое разрушение «гидромелиорированной» экосистемы и восстановление прежней. Этот цикл продолжается примерно 100 лет.

В масштабе десятилетий происходят обратимые изменения лесов Дальнего Востока, связанные с биологическими циклами видов бамбука из рода *Sasa*, являющихся ключевыми в этих экосистемах. Бамбуки, развивающиеся в подлеске, подавляют возобновление деревьев. Но они монокарпики, т. е. плодоносят всего один раз и погибают. После гибели очередной генерации бамбука в течение нескольких лет до следующего его разрастания актив-

но возобновляются популяции деревьев.

В широколиственных лесах Восточной Европы в результате выпадения отдельных деревьев (от старости или под влиянием ветра) образуются «окна». В «окнах» размером несколько десятков метров формируются сообщества из эксплерентов (рудеральных трав, ольхи, березы), которые спустя несколько десятилетий замещаются «основными видами этого типа леса. Исследователи тропических лесов называли эти сменяющие друг друга группы «дриадами» и «номадами». Динамика «дриад» и «номад» соответствует одной из моделей устойчивости экосистем: устойчивость в крупном масштабе биологического пространства складывается из неустойчивостей в его мелком масштабе.

В целом любые циклические изменения экосистем - это отражение их пластичности, т. е. приспособленности состава, структуры и функций к колебаниям условий среды и жизненным циклам «ключевых» видов.

-3-

Первичные автогенные сукцессии зарастания субстратов, образовавшиеся после таяния ледника на Новой Земле, в начале XIX столетия описал русский ученый К. Бэр (Трасс, 1976). Тем не менее, концепция первичной автогенной сукцессии, в результате которой экосистема переходит в экологически равновесное состояние, наиболее соответствующее климату связана с именем выдающегося американского эколога Ф. Клементса. Это равновесное состояние было названо климаксом. Экосистемы стадий сукцессии на пути к климаксу Клементс назвал серийными.

Клементс считал, что в любом географическом районе с одним типом климата есть только один тип экосистемы (моноклимакс), который наиболее соответствует этому климату. К примеру, в Восточной Европе в биоме тайги - это еловый лес, в биоме широколиственных лесов - липово-дубовый лес, в биоме степей - разнотравно-ковыльная степь. Все иные типы экосистем «стремятся» перейти в этот тип, т.е. происходит процесс конвергенции (выравнивания) состава экосистем одного района: на скалах образуются почвы;

озера зарастают, превращаясь в болота, которые со временем высыхают; происходит измельчение минеральных частиц (пески превращаются в суглинки); более сухие местообитания становятся более влажными за счет накопления органического вещества, которое способно удерживать дождевые и снеговые воды.

Кроме того, Клементс выделял множество разных типов сообществ (и соответствующих им экосистем), которые в результате действия какого-либо внешнего фактора «застревают» на определенной стадии сукцессии и не могут перейти в климакс, т.е. являются хронически сериальными. Например, субклимакс - это экосистема поймы реки, которая не переходит в климакс вследствие регулярных паводков. Дисклимакс - это экосистема, которая не переходит в климакс в результате действия нарушающего ее фактора (например, интенсивно использующееся пастбище).

В ходе сукцессий экосистем, формирующих климакс, возрастают продуктивность и биомасса, видовое богатство, сложность структуры (формируются почвы, появляются растения разных жизненных форм - деревья, кустарники, травы, что формирует дополнительные ниши для гетеротрофов). Повышается роль различных механизмов сосуществования - дифференциации экологических ниш, мутуализма, коадаптации между хищниками и их жертвами и т. д. Условия для жизни растений и видов гетеротрофной биоты в ходе такой сукцессии улучшаются, а сама последовательность видов при этом жестко детерминирована законами «онтогенеза» экосистем.

Экологи, развивавшие функциональный взгляд на экосистему (А. Лотка, Ю. Одум, Р. Пинкертон, Р. Маргалеф), подчеркивали, что по мере приближения к климаксу происходит сдвиг потока энергии от продуктивности к дыханию (А. Лотка говорил даже о «законе максимума биологической энергии»), Ю. Одум (1986) подчеркивал, что в ходе сукцессии по мере ее приближения к климаксу происходит выравнивание соотношения продукции (P) и дыхания (R), т. е. в климаксовой экосистеме $P = R$. Вся продукция, которая образована за год, растрачивается на дыхание, и потому дальнейшего увели-

чения биомассы не происходит. Отношение величины биомассы к продукции (В/Р) возрастает до тех пор, пока на единицу потока энергии не будет приходится максимум биомассы для данного климата (этот максимум будет различаться в зонах тайги, широколиственных лесов, степи, пустыни и т. д.).

По мере приближения к климаксу круговороты биогенных элементов становятся все более замкнутыми и медленными, причем возрастает доля биогенов, которые фиксированы в живых организмах и детрите (включая гумус почвы).

В ходе сукцессии происходят «эстафеты» представителей флоры, фауны, грибов, микроорганизмов, причем в большинстве случаев виды г-стратегии сменяются видами К-стратегии (по Макартуру и Уилсону) или виды стратегии R - видами стратегий C, S и различных переходных вторичных типов (CS, CR, RS, CRS) (по Раменскому и Грайму). Таким образом, малолетники сменяются многолетниками, а травы - деревьями, что приводит к увеличению биологической продукции за счет более полного использования ресурсов.

Работы Клементса навсегда останутся классикой экологии и краеугольным камнем теории динамики экосистем. Тем не менее, сформулированные им представления в ходе дальнейшего развития экологии претерпели существенные изменения:

1. А. Тенсли и А. Найколсон показали, что в одном районе может сформироваться не один, а несколько климаксов, т.е. экосистемы, которые формируются при сукцессиях зарастания скал, озер, песков, лессовидных суглинков и т.д., будут различными. Концепция моноклимакса, таким образом, переросла в концепцию поликлимакса. Р. Уиттекер, развивая эти представления, сформулировал концепцию «климакс-континуума». Он считал, что разные экосистемы поликлимакса связаны друг с другом плавными переходами и по этой причине в каждой точке - свой климакс.

2. Климмакс - это не обязательно самая продуктивная и богатая видами экосистема. Как правило, наибольшим видовым богатством и продуктивно-

стью отличаются как раз «предклимаксовые» серийные экосистемы.

3. Сукцессия не является жестко детерминированным, «запрограммированным» процессом, подобным онтогенезу организма, а имеет стохастический характер. Закономерности сукцессий можно выявить только при обобщении (усреднении) результатов наблюдений за несколькими конкретными сукцессиями, протекающими в одних и тех же условиях. В конкретных сукцессионных последовательностях приход и уход видов может происходить в разной очередности. Более того, некоторые виды могут участвовать в одной конкретной сукцессии и не участвовать в другой. Мы уже говорили о том, что функциональных «ролей» в любой экосистеме всегда много меньше, чем число их возможных «исполнителей».

-4-

Ф. Клементс считал, что все сукцессии развития экосистем в направлении климакса подчиняются одной модели: улучшаются условия для жизни биоты, а потому возрастают биологическая продукция и видовое богатство экосистемы. Современные экологи различают не менее трех моделей сукцессий:

- **модель благоприятствования**, соответствующая представлениям о сукцессии Клементса: продуктивность и видовое богатство в ходе сукцессии возрастают вплоть до стадии климакса. Классический пример такой сукцессии - зарастание скал, где последовательно сменяют друг друга стадии цианобактерий и водорослей, накипных лишайников, кустистых лишайников и мхов, трав, кустарников и деревьев;
- **модель толерантности**, при которой условия ухудшаются, пример - превращение низинного болота в верховое. В ходе этой сукцессии происходит ухудшение условий минерального питания, поэтому снижаются продуктивность и видовое богатство. Ухудшаются условия для жизни биоты при восстановительной сукцессии на богатых субстратах: первым растениям-поселенцам достается больше ресурсов минерального питания и света, чем вторым и третьим, которые должны обеспечивать себя ресурсами в условиях

возрастающей конкуренции;

- **модель ингибирования**, при которой появляется «ключевой» вид (или гильдия ключевых видов), блокирующей дальнейшие изменения. В результате происходит остановка сукцессии, и она не доходит до стадии климакса. Например, на лесных гарях в Шотландии мох кукушкин лен блокирует поселение деревьев, в пустынях Средней Азии поселению кустарников и саксаула препятствует корка, которую образуют цианобактерии, водоросли и некоторые мхи. Восстановление прерии в Северной Америке блокируется разрастанием заносных европейских злаков-однолетников, в первую очередь костром кровельным.

В ходе сукцессии может происходить смена модели благоприятствования моделью толерантности: на первых стадиях условия улучшаются, а по мере приближения к климаксу - ухудшаются. Наглядный пример сукцессии со сменой модели - формирование растительности при освобождении побережья фиорда от льда на Аляске. Выделяется четыре стадии процесса:

- 1) пионерная (до 20 лет) - поверхность субстрата покрывается «черной коркой» из азотфиксирующих цианобактерий, гаметофитов хвоща, лишайников, печеночников, на фоне которых рассеянно встречаются травы, кустарнички, отдельные экземпляры ивы, тополя, ели и ольхи;

- 2) стадия дриады (между 20 и 30 годами) - вся поверхность покрывается ковром кустарника, в котором рассеяны одиночные экземпляры ив, тополей, елей и ольхи;

- 3) стадия ольхи (между 50 и 100 годами);

- 4) стадия ели (после 100 лет).

В ходе сукцессии формируется почва, которая обогащается органическим веществом и азотом, а смена видов растений идет в направлении повышения их высоты и длительности жизни, что соответствует модели благоприятствования. Однако при этом возрастает уровень конкуренции за свет и почвенные ресурсы (особенно на стадии ели), ухудшаются условия для приживания всходов, повышается вероятность гибели семян, что соответствует

модели толерантности. Смена моделей происходит на четвертой стадии.

Смена модели благоприятствования моделью толерантности характерна и для сукцессий экосистем в теплом климате. Так, при зарастании лавовых потоков на первых стадиях условия улучшаются за счет бобовых, которые способствуют обогащению субстрата азотом, а в дальнейшем - ухудшаются, поскольку обостряется конкуренция.

Несмотря на то, что автогенные сукцессии протекают спонтанно по присущим им внутренним законам, человек, зная эти законы, может влиять на скорость сукцессии. Так, для ускорения самозарастания отвалов пустой породы их поверхность покрывается тонким слоем торфа или почвы, в которой содержатся семена растений. Кроме того, процесс зарастания может быть ускорен посевом семян луговых трав или посадкой кустарников и деревьев.

-5-

Движущей силой автотрофных сукцессий является солнечная энергия, усваиваемая растениями-продуцентами и передаваемая по пищевым цепям консументам и редуцентам. Однако подобно тому, как существуют гетеротрофные экосистемы, возможны и гетеротрофные сукцессии (их называют также деградационными). Эти сукцессии происходят при разложении мертвого органического вещества (детрита) - трупа животного, «лепешки» экскрементов коровы, упавшего ствола дерева, лесной подстилки и т. д. В гетеротрофных сукцессиях происходит «эстафета» биоты, которая представлена беспозвоночными, грибами и бактериями.

Гетеротрофная сукцессия в опавшей хвое сосны продолжается около 10 лет (Бигон и др., 1989). Поскольку опавшая хвоя постоянно покрывается новыми слоями опада, то изучение лесной подстилки от ее верхней границы до почвы позволяет судить об изменении биоты во времени. Сукцессия происходит постепенно, тем не менее, ее можно условно разделить на три стадии:

1. Длится около шести месяцев, в течение которых происходит первый этап разложения хвои. Впрочем, до 50% живых сосновых хвоинок уже поражено грибом *Coniosporium*, который открывает эту сукцессию. После

опадения хвои этот гриб быстро исчезает, и на ней поселяются *Fusicoccum* и *Pullularia*. В конце стадии массово развивается *Desmazierella*.

2. Длится два года. В число участников сукцессии, кроме *Desmazierella* включаются *Sympodiella* и *Helicoma*, к которым добавляются почвенные клещи.

3. Наиболее продолжительная, которая длится семь лет. Основными деструкторами хвоинок становятся почвенные животные - ногохвостки, клещи и олигохеты - энхитреиды. Хвоя спрессовывается, после чего интенсивность разложения резко снижается, и сукцессия вступает в стадию климакса.

Другой пример - сукцессия состава насекомых-ксилофагов, участвующих в разложении древесины. Различаются пять стадий этой сукцессии (Кашкаров, 1944) со своим населением детритофагов: живой древесины, ослабленной древесины, мертвого целого дерева, частично разложившейся древесины, полностью разложившейся древесины.

Гетеротрофную сукцессию можно продемонстрировать в эксперименте на сенном растворе, где вначале расцветает пышная культура разнообразных бактерий, которые при добавлении прудовой воды сменяются простейшими из родов *Hypotricha*, *Amoeba*, *Vorticella*. После того, как ресурсы исчерпываются, сукцессия останавливается, а участвовавшие в ней организмы переходят в покоящееся состояние.

-6-

Восстановительные сукцессии по своему характеру мало отличаются от первичных, но, как отмечалось, протекают в экосистемах, которые частично или полностью нарушены внешним воздействием (как правило, деятельностью человека). Они обычно протекают быстрее, чем первичные, на их скорость влияет степень сохранности экосистемы и наличие источников диаспор для ее восстановления.

Классический пример такой сукцессии - восстановление степи или леса на месте заброшенной пашни. Примерно 150 лет назад основными системами земледелия в России были залежно-переложная и подсечно-огневая (соответ-

ственно в степной и лесной зонах). Участок земли использовался как пашня 5-10 лет, после чего забрасывался, так как почва истощалась и обильно развивались сорняки, представлявшие первую стадию восстановительной сукцессии уже под пологом культурного растения. Контролировать сорняки при отсутствии тракторов и пестицидов человек не умел.

Постепенно на заброшенном поле, через стадии полевых (сегетальных) сорняков, которые доминировали в первый год, и рудеральных видов, разраставшихся в последующие 3-5 лет, формировался степной травостой или вырастал лес. В ходе этой сукцессии восстанавливалось плодородие почвы, а сорные растения вытеснялись более мощными рудеральными, луговыми и лесными видами. Соответственно обогащалась и фауна.

Восстановление растительности на залежах происходило достаточно долго - не менее 25 лет. Человек научился ускорять этот процесс. Дж. Кертис в 20-х годах прошлого столетия значительно быстрее восстанавливал прерии за счет «искусственного семенного дождя» - смеси семян, собранных на сохранившихся участках прерии. Восстановление лугов высевом смеси семян, собранных в естественных луговых сообществах, практикуется сегодня в Англии.

Ставропольский ботаник Д. Дзыбов разработал экономичный способ ускорения восстановительной сукцессии путем посева семян с целинного степного участка на вспаханную почву. Семена высыпаются в почву, и сукцессия восстановления степи резко ускоряется: к пятому году в такой «агrostепи» есть уже до 80% видов растений целинной степи. Для ускорения восстановительных сукцессий экосистем тундры на Аляске, нарушенных при добыче нефти, применяли азотные удобрения. Восстановительные сукцессии активно протекают не только на залежах, но и в посевах многолетних трав. Это позволяет использовать старовозрастные посевы многолетних трав для повышения биологического разнообразия сельскохозяйственных экосистем.

Само собой разумеется, что в ходе восстановительных сукцессий меняется вся гетеротрофная биота экосистемы. В литературе приводятся данные

об изменениях фауны птиц, грызунов, насекомых.

Сукцессия состава населения птиц изучалась в прериях США (Одум, 1986). Количество видов гнездящихся птиц менялось от 15 до 239, причем на разных стадиях сукцессии состав птичьего населения существенно менялся:

- на первой стадии (первые 3 года), когда доминировали травянистые растения, число видов птиц менялось от 15 до 40, причем доминировали саванный воробей и луговой трупиал;
- на второй стадии (кустарников), которая продолжалась 22 года, орнитофауна возросла до 136 видов, причем наиболее массовыми были американская славка, овсянка, желтогрудая славка;
- на третьей стадии (соснового леса), 35-100 лет сукцессии, орнитофауна была самой богатой и достигала 239 видов. Самыми массовыми были древесница, тонагра, тиранн, верион желтолобый
- на четвертой стадии (дубово-гикориевого леса), которая формируется через 150-200 лет после забрасывания пашни, разнообразие птичьего населения снизилось до 228 видов.

К видам птиц соснового леса добавляются американская кукушка, еще два вида древесницы и тиранн зеленый.

Аналогичные данные о динамике фауны при восстановлении леса получила М.Н. Керзина (1956). Так, восстановление ельника (Костромская область) сопровождалось изменением фауны грызунов и насекомых. На стадии открытой лесосеки (1-2 года после вырубki) фауна грызунов была представлена видами из рода *Microtus*, на смену которым при восстановлении леса приходили типичные лесные виды грызунов из рода *Clethrionomys*, причем на средней стадии сукцессии эти виды сочетались. Сходный характер имела и динамика насекомых. В целом энтомофауна обеднялась за счет резкого уменьшения числа цикад, уменьшалось количество особей других групп, включая пауков, численность которых увеличивалась.

Распространенным вариантом вторичной восстановительной сукцессии является постпастбищная демутация. При снижении пастбищной нагрузки

начинается процесс восстановления пострадавших от выпаса высоких трав: овсяницы луговой, ежи сборной и костреца безостого (на лугах) и ковылей (в степях). Пациенты-пастбищники (подорожники, одуванчик, лапчатка гусиная, клевер ползучий на лугу; полынь австрийская и типчак в степи) при отсутствии сильного выпаса теряют свои конкурентные преимущества и резко снижают обилие.

К вторичным восстановительным сукцессиям относится изменение водной экосистемы в результате деэвтрофикации после того, как поступление биогенов в экосистему со стоками прекратилось. Такие сукцессии были изучены на озере Вашингтон крупным американским экологом Т. Эдмондсоном (1998). В ходе описанной сукцессии обильно размножившиеся цианобактерии постепенно вытесняются зелеными и диатомовыми водорослями, параллельно возрастает биоразнообразие зоопланктона и нектона (рыб). Избыточные биогены, поглощенные планктонными организмами, после их смерти оседают на дно водоема и захораниваются в сапропеле.

После снижения содержания питательных элементов водная экосистема восстанавливается. Птицы заносят семена водных растений и икру рыб.

-7-

Аллогенные сукцессии вызываются факторами, внешними по отношению к экосистемам. Такие сукцессии чаще всего протекают в результате влияния человека, хотя возможны и природные аллогенные изменения. Их пример - изменение состава экосистемы поймы в результате меандрирования реки и углубления ее базиса эрозии русла. В итоге уровень поймы повышается, а длительность заливания и количество наилка уменьшаются.

В результате этого в экосистемах пойм умеренной полосы последовательно сменяют друг друга сообщества ивняков, тополельников, вязовых и липово-дубовых лесов и полностью меняется состав травянистых видов. Меняется и состав гетеротрофной биоты, так как растительные сообщества предоставляют им соответствующую кормовую базу. Кроме того, состав растительного сообщества отражает длительность затопления в период паводка,

что во многом предопределяет возможность выживания разных видов насекомых, птиц, почвенной фауны и т. д.

Наиболее распространенным примером аллогенной сукцессии является изменение экосистем злаковников (лугов и степей) под влиянием выпаса. При высоких пастбищных нагрузках снижаются видовое богатство, биологическая продукция, биомасса и происходят изменения состава растительного сообщества и сопровождающей его фауны: на смену высоким и хорошо поедаемым растениям приходят низкорослые и плохо поедаемые (последние могут быть и высокорослыми, как, например, виды чертополоха. В степных экосистемах различаются стадии пастбищной дигрессии: ковыльная, типчаковая, полыньковая с господством полыни австрийской. На заключительных стадиях такой сукцессии происходит рудерализация и массово развиваются однолетники, использующие для быстрого роста перерывы между циклами стравливания и условия ослабленной конкуренции с многолетниками, которые угнетены выпасом.

Сегодня чрезвычайно распространенным и нежелательным процессом изменения водных экосистем является их эвтрофикация - изменение в результате поступления большого количества элементов минерального питания, в первую очередь фосфора. Основной причиной эвтрофикации является смыв удобрений с полей, а также стоки животноводческих ферм.

В ходе сукцессии первыми гибнут диатомовые водоросли, вслед за ними - зеленые водоросли, которые вытесняются цианобактериями. Некоторые штаммы цианобактерий выделяют в воду токсичные вещества, которые вызывают гибель многих организмов. При опускании на дно они разлагаются редуцентами, что требует большого количества кислорода. В итоге в таком обедненном кислородом водоеме гибнет большинство видов рыб и макрофитов (в первую очередь таких требовательных к чистой воде, как сальвиния, водокрас лягушачий, горец земноводный). В то же время роголистник, рогоз широколистный и ряски могут выдерживать достаточно высокий уровень загрязнения и сохраняться в такой эвтрофицированной экосистеме. Вокруг эв-

трофицированного водоема ощущается дурной запах, в мелководье скапливается бурая пена, содержащая погибший планктон.

Если количество стоков ограничено или они уже прекращены, водная экосистема сама может справиться с загрязнением - произойдет процесс деэвтрофикации. Успешно противостоять эвтрофикации могут макрофиты, активно усваивающие элементы питания. Однако самоочистительная способность водных экосистем ограничена, и потому если стоки поступают длительное время и в большом количестве - они гибнут.

От эвтрофикации следует отличать отравление водных экосистем промышленными и бытовыми стоками, которые содержат токсичные вещества, например тяжелые металлы. Если поступление токсикантов ограничено, то экосистема может справиться и с ними: ядовитые вещества попадут в организмы ее обитателей, а после их смерти будут захоронены на дне. На дне водоемов Куйбышевского, Волгоградского и других водохранилищ накопился многометровый слой токсичных осадков, образующихся в процессе самоочищения.

Однако если поступит значительное количество токсичных веществ и тем более, если они будут поступать регулярно, водная экосистема восстановиться не сможет.

Другим примером аллогенной сукцессии является изменение состава экосистем под влиянием радиации. Они были изучены Р. Уиттекером и Г. Вудвеллом на радиационном полигоне о. Лонг (США). При повышении дозы радиации (использовался источник гамма-излучения) происходила сукцессия, которая была как бы зеркальным отражением сукцессии зарастания скал, описанной Ф. Клементсом: вначале гибли деревья, потом кустарники, травы, мхи и при самых высоких дозах радиации сохранялись только почвенные водоросли. В районе Чернобыля после аварии сукцессия прошла первую стадию: в лесах, расположенных вблизи АЭС, усох древостой (однако спустя несколько лет он начал интенсивно восстанавливаться).

Как правило, аллогенные сукцессии сопровождаются снижением про-

дуктивности и биоразнообразия, хотя на первых стадиях сукцессии эти параметры могут возрастать. Травяные сообщества при умеренном выпасе, леса при некотором влиянии отдыхающих или водные экосистемы при легкой эвтрофикации имеют более богатый видовой состав, чем те же сообщества, не испытывающие внешних влияний.

В некоторых случаях при аллогенной сукцессии возрастает продукция, но снижается видовое богатство, это наблюдается при изменении лугов под влиянием минеральных удобрений: число видов в сообществах уменьшается в 2-2,5 раза. Причина тому - обострение конкуренции при повышении уровня обеспечения ресурсами. Так, большой ущерб видовому составу европейских горных лугов на бедных почвах принесли мероприятия по их улучшению путем внесения минеральных удобрений. Подобным образом снижение видового богатства может сопровождаться возрастанием биологической продукции и при эвтрофикации водоемов.

-8-

Отличие эволюции экосистем от сукцессий заключается в том, что в ее ходе появляются новые комбинации видов и вырабатываются новые механизмы их сосуществования. Итогом природной эволюции является разнообразие экосистем. В отличие от организмов экосистемы и их биоты как целостности не эволюционируют. Эволюция экосистем протекает как сеткообразный процесс, который складывается из более или менее независимой эволюции видов, входящих в их состав (Уиттекер, 1980).

Для организмов одного трофического уровня главным механизмом эволюции является диверсификация, т.е. усиление несходства видов - эволюция не «к», а «от», что позволяет видам занимать разные экологические ниши и устойчиво сосуществовать в сообществе. Принцип разделения экологических ниш смягчает конкуренцию и может дополняться уже рассмотренными механизмами взаимного (как в семейных группах животных) или одностороннего благоприятствования (как у растений-нянь и их подопечных).

Однако диверсификация - это не единственный механизм эволюции ор-

ганизмов одного трофического уровня. В ходе эволюции возможна и унификация экологических характеристик видов. В этом случае, обладая равными конкурентными способностями, виды могут сосуществовать в одном сообществе благодаря влиянию хищников и паразитов, которые ослабляют конкурирующие особи. Кроме того, такие виды могут занимать одну и ту же нишу в разных местах сообщества или поочередно в одном месте. Соотношение диверсификации и унификации, видимо, нетождественно в разных группах организмов.

У взаимодействующих организмов разных трофических уровней в ходе эволюции может формироваться широчайшая гамма коадаптаций от различных форм мутуализма (облигатного или протокооперации), аменсализма, комменсализма до приспособлений, смягчающих антагонистические отношения (между растениями и фитофагами, хищниками и жертвами, хозяевами и паразитами).

Коадаптации отношений «растение - фитофаг» и «хищник - жертва» часто имеют диффузный (коллективный) характер: приспособляются друг к другу не отдельные виды (вид А - вид Б), а целые гильдии («команды»). Например, в саванне приспособляются друг к другу «команды» трав и травоядных, древесных растений и веткоядных. Разумеется, приспособление в этом случае означает не взаимопомощь, а снижение интенсивности антагонистических отношений.

Вследствие диффузной коадаптации в основе «триплетов» из организмов трех трофических уровней («растение - фитофаг - зоофаг», «фитофаг - хищник первого порядка - хищник второго порядка», «хищник первого порядка - хищник второго порядка - паразит») лежат не пищевые цепи, а пищевые сети, в которых виды могут замещать друг друга. В этом проявляется уже упомянутый принцип: количество функциональных ролей много меньше, чем число их потенциальных исполнителей.

В то же время сеткообразность процесса эволюции экосистем не исключает возможности возникновения прочных и однозначных связей, в пер-

вую очередь в парах «хозяин - па разит» или при мутуалистических отношениях.

Природная эволюция экосистем протекает в масштабе тысячелетий, в настоящее время она подавлена антропогенной эволюцией, связанной с деятельностью человека. Биологическое время антропогенной эволюции имеет масштаб десятилетий и столетий.

Антропогенная эволюция экосистем разделяется на два больших класса (по типу процессов): целенаправленная и стихийная. В первом случае человек формирует новые типы искусственных экосистем. Результатом этой эволюции являются все агроэкосистемы, города, садово-парковые ансамбли, морские огороды бурых водорослей, фермы устриц и т.д. Однако к «плановой» эволюции всегда добавляются неплановые процессы - происходит внедрение спонтанных видов, например сорных видов растений и насекомых - фитофагов в агроценозы. Человек стремится подавить такие «неплановые» процессы, но это оказывается практически невозможно.

Стихийная антропогенная эволюция экосистем играет большую роль, чем целенаправленная. Она более разнообразна и, как правило, имеет регрессивный характер: ведет к снижению биологического разнообразия, а иногда и продуктивности.

Основу стихийной антропогенной эволюции составляет появление в экосистемах видов, непреднамеренно (реже преднамеренно) занесенных человеком из других районов. Масштаб этого процесса столь велик, что принял характер «великого переселения» и «гомогенизации» биосферы под влиянием человека. Заносные виды называются адвентивными, а процесс внедрения (инвазии) адвентивных видов в экосистемы - адвентивизацией.

Причиной расселения адвентивных видов является антропогенное нарушение процессов саморегуляции экосистем при отсутствии видов-антагонистов (Элтон, 1960), как у североамериканской опунции в Австралии и амазонского водяного гиацинта в Африке и Азии, или, напротив, при появлении вида-патогена, к которому у местного вида, ставшего его хозяином,

нет иммунитета, как в истории с нарушением африканских саванн вирусом коровьей чумы.

«Экологические взрывы» вызывает занос видов, которые оказываются ключевыми. Чаще такие «взрывы» вовсе не происходят, так как адвентивный вид вообще не вытесняет аборигенные виды из сообщества или если вытесняет, то берет на себя выполнение функциональной роли вытесненного вида.

В процессе антропогенной эволюции могут усиливаться и некоторые виды местной флоры и фауны, которые оказались неадаптированными к режиму возрастающих антропогенных нагрузок. В прошлом они были связаны с местами локальных естественных нарушений - горных селей, пороев, вытаптываемых участков экосистем у водопоев, лежищ крупных фитофагов, таких как зубры или бизоны, и т.д.

Результатами антропогенной эволюции экосистем, кроме того, являются:

- уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия (число страниц в Красных книгах во всех странах год от года увеличивается);
- смещение границ природных зон - развитие процесса опустынивания в степной зоне, вытеснение травяной растительностью лесов у южной границы их распространения;
- возникновение новых экосистем, устойчивых к влиянию человека (например, экосистем сбитых пастбищ с обедненным видовым богатством);
- формирование новых сообществ на антропогенных субстратах при их естественном зарастании или рекультивации.

Однако основу антропогенной эволюции сегодня, безусловно, составляет процесс расселения заносных видов

Вопросы к теме:

1. Классификация изменений экосистем
2. Примеры циклических изменений
3. Виды направленных изменений
4. Циклические изменения экосистем и «биологическое время»

5. Суточные изменения
6. Сезонные изменения
7. Многолетние изменения
8. Первичные автогенные сукцессии и их характеристика
9. Дополнения к системе Ф. Клементса
10. Модели автогенных сукцессий
11. Гетеротрофные сукцессии и их характеристика
12. Вторичные автогенные сукцессии и их характеристика
13. Аллогенные сукцессии и их характеристика
14. Природная эволюция экосистем
15. Антропогенная эволюция экосистем
16. Результаты антропогенной эволюции экосистем
17. Адвентизация видов

Лекция 9. Природные экосистемы Земли как хронологические единицы биосферы

План:

1. Классификация природных систем биосферы на ландшафтной основе
2. Наземные биомы (экосистемы)
3. Пресноводные экосистемы
4. Морские экосистемы

-1-

Классификации природных систем биосферы базируются на ландшафтном подходе, так как экосистемы - неотъемлемая часть природных географических ландшафтов, образующих географическую (ландшафтную) оболочку Земли.

Ландшафт - природный географический комплекс, в котором все основные компоненты (рельеф, верхние горизонты литосферы, климат, воды, почвы, растительность, животный мир) находятся в сложном взаимодействии, образуя однородную по условиям развития единую систему. По проис-

хождению выделяют два типа ландшафтов - природный и антропогенный.

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

- геохимический - обозначает участок, выделенный на основе единства состава и количества химических элементов и соединений;
- элементарный ландшафт обозначает участок, сложенный определенными породами, находящимися на одном элементе рельефа, в равных условиях залегания грунтовых вод, с одинаковым характером растительных ассоциаций и одним типом почв;
- охраняемый ландшафт, на котором в установленном порядке регламентированы или запрещены все или отдельные виды хозяйственной деятельности.

Антропогенный ландшафт - это преобразованный хозяйственной деятельностью бывший природный ландшафт настолько, что изменена связь природных компонентов (занимают 50% суши). Сюда относятся ландшафты:

- агрокультурный (сельскохозяйственный) - растительность в значительной степени заменена сельскохозяйственными и садовыми культурами;
- техногенный - структура обусловлена техногенной деятельностью человека, с использованием мощных технических средств (нарушение земель, загрязнение промышленными отходами). Сюда входит ландшафт индустриальный, образующийся под воздействием на него промышленных комплексов;
- городской (урбанистический) - с постройками, улицами и парками.

И.А. Шилов (2000) выделяет три главных направления в экологических механизмах антропогенного преобразования ландшафтов:

- 1) обеднение видового состава и упрощение связей в экосистемах, что снижает их устойчивость;

2) введение в исходный ландшафт мозаичности в результате деятельности человека повышает биоразнообразие и, следовательно, устойчивость системы;

3) антропогенные ландшафты сохраняют в чем-то черты природного и привлекательность для ряда организмов.

Границы ландшафтной оболочки Земли совпадают с границами биосферы. Главный источник энергии для ландшафтной оболочки, как и для биосферы - солнечная радиация. Но для биосферы она «движитель» биогеохимических циклов и главный компонент фотосинтеза. Однако на эти цели расходуется всего 2-3% энергии, остальная - на абиотическую среду, факторы которой определяют вместе с биотическими гомеостаз экосистем.

Неразрывное единство ландшафтной оболочки и биосферы свидетельствует о том, что живая природа существует в едином энергетическом поле всего ландшафта, поэтому природные экосистемы следует рассматривать как хорологические (пространственные) единицы биосферы, подобно тому, как ландшафты различного уровня следует рассматривать как пространственные единицы географической оболочки Земли.

Ландшафтная экология изучает экологические процессы, происходящие на территориях, соизмеримых с крупными регионами Земли. Важным вкладом в эту науку является предложенный Ю. Одумом принцип биомного подхода к экологической оценке крупных географических регионов.

По Ю. Одуму (1986), **биом** - «крупная региональная и субконтинентальная экосистема, характеризующаяся каким-либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта». Границы распространения биомов определяются ландшафтными компонентами материков, в названии - доминирующая растительность (кустарниковая, лесная). В водных экосистемах растительные организмы не доминируют, поэтому за основу взяты физические признаки среды обитания («стоячая», «текучая» вода, открытый океан и т.п.). Ю. Одум предложил следующую классификацию природных экосистем биосферы на принципах биомного подхода:

1. Наземные биомы. Тундра: арктическая и альпийская. Бореальные хвойные леса. Листопадный лес умеренной зоны. Степь умеренной зоны. Тропические степи и саванны. Чапарраль - районы с дождливой зимой и засушливым летом. Пустыня: травянистая и кустарниковая. Полувечнозеленый тропический лес: выраженный влажный и сухой сезоны. Вечнозеленый тропический дождевой лес.

2. Типы пресноводных экосистем. Лентические (стоячие воды): озера, пруды и т.д. Лотические (текучие воды): реки, ручьи и т. д. Заболоченные угодья: болота и болотистые леса.

3. Типы морских экосистем. Открытый океан (пелагическая). Воды континентального шельфа (прибрежные воды). Районы апвеллинга (плодородные районы с продуктивным рыболовством).

-2-

В данном случае речь идет об экосистемах климатического климаткса, т.е. развитые в них гомеостатические процессы наиболее совершенны в данных климатических условиях.

Тундры характеризуются суровыми условиями (вечная мерзлота). Но длительный фотопериод и низкая испаряемость сильно снижают лимитирующее действие влажности и света. Видовое разнообразие и продуктивность наземных экосистем тундры значительно ниже, чем подобных систем других районов.

Для тундровых ландшафтов характерна низкая ежегодная продукция, количество живого вещества составляет первые десятки тонн на гектар. Скорость биологического круговорота низкая. Среди живых организмов преобладают сравнительно просто организованные растительные формы, например мхи, лишайники, водоросли, хотя имеются и более высокоорганизованные растения. В тундровых ландшафтах мертвое органическое вещество накапливается в виде торфа.

Видовое разнообразие животных также ниже, чем в других природных ландшафтах, животные обладают комплексом приспособлений к жизни в ус-

ловиях тундры, например покровительственная окраска, густой мех, плотный слой подкожного жира, а также у тундровых куропаток на лапах есть специальные жесткие перья, которые увеличивают площадь поверхности лапы и не дают куропатке проваливаться в снег, похожие приспособления, только из жестких шерстинок отмечены на лапах зайцев, обитающих в тундре. Крупных хищников в тундре нет, а мелкие довольно обычны, например, песцы, совы и другие.

Бореальные хвойные леса - тайга - распространены в северной части умеренной климатической зоны Северного полушария. Таежные растительные сообщества представлены хвойными деревьями - ель, пихта, лиственница, сосна. Из крупных животных в тайге - медведь, волк, лось, из мелких - птицы, белки, обилие насекомых. Леса весьма продуктивны, так как зеленый покров сохраняется круглый год. Они самые крупные в мире поставщики лесоматериалов. Восстановление леса после вырубки требует длительного сукцессионного цикла. Для ускорения процесса предлагается, например, рубить его узкими просеками, и тогда обсеменение с незатронутых участков поможет быстро восстановить лес до первоначального вида.

В тайге происходит значительное накопление органического вещества, объем которого намного превышает ежегодную первичную продукцию. Зрелого состояния такой ландшафт достигает за десятки лет. В тайге протекают два вида биогеохимических циклов: а) ежегодные циклы разложения растительного опада и сопряженные процессы и б) полный цикл отмирания деревьев, захватывающий большой промежуток времени. В результате минеральные элементы (кальций, магний и другие) довольно надолго удаляются из почвы и «задерживаются» в стволах, ветвях и корнях деревьев. Главные жизненные формы представлены покрытосеменными и голосеменными растениями, в основном деревьями, которые в данном ландшафте играют роль видов-эдификаторов, а также создают особый микроклимат и особый состав атмосферного воздуха, отличающийся повышенным содержанием двуокси углерода и водяного пара. Основная масса органического вещества в тайге,

как и других лесных ландшафтах сосредоточена над поверхностью почвы.

Листопадные леса умеренной зоны (широколиственные леса) расположены южнее тайги, не имеют сплошного распространения. Климат здесь более мягкий. Доминируют бук и дуб. То есть преобладающая жизненная форма растений – листопадные деревья или фанерофиты. Крупные животные здесь те же, что и в тайге. Листопадные леса - это те районы суши, где человеческая цивилизация получила наибольшее развитие. Поэтому трудно сейчас найти широколиственные нетронутые леса - они заменены культурными сообществами.

Степи умеренной зоны - открытые пространства между лесами и пустынями в Евразии, в Северной Америке и Южной Америке, в Австралии и Новой Зеландии. Растительность преимущественно ксерофильного облика - дерновинные злаки. Животные ведут парный образ жизни (суслики) и стадный (копытные). При умеренном выпасе копытные разбивают скопления мертвой листвы на поверхности почвы, что способствует дальнейшему росту трав. При перевыпасе - степная растительность деградирует, исчезают многолетние травы. Последствия - опустынивание. Почвы степей отличаются от лесных высоким содержанием гумуса - в пять-десять раз выше.

В них не создается больших «запасов» живого вещества, а общая биомасса обычно не превышает 30-40 т/га. Ежегодный прирост органического вещества в степях и лугах не уступает и местами даже превосходит аналогичные показатели для леса. Однако химические элементы выбывают из биологического круговорота лишь на короткий период времени, поскольку большинство растений принадлежит к однолетним. Здесь преобладают покрытосеменные растения, которые слабо влияют на формирование микроклимата. Органическое вещество, как правило, накапливается под поверхностью почвы.

Пустыни травянистые и кустарниковые располагаются в тропических и субтропических регионах в Азии, Африке, Австралии, Северной и Южной Америках. Почвы пустынь - сероземы и светло-бурые. Критерий

пустыни - осадков менее 250 мм/год, а испарение с водной поверхности - более 1000 мм/год. Растительность - весьма ксерофильные травы и полукустарники, суккуленты. Она разрежена, из-за чего травоядные животные существуют небольшими группами, парами и в одиночку. Стада образуют только копытные, способные быстро находить новые участки с кормами (антилопы и др.). Животные пустыни по-разному адаптированы к нехватке воды: обладают особыми покровами, могут образовывать метаболическую воду и т.д. Земледелие в пустынях невозможно без орошения. Однако антропогенное воздействие приводит к сокращению площади всех остальных регионов, кроме пустынь - пустыни увеличиваются, особенно в Африке.

Пустыни не безжизненны - в ней растут и травы, и кустарники, и даже деревья (саксаул, песчаная акация); ее населяет разнообразный животный мир. Все же количество видов в пустыне сравнительно невелико и биологическая информация много меньше, чем во влажных тропиках. Общая масса живого вещества в пустыне немалая, в некоторых ландшафтах (например, в песчаной пустыне) больше, чем в степях. Однако влияние живого вещества на миграцию атомов, особенно на водную миграцию, сравнительно невелико.

После смерти организмов их остатки быстро разлагаются до углекислого газа, воды, простых солей. Почти полная минерализация органических остатков в пустынях определяет малое содержание восстановителей в почвах и водах. В пустыне преобладает окислительная среда, высокая валентность элементов (Fe^{3+} , S^{6+} , U^{6+} , V^{5+} и т. д.).

Но все же некоторое количество органических веществ гумусового типа образуется и в пустыне. Однако их очень мало, и, что особенно важно, органические кислоты полностью нейтрализуются кальцием, натрием и другими катионами, которых так много в почвах и породах пустынь. Поэтому в пустыне преобладает нейтральная и щелочная среда, нет кислой миграции.

Воды здесь бедны органическими веществами, а это определяет их бедность свободной энергией, малую агрессивность. Нейтральные и слабощелочные, часто насыщенные растворы пустынь почти не обладают ни рас-

творяющей, ни разлагающей способностью. Поэтому воздействие пустынных вод на породы и почвы сравнительно невелико. Еще менее подвержены изменению части пустынного ландшафта, выведенные из-под воздействия пустынных вод.

Растения здесь слабо защищают поверхность почвы, которая легко становится достоянием ветра. Ветер - важный геохимический агент пустыни, он переносит огромные массы вещества - глинистые, пылеватые и песчаные частицы, создает хорошо известный рельеф песков (барханный, грядовый и др.). Даже в тихие дни атмосфера пустыни запылена, а в дни пыльных бурь воздух настолько насыщен пылью, что порой среди дня наступают сумерки.

Многие ученые считают, что широко распространенный в степях и пустынях лёсс (пылеватый карбонатный суглинок) принесен ветром.

В сухом и жарком климате поверхностные и грунтовые воды сильно испаряются, содержание солей в них растет и местами превышает 100 г в литре (рассолы). Там, где такие грунтовые воды залегают на небольшой глубине, они заселяют почву, на ее поверхности образуется белая соляная корка. Это солончаки - самая безжизненная пустыня. Далеко не все растения могут существовать в подобных условиях: лишь редкие кустики солянок находим мы на солончаках. В этих растениях много солей натрия, поэтому они соленые на вкус. Другие растения борются с избытком солей, выделяя их на поверхности стеблей и листьев.

Но самые богатые солями солончаки совершенно лишены трав и кустарников - это белая, слепящая глаза ровная поверхность, тянущаяся местами на десятки километров. Ветер легко развеивает поверхностную рыхлую соляную корку. Удаление корки приводит к разрыхлению нижележащих солевых горизонтов, которые также развеиваются. Выдувание идет до тех пор, пока не будет достигнут горизонт, связанный с грунтовыми водами. Так образуется мокрый солончак, который развеивается медленнее. В результате этих процессов, образовались многие пустынные котловины, местами достигающие глубины 100-400 м. Такие замкнутые впадины с крутыми склонами и

солончаками на дне характерны для Средней и Центральной Азии, Сахары и других пустынь.

Но и во внешне безжизненной соляной пустыне протекает биологический круговорот атомов. Солнечный свет проникает через белую корку соли, и здесь в соляной грязи живут водоросли, накапливающие путем фотосинтеза органические вещества. Живут эти водоросли и в солевых озерах.

Тропические степи и саванны - теплые области в Центральной и Восточной Африке, в Южной Америке и Австралии. Сезонность связана с распределением осадков - сезоны влажные и сухие. Цветут деревья в конце сухого сезона, с началом дождей распускается листва, в засуху листья опадают. В саванне сочетаются мощный травяной покров с редкими деревьями (баобабы, пальмы), она не имеет себе равных по разнообразию и численности копытных (антилопы, зебры и др.) и хищников (львы, гепарды и др.). Разнообразны птицы (грифы, страусы и др.), множество змей и ящериц, насекомых. Среди последних много переносчиков возбудителей болезней.

Растения в этих ландшафтах имеют мало времени для развития - всего около двух весенних месяцев, но за этот короткий срок они проходят полный жизненный цикл. Ботаники называют такие растения эфемерами.

Это ландшафты исключительно быстрого биологического круговорота, который здесь осуществляется за 1,5-2 месяца. Весной с наступлением влажной и теплой погоды жизнь развивается бурно, создается много живого вещества, которое почти полностью минерализуется. Поэтому в сероземных почвах мало гумуса, они светлые, резко отличаются от черноземов.

Вечнозеленые тропические дождевые леса расположены вдоль экватора, где 2000-2500 мм/год осадков при равномерном распределении по месяцам: в бассейнах рек Амазонки и Ориноко; Конго; Нигера и Замбези; на острове Мадагаскар; в зонах Индо-Малайской и островов Борнео - Новая Гвинея. Годовой ход температур здесь ровный. Травянистая растительность и кустарники практически отсутствуют, но большое количество лиан и эпифитов. Видовое разнообразие растений очень велико - на нескольких гектарах

столько видов, сколько нет во флоре всей Европы.

Влажные тропические леса - это достаточно древние климаксные экосистемы, в которых питательные вещества теряются и немедленно поступают в биологический круговорот, осуществляемый мутуалистическими организмами и неглубокими, воздушными, корнями деревьев. Поэтому на скудных почвах так пышно растут леса. Разнообразие видов животных в этих лесах можно проиллюстрировать такими цифрами: на 15 км² леса в Панаме - 20 тыс. видов насекомых, а на такой же территории Европы - несколько сотен. Из крупных животных тропических лесов наиболее известны обезьяны, ягуары, муравьеды, пумы, буйволы, индийские слоны, попугаи и др. Влажные тропические леса обладают самой большой биомассой и самой высокой продуктивностью из биоценозов суши. У них самая высокая скорость эволюции и видообразования. Многие виды вошли в состав северных сообществ и очень важно сохранить эти леса, как «ресурс генов». Тем не менее, они продолжают уничтожаться.

Некоторые основные особенности ландшафтов приведены на рисунке 17.

Составляя весьма малую часть от всех экосистем биосферы (например, в любой отрезок времени в атмосфере воды содержится в 10 раз больше, чем во всех реках мира), пресноводные экосистемы для человека имеют непреходящее значение, вследствие того, что они практически единственный источник для бытовых и промышленных нужд. Пресные воды на поверхности континентов образуют реки, озера, болота, заполняют искусственные пруды и крупные водохранилища. Значит, пресные воды могут находиться в текучем, в относительно неподвижном стоячем и промежуточном состояниях.

Лимитирующие факторы водной среды - температура, прозрачность, течение, соленость и др. Многие водные животные - stenotherмы - для них опасно даже небольшое тепловое загрязнение. Прозрачность - глубина зоны, в которой возможен фотосинтез при проникновении солнечного света. Течение влияет на распространение организмов и содержание газов и солей.

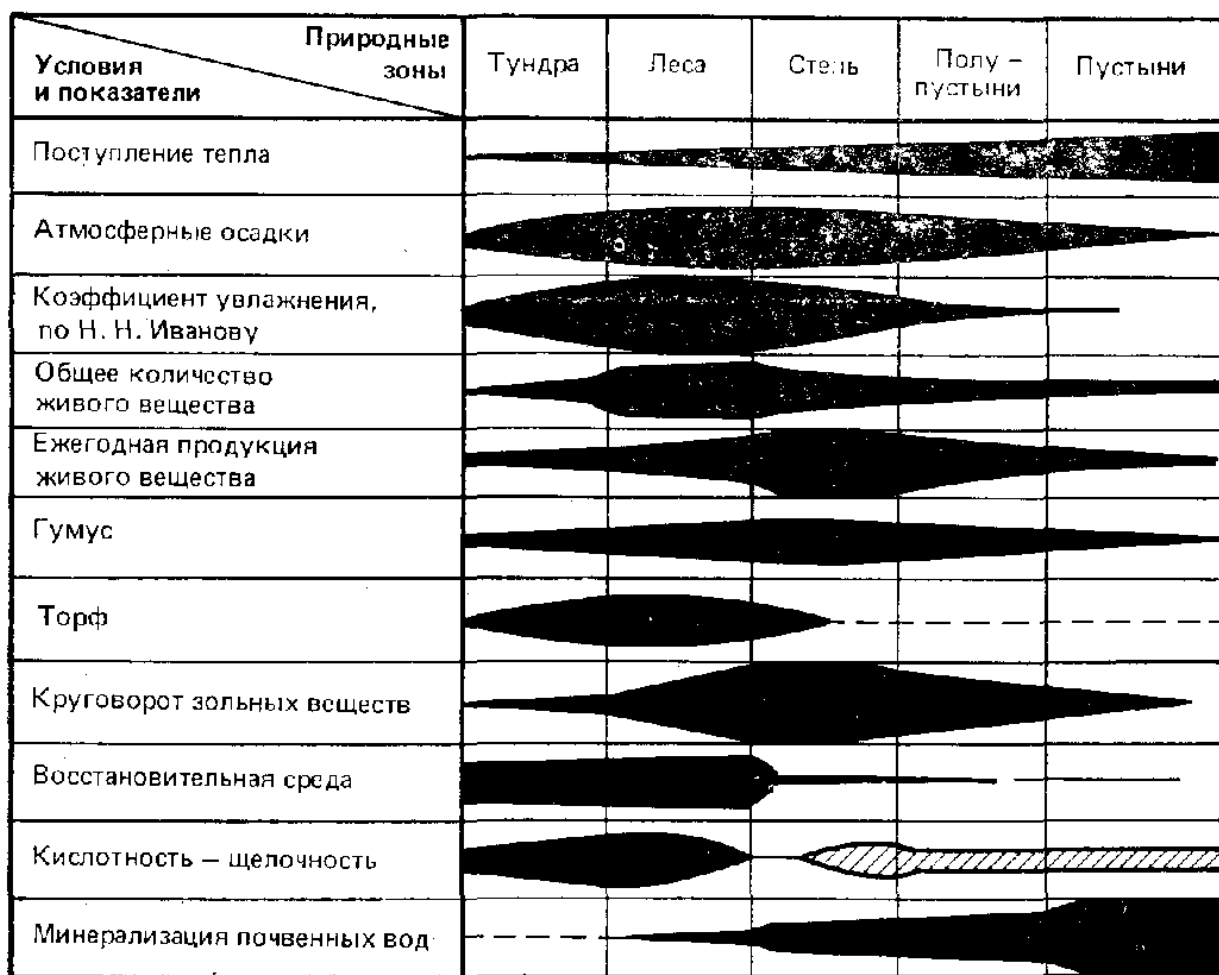


Рис. 17. Особенности основных ландшафтных зон

-3-

Важнейшим лимитирующим фактором является концентрация кислорода. Лимитирующие из биогенных солей - нитраты и фосфаты. Разница в концентрации солей у гидробионта с окружающей водной средой может повышать или понижать давление жидкости в теле рыбы, и то и другое ведет к ее гибели. Поэтому пресноводные рыбы не могут жить в море, а морские - в пресноводном водоеме. Но есть рыбы со специальным механизмом осмотической регуляции, способные жить в обеих средах (лосось и др.).

Пищевые цепи в водоемах хорошо развиты и представлены организмами всех трофических уровней. Водные организмы, с экологических позиций, классифицируются по местообитанию в водоеме: бентос - организмы, живущие на дне; перифитон - прикрепленные к стеблям водных растений или к другим выступам над дном водоема. Планктон - организмы плавают в поверхностном слое воды; нектон - свободно перемещающиеся в воде организмы.

мы.

Лентические экосистемы – это водоемы со стоячими водами, где отсутствует течение.

Лотические экосистемы – это водоемы с текущими водами.

-4-

Морская среда непрерывна и занимает более 70% поверхности планеты. Глубина океана огромна (до 11 км), но жизнь есть во всех его уголках и наиболее богата вблизи суши. Барьерами для передвижения животных являются температура, соленость, глубина, тем не менее, в океане отсутствуют абиотические зоны. Из-за постоянно действующих ветров - пассатов - в океанах и морях происходит постоянная циркуляция воды за счет мощных течений, что исключает дефицит кислорода в глубинах океана. Наиболее продуктивны в Мировом океане области апвеллинга.

Биогенные элементы - важный лимитирующий фактор в морской среде, где их содержится несколько частей на миллиард частей воды. Но эти элементы быстро перехватываются организмами, попадая в их трофические цепи, практически не достигнув гетеротрофной зоны (биологический круговорот). Значит, низкая концентрация биогенов еще не говорит об их всеобщем дефиците.

Главным фактором, дифференцирующим морскую биоту, является глубина моря: материковый шельф резко сменяется материковым склоном, плавно переходящим в материковое подножие, которое опускается ниже к ровному ложу океана - абиссальной равнине. Этим морфологическим частям океана примерно соответствуют следующие зоны: неритическая - шельфу (с литоралью - приливно-отливной зоной), батимальная - материковому склону и его подножию; абиссальная - область океанических глубин от 2000 до 5000 м. Область открытого океана за пределами шельфа называют океанической. Все население океана, так же как и в пресноводных экосистемах, делится на планктон, нектон, бентос. Планктон и нектон, все, что живет в открытых водах, образует так называемую пелагическую зону.

Самая верхняя часть океана, куда проникает свет и где создается первичная продукция, называется эвфотической. Ее мощность в открытом океане не доходит до 200 м, а в прибрежной части - не более 30 м. По сравнению с километровыми глубинами, эта зона достаточно тонкая и отделяется компенсационной зоной от значительно большей водной толщи, вплоть до самого дна - афотической зоны.

Биотические сообщества каждой из указанных зон, кроме эвфотической, разделяются на бентосные и пелагические. В них к первичным консументам относятся зоопланктон, насекомых в море экологически заменяют ракообразные. Подавляющее число крупных животных - хищники. Для моря характерна очень важная группа животных, которую называют сессильными (прикрепленными). Их нет в пресноводных системах (морские лилии). Все животные бентоса в своем жизненном цикле проходят пелагическую стадию в виде личинок.

Область континентального шельфа, ограниченная глубиной моря до 200 м. Самая богатая фауной в океане. Очень богат кормом планктон за счет личинок бентосной фауны. Области апвеллинга расположены вдоль западных пустынных берегов континентов. Они богаты рыбой и птицами, живущими на островах. Но при изменении направления ветра приходит спад «цветения» планктона и наступает массовая гибель рыб вследствие развития бескислородных условий (эвтрофикация).

Лиманы - это полузамкнутые прибрежные водоемы. Они представляют собой экотоны между пресноводными и морскими экосистемами. Лиманы высокопродуктивны, являются ловушками биогенных веществ. Океанические области - эвфотическая зона открытого океана, бедны биогенными элементами. Это воды «пустыни» по сравнению с прибрежными. Зоны Арктики и Антарктики много продуктивнее, так как плотность планктона растет при переходе к холодным морям и фауна рыб и китов здесь значительно богаче.

Экосистемы глубоководных рифтовых зон океана находятся на глубине около 3000 м и более, в сплошной темноте, где невозможен фотосинтез, пре-

обладает сероводородное загрязнение, есть выходы горячих подземных вод, высокие концентрации ядовитых металлов, и, тем не менее, здесь существует жизнь.

Вопросы к теме:

1. Ландшафт
2. Биом
3. Биомный подход по Ю. Одуму
4. Ландшафты – хронологические единицы биосферы
5. Характеристика тундры
6. Характеристика тайги
7. Характеристика широколиственных лесов
8. Характеристика степей
9. Характеристика саванн
10. Характеристика пустынь
11. Характеристика вечнозеленых тропических дождевых лесов
12. Распределение тепла и влаги в разных типах ландшафтов
13. Пресноводные экосистемы, их особенности
14. Лентические системы
15. Лотические системы
16. Особенности морских экосистем

Лекция 10. Пресноводные и морские экосистемы

План:

1. Пресноводные экосистемы и их характеристика
2. Морские экосистемы и их характеристика

-1-

Пресноводные экосистемы имеют большое значение для человека вследствие следующих особенностей:

1. пресные воды – практически единственный источник для бытовых и промышленных нужд;
2. пресноводные системы представляют собой самую удобную и деше-

вую систему переработки отходов;

3. уникальность термодинамических свойств воды, способствующих уменьшению температурных колебаний среды.

На численности и расселении водных организмов, в особенности рыб, сказывается пространственное разделение пресных водоемов: в разных водоемах одни и те же экологические ниши занимают рыбы разных видов.

Весьма существенна разница в концентрации солей у гидробионта и в окружающей водной среде, приводящая к осмотическим явлениям на границе «организм - вода». В зависимости от различий в концентрации солей в рыбе и воде, жидкость в рыбе может быть гипертонична или гипотонична (повышающая или понижающая давление в теле рыбы) и то и другое ведет к гибели животного. Это главная причина, почему пресноводные рыбы не могут жить в море, а морские - в реке или пресном озере. Но есть рыбы, способные жить в обеих средах (лосось и др.), потому что у этих животных есть специальные механизмы осмотической регуляции.

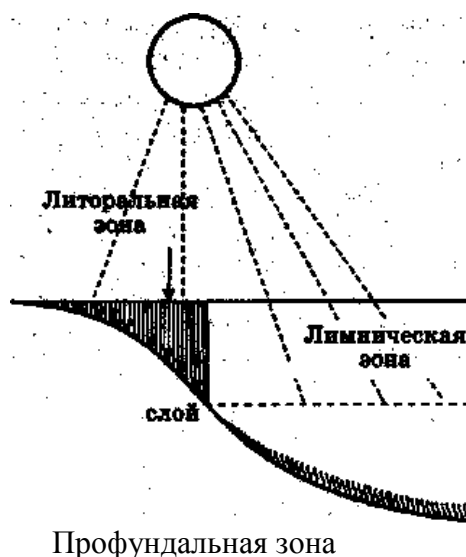


Рис. 18. Основные зоны водоема

Пищевые цепи в водоемах хорошо развиты и представлены организмами всех трофических уровней. Продуценты представлены автотрофами: фото- и хемосинтезирующими микроорганизмами и водными растениями. Консументы - полным набором от растительноядных я хищников различных порядков до паразитов, и т. д. И, наконец, редуценты (сапротрофы) отличаются

значительным разнообразием; которое связано с природой субстрата.

Водоем по отношению к свету делится на зоны, литоральная и лимническая зона относятся к эвфотической зоне, а профундальная к афотической.

В проточных водоемах афотическая зона не выражена, хотя ее элементы встречаются. Перекаты - мелководные участки с быстрым течением; дно без ила, преимущественно прикрепленные формы перифитона и бентоса. Плесы - участки глубоководные, течение медленное, на дне мягкий илистый субстрат и роющие животные.

Приведенные выше классификации имеют важное значение в определении экологического положения того или иного организма в сообществах.

Лентические экосистемы в литоральной зоне содержат два типа продуцентов: укрепившиеся в дне цветковые растения и плавающие зеленые растения - водоросли, некоторые высшие (рдесты).

Растения, укрепленные в дне, образуют три концентрические зоны:

1) зона надводной вегетации - фотосинтезирующая часть растений (камышы, рогозы и др.) находится над водой, а биогенные элементы извлекаются из донных осадков;

2) зона укрепленных в дне растений с плавающими по воде листьями (кувшинки) - у них та же роль, что и у растений первой зоны, но они могут затенять нижние толщи воды;

3) зона подводной вегетации - укорененные и прикрепленные растения, полностью находящиеся под водой и осуществляющие фотосинтез и минеральный обмен в водной среде (рдесты и прикрепленные водоросли - харовые).

Животные, консументы более разнообразны в литорали, чем в других зонах водоема. Перифитон представлен моллюсками, коловратками, мшанками, личинками насекомых и др. Многие животные нектона дышат кислородом атмосферного воздуха (лягушки, саламандры, черепахи и др.). Рыбы большую часть жизни проводят в литорали и здесь же размножаются. Зоопланктон представлен ракообразными, имеющими большое значение для пи-

тания рыб (дафнии и др.).

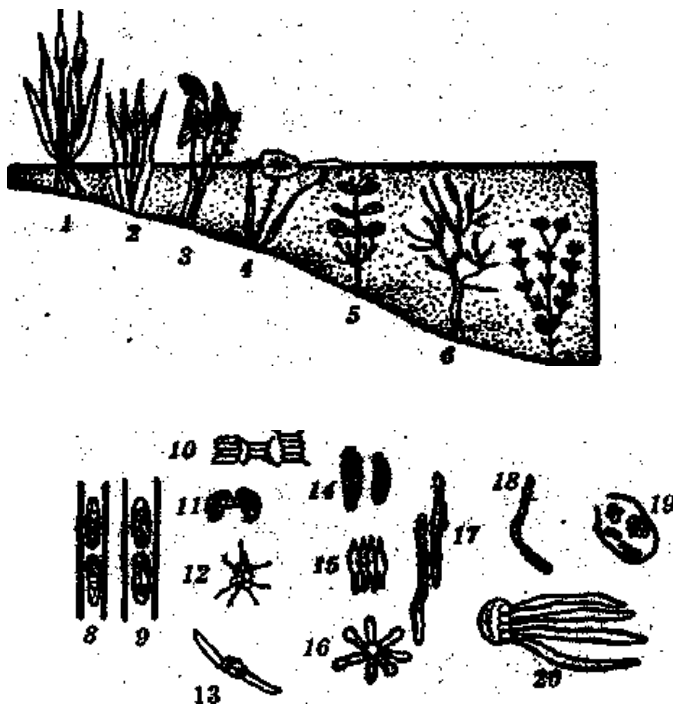


Рис. 19. Некоторые продуценты лентических сообществ: прибрежные растения, укореняющиеся в дне водоема (1-7), нитчатые водоросли (8-9) и фитопланктон (10-20) (по Ю.Одуму, 1975)

В сообществах лимнической зоны продуцентом является фитопланктон. В водоемах умеренного пояса плотность его популяции заметно изменяется по сезонам. Весной «цветение» связано с массовым развитием приспособленных к прохладной вода диатомовых водорослей, летом - зеленых, осенью - азотфиксирующих сине-зеленых водорослей. Зоопланктон представлен растительноядными ракообразными и коловратками, все другие - хищники. Нектон лимнической зоны - это только рыбы.

Сообщества профундальной зоны существуют без света. Фауна и флора здесь – в зоне поверхностного раздела воды - ил, где накапливается органический материал, - представлена бактериями и грибами (редуценты), а также бентосными формами - личинками насекомых, моллюсками, кольчатыми червями (консументами).

Количество красных кольчатых червей возрастает с ростом загрязнения

водоема сточными водами т.е. по этому показателю можно судить о степени загрязнения водоема.

Лентические экосистемы.

Действие на сообщества стоячих водоемов таких лимитирующих факторов, как содержание кислорода, температуры и освещенности, зависит от специфических особенностей этих водоемов - озер, прудов и искусственных водохранилищ.

Озера - естественные пресноводные водоемы, образовались геологически сравнительно недавно - за последние несколько десятков тысяч лет, и лишь возраст некоторых из них исчисляется миллионами лет, например Байкала. Наличие у большинства озер профундальной зоны сказывается на температурном режиме водной толщи, на ее перемешивании и распределении кислорода в ней: Эти процессы, как и стратификация озера по температурному режиму в озерах умеренного пояса в летнее время можно выделить в вертикальном разрезе три зоны: эпилимнион - до глубины, где происходит конвекция (циркуляция) воды; термоклина - это промежуточная зона, где вода не смешивается с водой верхней зоны; гиполимнион - область холодной воды, где нет циркуляции.

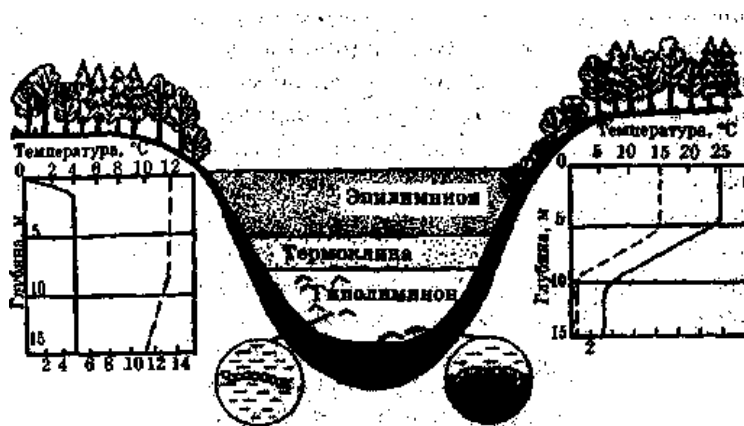


Рис. 20. Температурная стратификация в озере умеренной зоны Северного полушария (оз. Линсли, Коннектикут, США; по Ю. Одуму 1975)

Термоклина обычно расположена ниже границы проникновения света, и запасы кислорода, в отрезанном от его источников гиполимнионе истоща-

ются. Наступает летний период стагнации. Осенью, вследствие выравнивания температур, происходит общее перемешивание воды и обогащение гипolimниона кислородом. Зимой, когда температура воды подо льдом становится ниже 4°, что снижает ее плотность и снова приводит к стратификации озера и к зимней стагнации.

Весной, после таяния льда, температура воды достигает 4°, она тяжелеет и снова происходит весеннее перемешивание. Это классическая схема для водоемов Евразии в Северной Америки. В полярных областях и субтропиках общее перемешивание воды в водоемах бывает только один раз в году; в первом случае - летом, во втором – зимой. В водоемах тропиков перемешивание воды идет постоянно, но медленно, а общее ее перемешивание происходит редко и нерегулярно.

Цветение фитопланктона обычно приурочено к перемешиванию, когда в фотической (освещенной) золе появляются воды, обогащенные природными биогенными компонентами. С точки зрения продуктивности озера подразделяются на две группы:

- 1) олиготрофные (малокормные)
- 2) эвтрофные (кормные).

Продуктивность лентических экосистем зависит также от поступающих веществ с окружающей суши и от глубины озера (наиболее продуктивны мелкие озера).

Пруды обладают хорошо развитой литоралью, и стратификация практически отсутствует; образуются они в различных понижениях, часто временно пересыхают летом или в засушливые годы. Фауна прудов способна переживать сухие периоды в покоем состоянии или перебираться в другие водоемы (земноводные). Естественные пруды высокопродуктивны. В искусственных прудах в основном, человек сам подкармливает рыб.

Водохранилища создаются человеком при возведении гидроэнергетических и гидромелиоративных комплексов. Это уже не природная экосистема, а природно-техническая система. Распределение тепла и биогенов в ней

зависит от типа плотины. Если вода сбрасывается придонная, то в этом случае водохранилище аккумулирует тепло и экспортирует биогенные вещества, если сброс идет поверх плотины, то экспортируется тепло и аккумулируются биогены. В первом случае спускается вода гипolimниона, во втором - эпилимниона. Через глубоководные шлюзы в реку поступает и более соленая вода, а биогены вызывают эвтрофикацию участка реки.

Лотические экосистемы - реки - отличаются от стоячих водоемов тремя основными условиями: 1) течение - важный лимитирующий и контролирующий фактор; 2) обмен между водой и сушей значительно более активен; 3) распределение кислорода более равномерно, так как практически отсутствует стратификация. В больших реках наблюдается продольная зональность: в верховьях - сообщества перекатов, в низовьях - плесов, между ними местами возникают и те и другие. К низовьям видовой состав рыб обедняется, но увеличиваются их размеры.

Скорость течения влияет на распределение рыб в реках – они могут жить и под камнями, и в заводях, под перекатами, но это будут разные виды, адаптированные к разным условиям. Река – открытая экосистема, в которую поступает с открытых пространств большое количество органического вещества.

Детритное питание – основа трофических цепей лотических экосистем: более 60% энергии консументы получают от привнесенного материала. Зато кислорода в реках достаточно и содержание его в воде постоянно, что обусловило узкую толерантность организмов по отношению к кислороду.

Выделяют лотические сообщества перекатов и плесов. На перекатах поселяются организмы, способные прикрепляться к субстрату (нитчатые водоросли), или хорошие пловцы (форель). На участках плеса сообщества напоминают прудовые.

В больших реках прослеживается продольная зональность: в верховьях – сообщества перекатов, в низовьях и дельте – плесов, между ними местами могут возникать и те и другие. Продольная зональность подчеркивается из-

менениями видового состава рыб. К низовьям видовой состав обедняется, но увеличиваются размеры рыб.

Заболоченные угодья и болота. Болота по своему происхождению бывают верховые и низинные. Низинные питаются подземными водами и образуются при зарастании озер, речных стариц и других водоемов, а верховые - атмосферными осадками и могут возникнуть в любом понижении, даже на склонах гор. Болота покрыты водными макрофитами, болотными растениями и кустарниками. Болотные почвы и торфяники содержат много углерода (14-20%). Их сельскохозяйственная обработка приводит к выделению в атмосферу большого количества углекислого газа.

-2-

Морская среда занимает более 70% поверхности земного шара. В отличие от суши и пресных вод - она непрерывна. Глубина океана огромна. Жизнь в океане - во всех его уголках, но наиболее она богата вблизи материков и островов. В океане практически отсутствуют абиотические зоны, несмотря на то, что барьерами для передвижения животных являются температура, соленость, глубина.

Благодаря постоянно действующим ветрам - пассатам, в океанах и морях происходит постоянная циркуляция воды за счет мощных течений (Гольфстрим - теплое, Калифорнийское - холодное, и др.), что исключает дефицит кислорода в глубинах океана.

Наиболее продуктивны в Мировом океане области апвеллинга.

Апвеллинг – это процесс подъема холодных вод с глубины океана там, где ветры постоянно перемещают воду прочь от крутого материкового склона, взамен которой поднимается из глубины вода, обогащенная биогенами. Там, где нет этого подъема, биогенные элементы из погружившихся органических остатков на длительное время теряются в донных отложениях. Высокопродуктивны и богаты биогенами, за счет привноса их с суши, воды эстуариев. Ю. Одум (1975) называет это явление - аутвеллингом.

В прибрежной зоне весьма велика роль приливов, вызванных притяже-

нием Луны и Солнца. Они обуславливают заметную периодичность в жизни сообществ («биологические часы»).

Средняя соленость океана 35 г/л. Около 25% в ней приходится на долю хлористого натрия, остальные соли - кальция, магния и калия (сульфаты, карбонаты, бромиды и др.), десятки других элементов составляют менее 1%.

Для морских водоемов характерна устойчивая щелочная среда: $pH=8,2$, но соотношение солей и сама соленость изменяются. В воде солоноватых заливов устьев рек прибрежной зоны, в целом снижаясь, величина солености значительно колеблется по сезонам года. Поэтому организмы в прибрежной зоне эвригалинны, в то время как в открытом океане - стеногалинны.

Биогенные элементы - важный лимитирующий фактор в морской среде, где их содержится несколько частей на миллиард частей воды. К тому же время пребывания их в воде вне организмов намного короче, чем натрия, магния и др. Биогенные элементы быстро перехватываются организмами, попадая в их трофические цепи, практически не достигнув гетеротрофной зоны (биологический круговорот). Значит, низкая концентрация биогенных элементов еще не говорит об их всеобщем дефиците.

Главным фактором, который дифференцирует морскую биоту, является глубина моря. Материковый шельф резко сменяется материковым склоном, плавно переходящим в материковое подножие, которое опускается ниже к ровному ложу океана - абиссальной равнине. Этим морфологическим частям океана примерно соответствуют следующие зоны: неритическая - шельфу (в пределах которой есть литораль, соответствующая приливно-отливной зоне), батинальная - материковому склону и его подножию; абиссальная - области океанических глубин от 2000 до 5000 м. Абиссальная область разрезается глубокими впадинами и ущельями, глубина которых более 6000 м. Область открытого океана за пределами шельфа называют океанической. Так же, как и в пресноводных лентических экосистемах, все население океана делится на планктон, нектон, бентос. Планктон и нектон, т. е. все, что живет в открытых водах, образует так называемую пелагическую зону.

Самая верхняя часть океана, куда проникает свет и где создается первичная продукция, называется эвфотической. Ее мощность в открытом океане доходит до 200 м, а в прибрежной части - не более 30 м. По сравнению с километровыми глубинами - это зона достаточно тонкая и отделяется компенсационной зоной от значительно большей водной толщи, вплоть до самого дна - афотической зоны.

Биотические сообщества каждой из указанных зон, кроме эвфотической, разделяются на бентосные и пелагические. В них к первичным консументам относятся зоопланктон, насекомых в море экологически заменяют ракообразные. Подавляющее число крупных животных - хищники. Для моря характерна очень важная группа животных, которую называют сессильными (прикрепленными). Их нет в пресноводных системах. Многие из них напоминают растения и отсюда их названия, например, морские лилии. Здесь широко развиты мутуализм и комменсализм. Все животные бентоса в своем жизненном цикле проходят пелагическую стадию в виде личинок.

Характеристика морских экосистем

Область континентального шельфа, неритическая область, если ее площадь ограничена глубиной до 200 м, составляет около 8% площади океана (29 млн. км²) и является самой богатой в фаунистическом отношении в океане. Прибрежная зона благоприятна по условиям питания, даже в дождевых тропических лесах нет такого разнообразия жизни, как здесь. Очень богат кормом планктон за счет личинок бентосной фауны. Личинки, которые остаются несъеденными, оседают на субстрат и образуют либо эпифауну (прикрепленную), либо инфауну (закапывающуюся).

Области апвеллинга расположены вдоль западных берегов континентов; они богаты рыбой и птицами, живущими на островах. Но при изменении направления ветра происходит спад «цветения» планктона и наблюдается массовая гибель рыб вследствие развития бескислородных условий (эвтрофикация).

Лиманы - это полузамкнутые прибрежные водоемы, они представляют

собой экотоны между пресноводными и морскими экосистемами. Лиманы обычно входят в литоральную зону и подвержены приливам и отливам.

Лиманы высокопродуктивны. Они являются ловушками биогенных веществ: На протяжении круглого года активны автотрофы: макрофиты (болотные и морские травы, водоросли), донные водоросли, фитопланктон. Лиманы служат для откорма молоди, богаты целым комплексом морепродуктов (рыба, крабы, креветки, устрицы и т. п.). Попадая в сферу хозяйственной деятельности человека, они могут потерять свою продуктивность вследствие загрязнения водной среды.

Океанические области, эвфотическая зона открытого океана, бедны биогенными элементами, и в известной степени можно считать эти воды «пустынями» до сравнению с прибрежными. Арктические и антарктические зоны намного продуктивнее, так как плотность планктона растет при переходе от теплых морей к холодным и фауна рыб в китообразных здесь значительно богаче.

Фитопланктон является первичным источником энергии в пищевых цепях пелагической области - продуцентом. Крупные животные, и прежде всего рыбы, здесь являются преимущественно вторичными консументами, питающимися зоопланктоном. Продуцентом для зоопланктона являются как фитопланктон, так и планктонные личинки моллюсков, морских лилий и т.п.

Видовое разнообразие фауны снижается с глубиной и, тем не менее, разнообразие рыб в абиссальной зоне велико, несмотря на то, что она практически лишена продуцентов. Рыбы имеют причудливую форму, большие рты и растягивающиеся животы, и т.п. - все приспособлено к глотанию пищи любого размера в полной темноте. Разнообразие же связано со стабильностью условий в абиссальной зоне в течение длительного геологического времени, что замедляло эволюцию и сохранило многие виды из далеких геологических эпох.

Экосистемы глубоководных рифтовых зон океана находятся на глубине около 3000 м и более, в сплошной темноте, где невозможен фотосинтез,

преобладает сероводородное заражение, есть выходы горячих подземных вод, высокие концентрации ядовитых металлов; живые организмы здесь представлены гигантскими червями (погонофорами), живущими в трубках, крупными двусторчатыми моллюсками, креветками, крабами и отдельными экземплярами рыб. Продуцентами здесь выступают сероводородные бактерии, живущие в симбиозе с моллюсками. Хищники представлены крабами, брюхоногими моллюсками и некоторыми рыбами.

Океан является колыбелью жизни на планете и еще множество загадок хранят его водные толщи и океаническое ложе, появление жизни в океане более 3 млрд. лет тому назад положило начало формированию биосферы. И сейчас, занимая более 70% поверхности Земли, он определяет во многом, в сочетании с материковыми экосистемами, целостность современной биосферы Земли.

Вопросы к теме:

1. Особенности пресноводных экосистем, обусловившие их значимость для человека
2. Лимитирующие факторы пресноводных экосистем
3. Типы пресноводных экосистем
4. Общая характеристика озер
5. Общая характеристика прудов
6. Общая характеристика водохранилищ
7. Общая характеристика рек
8. Общая характеристика болот и заболоченных угодий
9. Особенности морских экосистем, обусловившие их значимость для человека
10. Лимитирующие факторы морских экосистем
11. Типы морских экосистем
12. Зоны океана
13. Общая характеристика шельфовой зоны
14. Общая характеристика районов аввеллинга

15. Общая характеристика лиманов и эстуариев
16. Общая характеристика океанических областей
17. Общая характеристика экосистем глубоководных рифтовых зон океана

Раздел 3. Биосферология

Лекция 11. Биосфера — глобальная экосистема Земли

План:

1. Биосфера как одна из оболочек Земли. Состав и границы биосферы
2. Круговорот веществ в природе
3. Биогеохимические циклы наиболее жизненно важных биогенных веществ

-1-

Термин "биосфера" появился в науке в XVIII веке. Биосферами именовали «бессмертные органические молекулы», которые, по мнению французских ученых Ж.Л. Бюффона и П.Л. Мопертюи, составляют живую основу всех организмов, эти представления существовали в науке до середины XIX века.

В 1875 году австрийский геолог Э. Зюсс впервые использовал термин биосфера для обозначения «особой оболочки Земли, образованной живыми организмами». В 1909 году в трехтомном труде "Лик Земли" Э. Зюсс пояснил, что понятие "биосфера" возникло как следствие идей Ж. Ламарка, Ч. Дарвина о единстве органического мира. С работ Э. Зюсса возникло использование термина "биосфера" для обозначения совокупности организмов, населяющих Землю, как о живой оболочке планеты.

Это было подхвачено Владимиром Ивановичем Вернадским в 1926 году, Э. Леруа в 1927 г., П. Тейяр де Шарденом и Дж. Берналом. В.И. Вернадский вложил в термин биосфера новое биогеохимическое содержание. У Вернадского биосфера - это область распространения жизни, включающая наряду с организмами и среду их обитания. Верхняя граница биосферы по Вернадскому - проходит на высоте 15-20 км., охватывая всю тропосферу и нижнюю часть стратосферы: озон находится у полюсов в слое 8-30 км, в тропиках 15-30 км. Снизу биосфера ограничена отложениями на дне океанов (до глубины свыше 10 км) и глубиной проникновения в недра Земли организмов

и воды в жидком состоянии. Подстилающая литосфера, верхняя стратосфера, ионосфера и космическое пространство служит биосфере средой. Основным энергетический источник, обеспечивающий функционирование биосферы, - лучистая энергия Солнца. Биосфера - это особая термодинамически открытая оболочка Земли, вещество, энергия и организация которой определяется взаимодействием ее биотического и абиотического компонентов.

К понятию биосфера близко понятие «Гейя» (от греч. «Гейя» - богиня земли), которое в 70-х гг. XX века предложил английский ученый Дж. Ловелок.

Биосфера («сфера жизни») - сложная наружная оболочка Земли, населенная организмами, составляющими в совокупности живое вещество планеты. Это одна из важнейших геосфер Земли, являющаяся основным компонентом природной среды, окружающей человека. В первой трети XX в. возникло новое фундаментальное научное направление в естествознании - учение о биосфере, основоположником которого является великий русский ученый В. И. Вернадский.

Земля и окружающая ее среда в сегодняшнем ее виде сформировались в результате закономерного развития всей солнечной системы примерно за 4,7 млрд. лет. Солнечное тепло - одно из главных слагаемых климата Земли, основа для развития многих геологических процессов. Огромный тепловой поток исходит из глубины Земли.

По новейшим данным, масса Земли составляет 6410^{21} т, объем - $1,083410^{12}$ км³, площадь поверхности - 510,2 млн. км².

Она состоит из концентрических оболочек (геосфер) - внутренних и внешних. К внутренним относятся ядро, мантия, а к внешним - литосфера (земная кора), гидросфера, атмосфера и сложная оболочка Земли - биосфера. Размеры, а, следовательно, и все природные ресурсы нашей планеты ограничены.

Литосфера (от греч. литос - камень) - каменная оболочка Земли, включающая земную кору мощностью (толщиной) от 6 (под океанами) до 80 км

(горные системы). Земная кора сложена горными породами, среди которых более 70% магматических пород, 17% метаморфических (преобразованных давлением и температурой) и чуть больше 12% приходится на осадочные породы. Она является важнейшим ресурсом для человечества: содержит топливно-энергетическое сырье, рудные и нерудные полезные ископаемые, естественные строительные материалы.

Гидросфера (от греч. гидора - вода) - водная оболочка Земли. Ее подразделяют на поверхностную и подземную. Объем гидросферы не превышает 0,13% объема земного шара. Мировой океан составляет 96,53% от общего объема гидросферы, подземные воды - 1,69% (23,4 млн. км³), остальное - воды рек, озер и ледников. От всех водных ресурсов Земли соленые воды составляют 98%, пресные - около 2% (28,25 млн. км³). Основная часть пресных вод сосредоточена в ледниках, воды которых пока используются очень мало. На долю пресных вод, пригодных для водоснабжения, приходится всего 0,3 % (4,2 млн. км³). Гидросфера играет огромную роль в формировании природной среды нашей планеты. Весьма активно она влияет и на атмосферные процессы (нагревание и охлаждение воздушных масс, насыщение их влагой и т.д.).

Атмосфера (от греч. атмосфер - пар) - газовая оболочка Земли, состоящая из смеси различных газов, водяных паров и пыли. Общая масса атмосферы – 5,15410¹⁵ т. На высоте от 10 до 50 км, с максимумом концентрации на высоте 20-25 км, расположен слой озона, защищающий Землю от чрезмерного ультрафиолетового облучения, губительного для организмов. В формировании природной среды Земли велика роль тропосферы - нижний слой атмосферы до высоты 8-10 км в полярных, 10-12 - в умеренных и 16-18 км в тропических широтах. В тропосфере происходят глобальные вертикальные и горизонтальные перемещения воздушных масс, во многом определяющие круговорот воды, теплообмен, трансграничный перенос пылевых частиц и загрязнений.

Атмосфера, гидросфера и литосфера тесно взаимодействуют между собой. Практически все поверхностные экзогенные геологические процессы

обусловлены этим взаимодействием и проходят, как правило, в биосфере.

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

-2-

Биосфера - это глобальная экосистема Земли - экосфера, «состав, структура и энергия которой определяются и контролируются планетарной совокупностью живых организмов - биотой» (Акимова, Хаскин, 2000). Взаимодействие между биотой и абиотическими компонентами биосферы осуществляется в результате двух основных круговоротов веществ в природе: большого (геологического) и малого (биогеохимического).

Большой круговорот веществ в природе (геологический) обусловлен взаимодействием солнечной энергии с глубинной энергией Земли и перераспределяет вещества между биосферой и более глубокими горизонтами Земли. Этот круговорот в системе «магматические породы - осадочные породы - метаморфические породы (преобразованные температурой и давлением) - магматические породы» происходит за счет глубинных (эндогенных) и внешних (экзогенных) процессов, происходящих, соответственно в глубинах Земли и на ее поверхности.

Но большой круговорот - это и круговорот воды между сушей и океаном через атмосферу. Влага, испарившаяся с поверхности океана (на это тратится 50% солнечной энергии) частью переносится на сушу, где выпадает в виде осадков, которые вновь возвращаются в океан в виде поверхностного и подземного стока, а часть осадков выпадает на эту же водную поверхность

океана. В круговороте на Земле ежегодно участвует более 500 тыс. км³ воды. Круговорот воды в целом играет основную роль в формировании природных условий на нашей планете. С учетом транспирации воды растениями и поглощения ее в биогеохимическом цикле весь запас воды на Земле распадается и восстанавливается за два миллиона лет.

До развития цивилизации круговорот воды был равновесным, однако в последние десятилетия вмешательство человека нарушает этот цикл. В частности, уменьшается испарение воды лесами ввиду сокращения их площади и, напротив, увеличивается испарение с поверхности почвы при орошении сельскохозяйственных культур. Испарение воды с поверхности океана уменьшается вследствие появления на ее значительной части пленки нефти. Влияет на круговорот воды потепление климата, вызываемое парниковым эффектом. При усилении этих тенденций могут произойти существенные изменения круговорота, опасные для биосферы.

Малый круговорот веществ в биосфере (биогеохимический) совершается лишь в пределах биосферы. Сущность его - в образовании живого вещества из неорганического в процессе фотосинтеза и в превращении органического вещества при разложении вновь в неорганические соединения. Этот круговорот для жизни биосферы - главный, и он сам является порождением жизни. Изменяясь, рождаясь и умирая, живое вещество поддерживает жизнь на Земле, обеспечивая биогеохимический круговорот веществ.

Химические элементы образуют замкнутую систему (цикл), в которой атомы используются многократно. Круговороты отдельных веществ В.И. Вернадский назвал биогеохимическими циклами. Суть цикла в следующем: химические элементы, поглощенные организмом, впоследствии его покидают, уходя в абиотическую среду, затем, через какое-то время, снова попадают в живой организм и т.д. Такие элементы называют биофильными. Этими циклами и круговоротом в целом обеспечиваются важнейшие функции живого вещества в биосфере. В.И. Вернадский выделяет пять таких функций:

- первая функция - газовая - основные газы атмосферы Земли, азот и

кислород, биогенного происхождения, как и все подземные газы - продукт разложения отмершей органики;

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

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

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

- пятая функция - биогеохимическая деятельность человека - охватывает все разрастающееся количество вещества земной коры, в том числе таких концентраторов углерода, как уголь, нефть, газ и др.

В биогеохимических круговоротах следует различать две части:

- 1) резервный фонд - это огромная масса движущихся веществ, не связанных с организмами,

- 2) обменный фонд - значительно меньший, но весьма активный, обусловленный прямым обменом биогенным веществом между организмами и их непосредственным окружением.

В биосфере в целом можно выделить:

- 1) круговорот газообразных веществ с резервным фондом в атмосфере и гидросфере (океан);

- 2) осадочный цикл с резервным фондом в земной коре (в геологическом круговороте).

Все эти циклические процессы расходуют солнечную энергию, и лишь единственный на Земле процесс не тратит, а, наоборот, связывает солнечную энергию и даже накапливает ее, - это создание органического вещества в ре-

зультате фотосинтеза. В связывании и запасании солнечной энергии заключается основная планетарная функция живого вещества на Земле.

-3-

Углерод, азот и кислород относятся к наиболее жизненно важным биогенным элементам, из которых в основном состоят белковые молекулы. Фосфор и сера не менее важны, чем углерод, азот и кислород, для ряда белковых молекул и тоже относятся к важнейшим биогенным элементам.

Биогеохимические циклы углерода, азота и кислорода наиболее совершенны и способны к быстрой саморегуляции благодаря большим запасам этих газов в атмосфере.

В **круговороте углерода (CO_2)** (скорость оборота порядка 300 лет) четко прослеживается трофическая цепь: продуценты, улавливающие углерод из атмосферы при фотосинтезе, консументы - поглощающие углерод вместе с телами жертв, редуценты - возвращающие углерод вновь в круговорот. В Мировом океане часть углерода мертвого организма «уходит» в осадочные породы и участвует уже в геологическом круговороте. Главным резервуаром биологически связанного углерода являются леса: 500 млрд. т - 2/3 от его запаса в атмосфере. Вмешательство человека в круговорот этого элемента приводит к возрастанию содержания CO_2 в атмосфере.

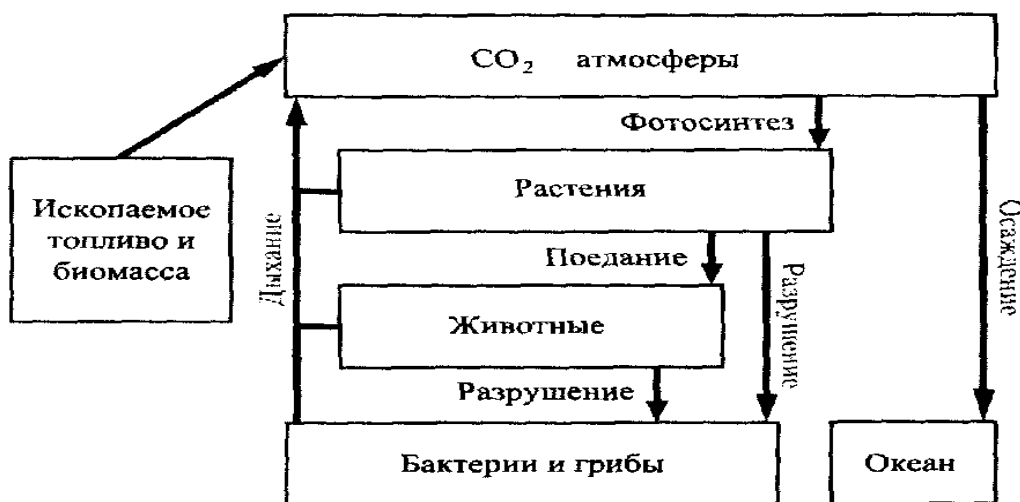


Рис. 21. Круговорот углерода в биосфере

Это один из самых важнейших биосферных круговоротов, поскольку углерод составляет основу органических веществ. В круговороте особенно велика роль диоксида углерода.

Запасы «живого» углерода в составе организмов суши и океана составляют, по разным данным, 550-750 Гт (1 Гт = 1 млрд. т), причем 99,5% его сосредоточено на суше, остальное - в океане. Кроме того, в океане содержится до 700 Гт углерода в составе растворенного органического вещества.

Запасы неорганического углерода значительно больше. Над каждым квадратным метром суши и океана находится 1 кг углерода атмосферы и под каждым квадратным метром океана на глубине 4 км - 100 кг углерода в форме карбонатов и бикарбонатов. Еще больше запасов углерода в осадочных породах - в известняках содержатся карбонаты, в сланцах - керогены и т.д.

Примерно 1/3 «живого» углерода (около 200 Гт) циркулирует, т. е. ежегодно усваивается организмами в процессе фотосинтеза и возвращается обратно в атмосферу, причем вклад океана и суши в этот процесс примерно сходный. Несмотря на то, что биомасса океана много меньше биомассы суши, его биологическая продукция создается множеством поколений короткоживущих водорослей (соотношение биомассы и биологической продукции в океане примерно такое же, как в пресноводной экосистеме).

До 50% (по некоторым данным - до 90%) углерода в форме диоксида возвращают в атмосферу микроорганизмы-редуценты почвы. В этот процесс равный вклад вносят бактерии и грибы. Возврат диоксида углерода при дыхании всех прочих организмов, таким образом, меньше, чем при деятельности редуцентов.

Некоторые бактерии кроме диоксида углерода образуют метан. Выделение метана из почвы возрастает при переувлажнении, когда создаются анаэробные условия, благоприятные для деятельности метанообразующих бактерий. По этой причине резко увеличивается выделение метана лесной почвой, если древостой вырублен и вследствие уменьшения транспирации происходит ее заболачивание. Много метана выделяют рисовые поля и домаш-

ний скот.

В настоящее время отмечается нарушение круговорота углерода в связи со сжиганием значительного количества ископаемых углеводородных энергоносителей, а также дегумификацией пахотных почв и осушением болот. В целом содержание диоксида углерода в атмосфере ежегодно увеличивается на 0,6%. Еще быстрее возрастает содержание метана - на 1-2%. Эти газы являются главными виновниками усиления парникового эффекта, который на 50% зависит от диоксида углерода и на 33% - от метана.

Последствия усиления парникового эффекта для биосферы неясны, наиболее вероятный прогноз - потепление климата. Однако поскольку «машинами» климата являются морские течения, то вследствие их изменения при таянии ледников в ряде районов возможно существенное похолодание (в том числе в Европе в результате изменения течения Гольфстрим). Под влиянием изменения концентрации диоксида углерода значительно учащаются крупные стихийные бедствия (наводнения, засухи и т.д.).

Приведенные данные характеризуют биогенный круговорот углерода. В круговороте участвуют и геохимические процессы, при которых происходит обмен атмосферного углерода и углерода, содержащегося в горных породах. Однако данных о скорости этих процессов нет. Полагают лишь, что их интенсивность менялась в истории планеты и парниковый эффект, который наблюдается сегодня, многократно проявлялся в прошлом при усилении геохимических процессов с выделением диоксида углерода и при ослаблении процессов, которые «оттягивали» его из атмосферы.

Для того чтобы вернуть круговороту углерода равновесие, необходимо увеличить площадь лесов и сократить выброс газов при сжигании углеводородных энергоносителей.

Скорость круговорота кислорода - две тысячи лет, именно за это время весь кислород атмосферы проходит через живое вещество. Основной поставщик кислорода на Земле - зеленые растения. С круговоротом кислорода тесно связано образование в высоких слоях атмосферы озона. Главный по-

требитель кислорода - животные и растения, расходуящие его на дыхание. Но и на промышленные и бытовые нужды ежегодно расходуется 23 % кислорода, образовавшегося в процессе фотосинтеза.

Кислород атмосферы имеет биогенное происхождение, и его циркуляция в биосфере осуществляется путем пополнения запасов в атмосфере в результате фотосинтеза растений и поглощения при дыхании организмов и сжигании топлива в хозяйстве человека (рис. 19). Кроме того, некоторое количество кислорода образуется в верхних слоях атмосферы при диссоциации воды и разрушении озона под действием ультрафиолетового излучения; часть кислорода расходуется на окислительные процессы в земной коре, при вулканических извержениях и др.

Этот круговорот очень сложный, так как кислород вступает в разнообразные реакции и входит в состав очень большого числа органических и неорганических соединений, и замедленный. Для полного обновления всего кислорода атмосферы требуется около 2 тысяч лет (для сравнения: ежегодно обновляется около 1/3 диоксида углерода атмосферы).

В настоящее время поддерживается равновесный круговорот кислорода, хотя в крупных густонаселенных городах с большим количеством транспорта и промышленных предприятий возникают локальные нарушения.

Однако отмечается ухудшение состояния озонового слоя и образование «озоновых дыр» (областей с пониженным содержанием озона) над полюсами Земли, что представляет экологическую опасность. Временные «дыры» возникают также над обширными районами вне полюсов (в том числе и над континентальными районами России). Причиной этих явлений является попадание в озоновый слой хлора и оксидов азота, которые образуются в почве из минеральных удобрений при их разрушении микроорганизмами, а также содержатся в выхлопных газах автомобилей. Эти вещества разрушают озон с более высокой скоростью, чем он может образовываться из кислорода под влиянием ультрафиолетовых лучей.

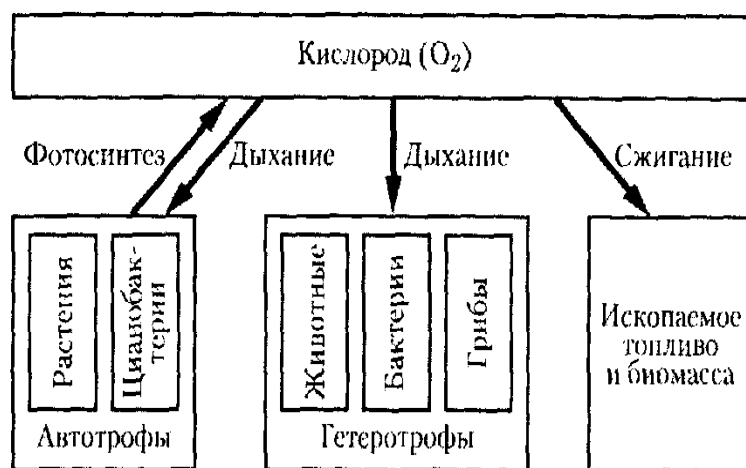


Рис. 22. Круговорот кислорода в биосфере

Сохранение озонового слоя - одна из глобальных задач мирового сообщества. Для прекращения разрушения озонового слоя и его восстановления необходимо отказаться от использования хлорсодержащих веществ - хлорфторуглеродов (фреонов), используемых в аэрозольных упаковках и холодильных установках. Необходимо также уменьшить количество выхлопных газов двигателей внутреннего сгорания и дозы азотных минеральных удобрений в сельском хозяйстве.

Так как озон является фотооксидантом, образующимся из оксида азота и углеводородов под влиянием ультрафиолетовых лучей, то возможно увеличение содержания озона в приземном слое атмосферы. В этом случае он становится опасным загрязнителем, вызывающим раздражение дыхательных путей человека. Однако отрицательно сказывается на здоровье человека и чрезмерно низкое содержание озона в атмосфере.

Биогеохимический круговорот азота не менее сложен. Растениями он усваивается только в форме соединения его с водородом и кислородом. Редуценты, а конкретно, почвенные бактерии, постепенно разлагают белковые вещества отмерших организмов и превращают их в аммонийные соединения, нитраты и нитриты. Азот в виде нитратов и нитритов усваивается растениями и может передаваться по трофическим цепям, отравляя консументов. Часть нитратов в процессе круговорота загрязняет подземные воды. Азот возвра-

щается в атмосферу вновь с выделенными при гниении газами. Роль бактерий в Цикле азота такова, что если будет уничтожено только двенадцать их видов, участвующих в круговороте азота, жизнь на Земле прекратится.

Циркуляция азота в биосфере протекает по следующей схеме (рис. 20):

- перевод инертного азота атмосферы в доступные для растений формы (биологическая азотфиксация, образование аммиака при грозовых разрядах, производство азотных удобрений на заводах);
- усвоение азота растениями;
- переход части азота из растений в ткани животных;
- накопление азота в детрите;
- разложение детрита микроорганизмами-редуцентами вплоть до восстановления молекулярного азота, который возвращается в атмосферу,

В морских экосистемах азотфиксаторами являются цианобактерии, связывающие азот в аммиак, который усваивается фитопланктоном.

В настоящее время вследствие уменьшения доли естественных экосистем биологическая азотфиксация стала меньше промышленной фиксации азота (соответственно 90-130 и 140 млн. т в год), причем к 2020 г. ожидается увеличение промышленной азотфиксации на 60%. До половины азота, вносимого на поля, вымывается в грунтовые воды, озера, реки и вызывает эвтрофикацию водоемов.

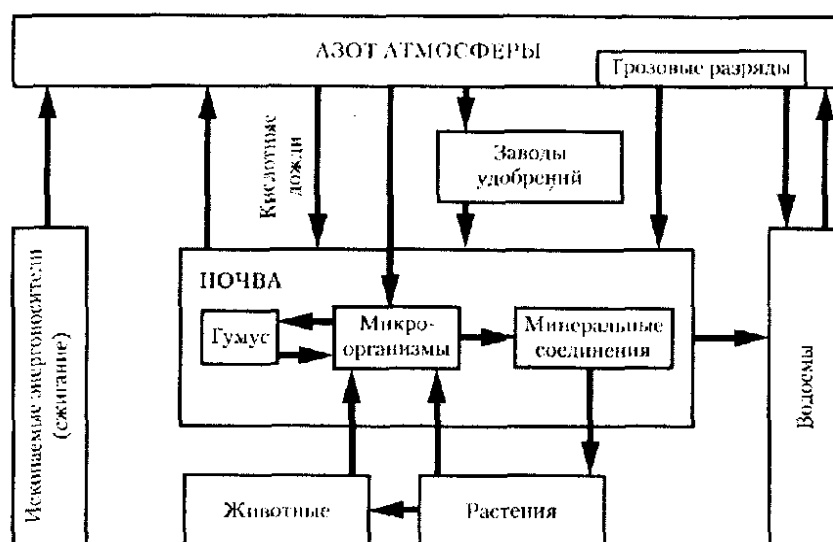


Рис. 23. Круговорот азота в биосфере

Значительное количество азота в форме оксидов азота поступает в атмосферу, а затем в почву и водоемы в результате ее загрязнения промышленностью и транспортом (кислотные дожди). Этот азот был изъят из атмосферы экосистемами геологического прошлого и длительное время находился «на депоненте» в угле, газе, нефти, при сжигании которых он возвращается в круговорот. Например, в США азота с атмосферными осадками в год выпадает 20-50 кг/га, а в отдельных районах эмиссия достигает 115 кг/га.

Экологически безопасной считается величина эмиссии азота 10-30 кг/га в год. При более высоких нагрузках происходят значительные изменения в экосистемах: почвы подкисляются, происходит выщелачивание питательных элементов в глубокие горизонты, возможно усыхание древостоев и массовое развитие заносных видов-нитрофилов. Кроме того, высокое содержание азота в растениях, выросших на загрязненных азотом почвах, повышает их поедаемость, что может привести к выпадению из растительных сообществ даже доминантных видов. Так, в некоторых пустошах Западной Европы после того, как в вереске повысилось содержание азота, массово размножился вересковый жук (его количество достигало 2000 экземпляров на 1 м²). Жук практически полностью выел этот кустарник из сообществ. Те же изменения в составе загрязняемых промышленным азотом сообществ отмечены и в Калифорнии.

Однако не всегда кислотные дожди оказывают пагубное влияние на экосистемы. Экосистемы степной зоны, где почвы имеют слабощелочную реакцию, от выпадения кислотных дождей не только не страдают, но даже увеличивают свою продуктивность за счет дополнительного азота.

Восстановление естественного круговорота азота возможно за счет уменьшения производства азотных удобрений, резкого сокращения промышленных выбросов оксидов азота в атмосферу и расширения площади посевов бобовых, которые симбиотически связаны с бактериями-азотфиксаторами.

Биогеохимические циклы фосфора и серы значительно менее совершенны, чем циклы указанных выше веществ, так как это типичный осадоч-

ный биогеохимический цикл. Возвратиться опять в круговорот эти биогены могут лишь в результате геологических процессов или путем извлечения их из окружающей среды живым веществом.

Фосфор содержится в горных породах и может попасть в круговорот в случае выветривания этих пород. В его круговороте выделяют две части - водную и наземную. В водных экосистемах он усваивается фитопланктоном и передается по трофической цепи вплоть до консументов третьего порядка - морских птиц. С их экскрементами (гуано) фосфор снова попадает в море и вступает в круговорот, туда же он возвращается и из отмирающих морских животных, но часть их скелетов достигает дна и он снова попадает в осадочные породы. В наземных экосистемах растения извлекают фосфор из почв, возвращается он в почву после отмирания организмов и с их экскрементами, а теряется из нее в результате водной эрозии.

О круговороте фосфора за обозримое время можно говорить лишь условно. Будучи гораздо тяжелее углерода, кислорода и азота, фосфор почти не образует летучих соединений - он стекает с суши в океан, а возвращается в основном при подъеме суши в ходе геологических преобразований.

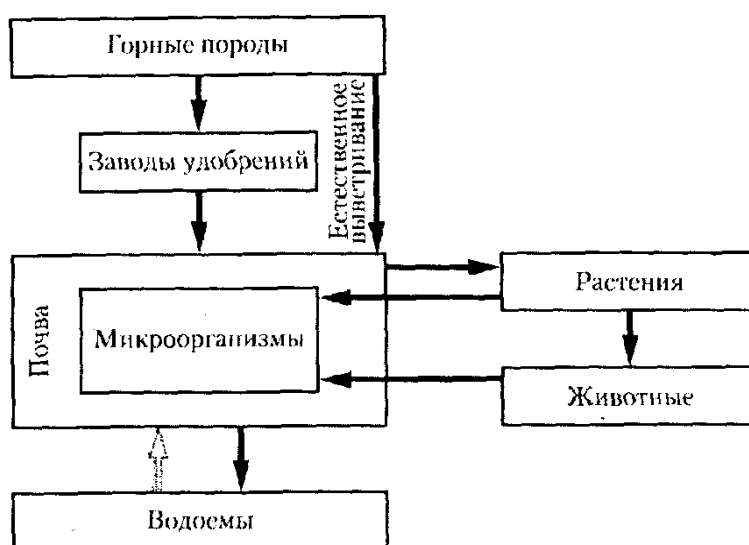


Рис. 24. Круговорот фосфора в биосфере

По этой причине круговорот фосфора называют «открытым».

Фосфор содержится в горных породах, откуда выщелачивается в почву

и усваивается растениями, а затем по пищевым цепям переходит к животным. После разложения мертвых тел растений и животных не весь фосфор вовлекается в круговорот, часть его вымывается из почвы в водоемы (реки, озера, моря). Там фосфор оседает на дно и почти не возвращается на сушу, лишь небольшое количество его возвращается с выловленной человеком рыбой или с экскрементами птиц, питающихся рыбой. Скопления экскрементов морских птиц служили в недалеком прошлом источником ценнейшего органического удобрения - гуано, но в настоящее время ресурсы гуано практически исчерпаны.

Отток фосфора с суши в океан усиливается вследствие возрастания поверхностного стока воды при уничтожении лесов, распашке почв и внесении фосфорных удобрений. Поскольку запасы фосфора на суше ограничены, а его возврат из океана проблематичен (хотя в настоящее время активно исследуются возможности его добычи со дна океана), в будущем в земледелии возможен острый дефицит фосфора, что вызовет снижение урожаев (в первую очередь зерна). Поэтому необходима экономия ресурсов фосфора.

Сера не является лимитирующим биогеном, так как ее природные ресурсы достаточно велики. Она, как и фосфор, имеет основной резервный фонд в породах и почве, но, кроме того, имеет резервный фонд и в атмосфере. В горных породах сера встречается в виде сульфидов (FeS_2 и др.), в растворах - в форме иона (SO_4^{2-}), в газообразной фазе - в виде сероводорода (H_2S) или сернистого газа (SO_2). В морской среде сульфат-ион является основной доступной формой серы для автотрофов. В наземных экосистемах сера возвращается в почву при отмирании растений, окисляется, и возникшие сульфаты поглощаются растениями из почвенных растворов - так продолжается круговорот. Круговорот серы является ключевым при продуцировании и разложении (Ю. Одум, 1986).

Однако круговорот серы может быть нарушен вмешательством человека: сернистый газ (SO_2), являющийся продуктом сжигания топлива, нарушает процессы фотосинтеза и приводит к гибели растительности. Из сказанного

ясно, что биогеохимические циклы легко нарушаются человеком и становятся ациклическими. Охрана природных ресурсов должна быть, в частности, направлена на то, чтобы циклические биогеохимические процессы не превратить в ациклические.

Вопросы к теме:

1. История появления термина «биосфера»
2. Определение термина «биосфера»
3. Состав биосферы
4. Границы биосферы
5. Функции живого вещества в биосфере по В.И. Вернадскому
6. Большой и малый круговороты веществ в биосфере
7. Значение круговоротов веществ для биосферы
8. Особенности круговорота воды
9. Особенности круговорота углерода в биосфере
10. Особенности круговорота кислорода в биосфере
11. Особенности круговорота азота в биосфере
12. Особенности круговорота фосфора в биосфере
13. Особенности круговорота серы в биосфере
14. Нарушения круговоротов веществ человеком и глобальные последствия этого

II Лабораторный практикум

Раздел 1. Демэкология

Тема 1. Понятие об экологии популяций и сообществ. Основные свойства популяций

Цель: изучить основные свойства популяций: структуру, динамику, биотический потенциал; ознакомиться с методами обработки и анализа результатов натурных наблюдений.

Содержание работы и методические рекомендации:

Основные понятия и количественные закономерности:

При проведении любых количественных исследований важно с большой степенью точности дать оценку численности организмов.

Численность популяции - общее количество особей, составляющих данную популяцию в определённый момент времени. Минимальное количество особей, при котором популяция не исчезает по экологическим и генетическим причинам определяет нижний предел выживания. В целом, в современных условиях устойчивая популяция насчитывает несколько тысяч особей, хотя для различных видов нижний предел выживания разный.

Если позволяют условия местообитания и образ жизни организмов применяются методы прямого учёта. На первом этапе исследований, как правило, с помощью аэрофотосъёмки, определяются границы и площадь ареала. Внутри ареала выделяют квадраты равной площади и на каждом из них подсчитывают число особей (X_i) по половым и возрастным категориям - т.е. делается выборка (n).

Плотность популяции ($\bar{X}$)- это количество особей или биомассы на единицу площади либо объёма - определяется как среднее арифметическое из всех выборок (n):

$$\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n} \quad (1)$$

где $\bar{X}$ - плотность популяции, X_i - число особей в выборке, n - число выборок.

Общая численность организмов (N) в популяции определяется как произведение плотности популяции на площадь ареала:

$$N = \bar{X} \cdot S \quad (2)$$

где N - численность популяции, S - площадь ареала.

Пространственное распределение популяции внутри ареала носит вероятностный характер и отражает реакции организмов на различные экологические факторы: доступность пищевых ресурсов и физические условия или на присутствие конкурентов, и поэтому является важной характеристикой популяции, необходимой для прогноза её численности. Выделяют три основных типа распределения организмов в пределах территории, занятой одной популяцией:

Равномерное распределение в природе чаще всего связано с острой конкуренцией между разными особями. Такой тип распределения отмечают у хищных животных и рыб с их территориальным инстинктом и сугубо индивидуальным характером.

Случайное (диффузное) распределение имеет место в однородной среде или среде, где интенсивность и направление действия различных экологических факторов изменяются не закономерно, а случайно. Так на первых порах расселяется тля на поле. По мере роста популяции распределение приобретает групповой характер.

Групповое (мозаичное) распределение встречается наиболее часто. Так, в сосновом лесу деревья вначале расселяются группами, а в дальнейшем их размещение становится равномерным. Групповое распределение обеспечивает более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям по сравнению с отдельной особью. Внутри популяций животных группировки носят разные названия - прайды, гаремы, стаи, колонии и так далее.

Характер пространственного распределения оценивается по величине дисперсии, характеризующей отклонение значений относительно среднего значения:

$$\sigma^2 = \frac{\sum (\bar{X} - X_i)^2}{n-1} ; \quad (3)$$

где σ^2 - дисперсия.

Если дисперсия $\sigma^2=0$, распределение считают равномерным; при

$0 < \sigma^2 \leq \bar{n}$ – распределение случайное; если $\sigma^2 > \bar{n}$ – распределение групповое (скупенное).

Плотность и численность популяции зависят от величин рождаемости и смертности особей.

Рождаемость - способность популяции к увеличению численности. Различают рождаемость абсолютную (B) – число новых особей за единицу времени и удельную (b от англ. birth – «рождение») – коэффициент рождаемости - число новых (родившихся) особей на одну особь в единицу времени:

$$B = \frac{B_N}{\Delta\tau}; \quad b = \frac{B}{N}; \quad (4)$$

где B_N -число актов рождений в популяции за весь период наблюдений $\Delta\tau$, B - рождаемость в единицу времени, b- удельная рождаемость.

Смертность определяют количеством особей, погибших за определённый период времени. Смертность подвержена более резким колебаниям, чем рождаемость и играет главную роль в регулировании численности популяций. Абсолютная смертность (D)– это число особей, погибших в единицу времени, удельная смертность (d от англ. death – «гибель») – коэффициент смертности - отношение абсолютной смертности к численности популяции:

$$D = \frac{D_N}{\Delta\tau}; \quad d = \frac{D}{N}; \quad (5)$$

где D_N - число актов гибели за весь период наблюдений ($\Delta\tau$); D- смертность в единицу времени; d- удельная смертность.

Динамика численности напрямую связана с возрастной структурой популяции. По отношению к популяции выделяют три экологических возраста: до-репродуктивный, репродуктивный, и пострепродуктивный. В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны приносить потомство. Такая возрастная структура свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях преобладают интенсивно размножаю-

щиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, 1:1. При благоприятных условиях в популяции имеются все возрастные группы, и поддерживается сравнительно стабильный уровень численности, значительную долю которой составляют молодые половозрелые особи. Возрастная структура популяции определяется на основании данных наблюдений по выборкам (n):

$$N = \left(\frac{\sum X_i}{n} \right) \cdot S ; (6)$$

где N - общая численность данной возрастной группы; n_i - число особей этой возрастной группы в выборке. Возрастная структура популяции, как правило, представляется в виде диаграмм, в которых площадь каждого прямоугольника соотносится с числом особей других возрастных групп в одном и том же масштабе.

Смертность в разных возрастных группах неодинакова и зависит от вида популяции. Изменения, происходящие в популяции (виде) по мере взросления и старения особей изображают в виде кривых выживаемости (рис. 1):

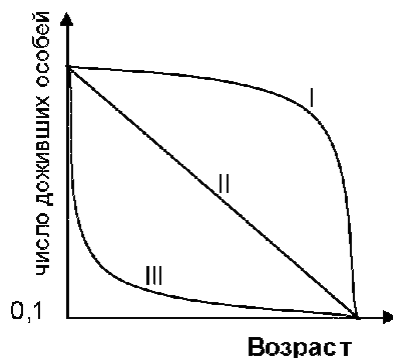


Рис.1. Основные типы кривых выживаемости:

I – смертность слабо зависит от внешних факторов (популяции крупных животных и человека в благоприятных условиях);

II – равномерная смертность во всех возрастных группах (потомство ведёт самостоятельный образ жизни);

III – высокая смертность в ранние периоды жизни.

Биотический потенциал популяций можно описать с помощью простых уравнений - модель Мальтуса. Построение этой модели основано на нескольких допущениях:

- не учитываются физиологические и биохимические процессы в популяции;
- рассматриваются только процессы рождения и естественной гибели, скорости которых пропорциональны численности особей в данный момент времени;
- рассматривается одна популяция, без учета взаимодействия с другими популяциями.

Так, в популяции с исходной численностью N_0 особей, за промежуток времени $\Delta\tau$ появляется ΔN новых особей. Если число вновь появившихся особей прямо пропорционально N_0 и $\Delta\tau$, то имеем уравнение:

$$\Delta N = r \cdot \Delta\tau \cdot N_0 \text{ или } \frac{\Delta N}{\Delta\tau} = r \cdot N_0, (7)$$

где r — биотический потенциал популяции или удельная скорость роста численности. Удельная скорость роста численности (прирост популяции) рассчитывается как разница между удельной рождаемостью и удельной смертностью:

$$r = b - d, (8)$$

где b - удельная рождаемость, d - удельная смертность (4,5).

В дифференциальной форме уравнение роста: $\frac{dN}{d\tau} = r \cdot N$,

а решением этого уравнения (интегральной формой) — является функция

$$N(\tau) = N_0 \cdot e^{r\tau}, (9)$$

где e - основание натурального логарифма. В случае, когда рождаемость меньше смертности процесс изменения численности называется экспоненциальным затуханием.

Задание: используя данные натурных наблюдений (табл.1), опишите популяцию живых организмов по плану:

1. Определите среднюю численность популяции.
2. Выявите характер распределения популяции по основной территории.
3. Установите возрастную структуру популяции; постройте диаграмму.
4. Постройте графическую модель биотического потенциала популяции.
5. Определите время $T_{0,5}$, когда численность особей изменится в два раза по сравнению с первоначальной и сравните с расчётной величиной $T_{0,5} = \ln^2/r$
6. Сделайте вывод о степени благоприятности условий существования популяции и дайте прогноз её развития.

Пример выполнения задания

№ вар.	Вид организмов	Численность в выборках, ед/км ²										Рождаемость В, ед/год	Смертность D, ед/год	Площадь ареала S, км ²
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
	Японский журавль													
	птенцов	4	5	4	1	9	4	4	4	1	3	25	10	20
	взрослых	6	2	6	3	6	6	8	1	0	2			
	пострепр.	0	5	0	1	5	0	0	0	6	4			
									1	2				

1. Для нахождения численности, рассчитаем среднюю плотность популяции (1):

$$\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n} = \frac{10+12+10+5+20+10+12+15+18+9}{10} = 12,1 (\text{ед/км}^2)$$

2. Рассчитаем численность популяции (2):

$$N_s = \bar{X} \cdot S = 12,1 \cdot 20 = 242 (\text{особей})$$

3. Определим характер распределения популяции по основной территории. Для этого рассчитаем дисперсию (3):

$$\sigma^2 = \frac{\sum(\bar{X} - X_i)^2}{n-1} = \frac{180,3}{9} = 20,03.$$

Сравним значения дисперсии σ^2 и плотности популяции $\bar{X}$:

$20,03 > 12,1$; следовательно, распределение по территории групповое (стаями).

Определим возрастную структуру популяции. Для этого рассчитаем численность птенцов (N_p), взрослых (N_r) и особей пострепродуктивного возраста (N_{hr}) (6):

$$N_p = \left(\frac{48}{10}\right) \cdot 20 = 96 (\text{особей}) \quad N_r = \left(\frac{55}{10}\right) \cdot 20 = 110 (\text{особей}) \quad N_{hr} = \left(\frac{18}{10}\right) \cdot 20 = 36 (\text{особей})$$

Построим диаграмму возрастной структуры популяции (рис.2)

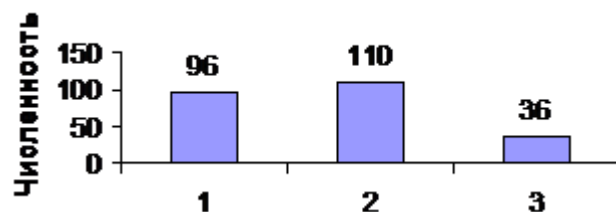


Рис. 2. Возрастная структура популяции

Построим модель биотического потенциала популяции, для этого

рассчитаем удельную рождаемость в популяции (4): $b = \frac{B}{N} = \frac{55}{242} = 0,23$;

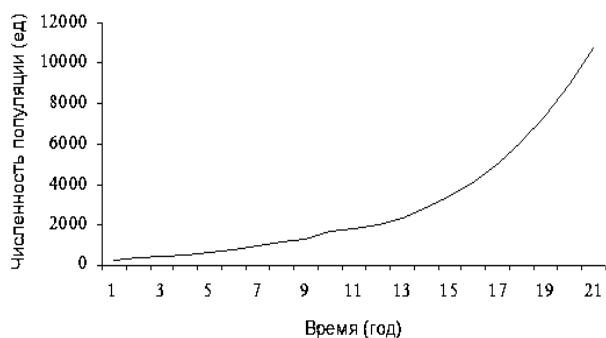
удельную смертность (5): $d = \frac{D}{N} = \frac{10}{242} = 0,04$;

определим биотический потенциал (8): $r = b - d = 0,23 - 0,04 = 0,19$

Используя уравнение роста биотического потенциала (9): $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$, рассчитаем 10 – 12 значений N_t , выбрав соответствующие временные интервалы и составим таблицу:

Таблица результатов расчета N_t

t , год	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21
$N_t \cdot 10^{-3}$	1,1	1,2	1,4	1,6	1,8	1,9	2,0	4,0	6,0	9,0	11,0



Построим график с помощью ПК (рис. 3).

Вывод: положительный биотический потенциал и равномерная возрастная структура свидетельствуют об устойчивости популяции в данных условиях обитания. При отсутствии лимитирующих факторов и взаимодействия с другими популяциями численность этого вида живых организмов способна увеличиться за 20 лет с 242 до почти 11000 особей.

Таблица 1. Примеры индивидуальных заданий

№ вар.	Вид организмов	Численность в выборках, ед/км ²										Рождаемость В, ед/год	Смертность D, ед/год	Площадь ареала S, км ²
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
1.	Воробей домашний птенцов взрослых пострепр.	7 8 0	0 2 0	15 8 2	6 8 1	0 12 0	7 8 0	10 6 0	12 8 0	0 6 4	8 8 1	162, 5	132	5
2.	Воробей лесной птенцов взрослых пострепр.	5 4 1	0 0 2	0 8 0	6 8 1	6 6 2	7 8 1	10 6 2	2 2 6	0 1 1	5 3 3	118, 3	110	3,2
3.	Сорока птенцов	4	0	2	3	6	1	1	4	1	6	126	108	

[illegible]

[illegible]

	детёнышей	6	0	8	16	0	2	0	3	8	0	166	112	
	взрослых	12	0	21	22	0	4	0	7	14	8			0
	пострепрод.	2	1	5	4	0	0	0	2	5	1			*
														1
														0
														2

Вопросы к теме:

1. Организм.
2. Вид.
3. Популяция.
4. Экосистема.
5. Понятие популяции с точки зрения генетики.
6. Понятие популяции с точки зрения экологии.

Тема 2. Статические и динамические характеристики популяции. Модель изменения численности популяций с учетом

внутривидовой конкуренции (модель Ферхюльста)

Цель работы: изучить зависимость численности популяций от пищевых и пространственных ресурсов, расширить представление о математических моделях в экологии.

Содержание работы и методические рекомендации:

Модель динамики численности популяции при ограниченных ресурсах предложил в 1845(1838?) г. французский математик П.Ф. Ферхюльст. Построение этой математической модели основано на следующих допущениях:

- Рост популяции ограничен количеством пищевых ресурсов и доступным пространством, пригодным для местообитания – то есть биологической ёмкостью среды.
- Скорости процессов размножения, естественной гибели и гибели в результате конкурентных конфликтов пропорциональны численности особей в данный момент времени.

- Физиологические и биохимические процессы не учитываются. Учитывается внутривидовая конкуренция за место обитания, за пищевые ресурсы, которая тем интенсивнее, чем выше плотность популяции.

Популяция не взаимодействует с другими популяциями. Кривая, описывающая замедление роста, определяемого биологической ёмкостью среды называется логистической кривой.

Введём обозначения:

$N(\tau)$ – численность популяции в момент τ ;

$N_{\min}$ – минимальная численность которая обеспечивает воспроизводство.

Будем считать, что средняя удельная рождаемость выражается положительной постоянной b , не зависящей от времени и размера популяции, а средняя удельная смертность в результате естественных причин выражается коэффициентом d , также не зависящим от времени и плотности популяции.

По мере увеличения плотности популяции возрастает число конкурентных конфликтов со смертельным исходом, вероятность которых определяется величиной $-\delta N^2$, где δ – коэффициент гибели за счёт конкурентных конфликтов.

Составим уравнение динамики численности популяции:

$$\frac{dN}{d\tau} = (b - d - \delta N) \cdot N = rN - \delta N^2 ; (1)$$

где r – биотический потенциал популяции ($r = b - d$).

Решаем нелинейное дифференциальное уравнение (2):

$$\int_{N_0}^N \frac{dN}{dt} = \int_0^t (rN - \delta N^2) dt \Rightarrow \ln \frac{N}{N_0} - \ln \frac{rN - \delta N}{r - \delta N_0} = rt$$

Отсюда, уравнение изменения численности в интегральной форме:

$$N(t) = \frac{N_0 r}{(r - \delta N_0) \cdot e^{-rt} + \delta N_0}, \text{ при } t \rightarrow \infty \quad N \rightarrow N_{\max} = \frac{r}{\delta} \quad (3)$$

Поскольку численность популяции в естественных условиях никогда не остаётся постоянной, а испытывает колебания вблизи максимального значения, характеристической величиной процесса принято считать $T_{0,9}$ – момент времени, когда численность популяции составляет 90% от стационар-

ной (максимальной). Координаты точки перегиба графика $N(t)$ - T_k и N_k (4)- это критический момент развития, когда начинает проявляться межвидовая конкуренция:

$$N_k = \frac{r}{2\delta}. \quad (4)$$

Если известно наибольшее число особей при данной биологической ёмкости среды (K или $N_{\max}$), уравнение для построения модели приобретает вид:

$$N_t = (b-d)N_0 \left(\frac{K-N_0}{K} \right) + N_0 \quad (5).$$

Задание:

1. Используя данные своего варианта построить логистическую модель изменения численности популяции.

2. Интерпретировать модель, описав динамику популяции по следующим параметрам: $N_{\max}$ - численность популяции в стационарном состоянии; $T_{0,9}$ - характеристическое время, когда численность популяции достигает 90% от $N(\max)$; $N_{\text{крит.}}$ и $T_{\text{крит.}}$ - критическая численность и время, когда в популяции начинает проявляться внутривидовая конкуренция;

3. Сделать прогноз развития популяции.

Пример выполнения задания

Исходные данные:

№ варианта - 1

Вид животных - кролик

$N_{\min}$ - 8

b , ед/год - 4

d , ед/год - 0,5

δ , ед/год - 0,005

Рассчитаем биотический потенциал популяции: $r = 4 - 0,5 = 3,5$

Используем уравнение изменения численности (3), рассчитаем с помощью ПК или калькулятора $N(\tau)$ для заданных параметров согласно варианту и построим график изменения численности (рис.2):

$$N(\tau) = \frac{N_0 r}{(r - \delta N_0) \cdot e^{-r\tau} + \delta N_0} = \frac{8 \cdot 3.5}{(3.5 - 0.005 \cdot 8) \cdot 2.7^{-3.5\tau} + 0.005 \cdot 8}$$

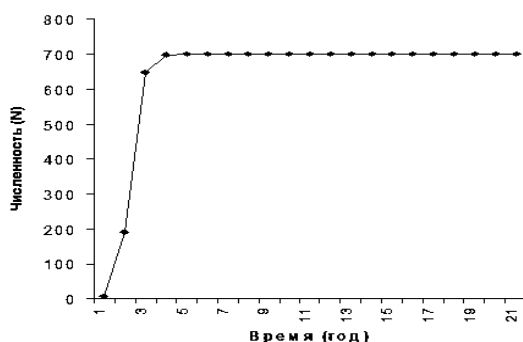


Рис.1. Изменение численности

Оценим характеристические величины процесса (3,4):

$$N_{\max} = 3.5/0.005 = 700 \text{ особей}$$

$$N_{\text{крит}} \approx 1/2 N_{\max} = 700/2 = 350 \text{ особей}$$

$$T_{0.9} \approx 3,5 \text{ года (по графику)}$$

$$T_{\text{крит}} \approx 3 \text{ года.}$$

Вывод:

Популяция кроликов обладает положительным биотическим потенциалом и способна увеличить свою численность в данных условиях до 700 особей за 4,5 года. Первые 3 года популяция находится в состоянии активного (экспоненциального) роста и по достижении численности в 350 особей основным фактором регуляции численности будет являться внутривидовая конкуренция за пищевые и пространственные ресурсы.

Варианты индивидуальных заданий

Вар.	Вид животных	N min	b, ед/год	d, ед/год	δ , ед/год
1	Кролик	10	3	0,3	0,005
2	Дятел	18	1,5	0,2	0,003
3	Косуля	12	0,5	0,05	0,007
4	Ёж амурский	10	3	0,3	0,002
5	Лось	25	0,4	0,04	0,001
6	Амурский тигр	45	0,2	0,08	0,002

7	Иволга	20	1	0,6	0,001
8	Стерх	25	1,2	0,3	0,001
9	Голубая сорока	15	1,5	0,3	0,001
10	Дальневосточный леопард	30	0,3	0,07	0,001
11	Рысь	30	0,3	0,1	0,002
12	Кабан	45	1,2	0,1	0,001
13	Изюбр	12	0,5	0,3	0,008
14	Утка мандаринка	23	1,2	0,4	0,001
15	Серая цапля	15	1,1	0,2	0,001
16	Волк	2,0	2,0	0,5	0,001

Вопросы к теме:

1. Статические характеристики популяции: общая численность, плотность, структура (размерная, возрастная, половая).
2. Связь между размерами организмов и плотностью популяции.
3. Популяция в пространстве: случайное, агрегированное (пятнистое) и регулярное размещение особей.
4. Территориальное поведение.
5. Соотношение затрат на охрану территории и получаемых при этом выгод.
6. Динамические характеристики популяции: скорость роста численности, рождаемость, смертность, интенсивность иммиграции и эмиграции.
7. Динамика популяции как баланс протекающих в ней процессов.
8. Распределение смертности по возрастам.
9. Когортные (динамические) и статические таблицы выживания (дожития): способы их построения.
10. Расчет ожидаемой продолжительности дальнейшей жизни для разных возрастов.
11. Основные типы кривых выживания организмов.
12. Демографические таблицы, учитывающие интенсивность размножения.

жения.

13. Определение коэффициента воспроизводства.
14. Время генерации и способы его оценки.
15. Экспоненциальный рост популяции.
16. Скорость экспоненциального роста: её зависимость от характеристик организма (размера и др.), обеспеченности ресурсами и условий среды.
17. Стабильное возрастное распределение.
18. Расчет скорости экспоненциального роста по демографическим таблицам.
19. Репродуктивная структура популяции.
20. Разные типы возрастной структуры популяций и их связь с динамикой численности.
21. Динамика биомассы популяции.
22. Проблема динамики численности популяций.
23. Логистическая модель регуляции роста численности: предпосылки и следствия.
24. Эффект запаздывания и автоколебания численности.
25. Воспроизведение автоколебательного режима в лабораторных экспериментах.
26. Факторы зависимые и независимые от плотности.
27. Минимальный размер популяции, необходимый для её благополучного существования.

Тема 3. Взаимодействия популяций. Компьютерное моделирование в экологии

Цель работы: изучение и построение моделей конкуренции и взаимоотношений «хищник-жертва».

Содержание работы и методические рекомендации

Внутривидовая конкуренция в популяции с дискретным размножением. Для популяций с дискретным размножением (некоторые виды растений, насекомых и т.д.) поколения четко разнесены во времени и особи раз-

ных поколений не сосуществуют. Численность такой популяции можно характеризовать числом N_t и считать t величиной дискретной — номером популяции.

Одна из моделей межвидовой конкуренции в этом случае выражается уравнением

$$N_{t+1} = \frac{N_t \cdot R}{1 + (a \cdot N_t)^b} \quad (1)$$

Здесь R - скорость воспроизводства популяции в отсутствии внутривидовой конкуренции (математически это соответствует случаю $a = 0$). Тогда уравнение определяет просто изменение численности популяции по закону геометрической прогрессии: $N_t = N_0 \cdot R^t$, где N_0 - начальная численность популяции.

Знаменатель в уравнении отражает наличие конкуренции, делающей скорость роста тем меньше, чем больше численность популяции; a и b — параметры модели.

Исходные параметры модели:

- R - скорость воспроизводства;
- N_0 - начальная численность популяции;
- a - параметр, характеризующий интенсивность внутривидовой конкуренции.

Характерная черта эволюции при $b=1$ - выход численности популяции на стационарное значение при любых значениях других параметров. Однако, в природе так бывает не всегда, и более общая модель при $b \neq 1$ отражает другие, более сложные, но реально существующие, виды эволюции. Этих видов модель описывает четыре:

- 1) монотонное установление стационарной численности популяции;
- 2) колебательное установление стационарной численности популяции;
- 3) устойчивые предельные циклы изменения численности популяции;
- 4) случайные изменения численности популяции без наличия явных закономерностей (динамический хаос).

Внутривидовая конкуренция в популяции с непрерывным размножением. Математическая модель в данном случае строится на основе дифференциальных уравнений. Наиболее известна так называемая логистическая модель:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (2)$$

Исходные параметры модели:

- r - скорость роста численности популяции в отсутствие конкуренции;
- K - предельное значение численности популяции, при котором скорость роста становится равной нулю;
- N_0 - начальная численность популяции.

Межвидовая конкуренция. В этом случае исследуется конкуренция популяций, потребляющих общий ресурс. Пусть N_1 и N_2 - численности конкурирующих популяций. Модель (называемая также моделью Лотки-Вольтерры) выражается уравнениями

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \cdot \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} \cdot N_2}{K_1}, \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \cdot \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} \cdot N_1}{K_2} \end{cases} \quad (3)$$

Содержательный смысл параметров можно понять из сравнения с предыдущей моделью. Дополнительные параметры α_{12} и α_{21} отражают интенсивность межвидовой конкуренции.

Главный вопрос, который интересует исследователя межвидовой конкуренции - при каких условиях увеличивается или уменьшается численность каждого вида? Данная модель предсказывает следующие режимы эволюции взаимодействующих популяций: устойчивое сосуществование или полное вытеснение одной из них.

Система «хищник-жертва». В этой системе ситуация значительно от-

личается от предыдущей. В частности, если в случае конкурирующих популяций исчезновение одной означает выигрыш для другой (дополнительные ресурсы), то исчезновение «жертвы» влечет за собой и исчезновение «хищника», для которого в простейшей модели «жертва» является единственным кормом.

Обозначим через C численность популяции хищника и через N - популяции жертвы. Одна из известных моделей выражается следующими уравнениями:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = r \cdot N - a \cdot C \cdot N, \\ \frac{dC}{dt} = f \cdot a \cdot C \cdot N - q \cdot C \end{cases} \quad (4)$$

В первое уравнение заложен следующий смысл. В отсутствии хищников (т.е. при $C=0$) численность жертв растет экспоненциально со скоростью r , т.к. модель не учитывает внутривидовой конкуренции. Скорость роста числа жертв (т.е. $\frac{dN}{dt}$) уменьшается тем больше, чем чаще происходят встречи представителей видов; a - коэффициент эффективности поиска.

Второе уравнение говорит о следующем. В отсутствии жертв численность хищников экспоненциально убывает со скоростью q ; положительное слагаемое в правой части уравнения компенсирует эту убыль; f - коэффициент эффективности перехода пищи в потомство хищников.

Рекомендации к выполнению работы:

1. При проведении расчетов необходим контроль точности результатов и устойчивости применяемого численного метода. Для этого достаточно ограничиться эмпирическими приемами (например, сопоставлением решений, полученных с несколькими разными шагами по времени).

2. Целесообразно применять для моделирования стандартные методы интегрирования систем дифференциальных уравнений, описанные в матема-

тической литературе. Простейшие методы (метод Эйлера) часто бывают неустойчивы и их применение ведет к лишнему расходу времени.

3. Результаты моделирования следует выводить на экран компьютера в следующих видах: таблицы зависимостей численности популяций от времени, графики этих зависимостей. Уместны звуковые сигналы (одни - в критические моменты для моделируемого процесса, другие - через некоторый фиксированный отрезок пройденного пути и т.д.).

4. При выводе результатов в табличном виде следует учитывать, что соответствующий шаг по времени не имеет практически ничего общего с шагом интегрирования и определяется удобством и достаточной полнотой для восприятия результатов на экране. Экран, сплошь забитый числами, не поддается восприятию. Выводимые числа следует разумным образом форматировать, чтобы незначащие цифры практически отсутствовали.

5. При выводе результатов в графической форме графики должны быть построены так, как это принято в математической литературе (с указанием того, какие величины отложены по осям, масштабами и т.д.).

6. Поскольку таблицы и графики на одном экране обычно не помещаются, удобно сделать меню, в котором пользователь выбирает желаемый в настоящий момент вид представления результатов.

Задания к лабораторной работе

1. Выписать математическую модель, определить состав набора входных параметров и их конкретные числовые значения.

2. Спроектировать пользовательский интерфейс программы моделирования, обращая особое внимание на формы представления результатов.

3. Выбрать метод интегрирования дифференциальных уравнений модели, найти в библиотеке стандартных программ или разработать самостоятельно программу интегрирования с заданной точностью.

4. Произвести отладку и тестирование полной программы.

5. Выполнить конкретное задание из своего варианта работы.

6. Качественно проанализировать результаты моделирования.

7. Создать текстовый отчет по лабораторной работе, включающий:

- * титульный лист (название работы, исполнитель, группа и т.д.);
- * постановку задачи и описание модели;
- * результаты тестирования программы;
- * результаты, полученные в ходе выполнения задания (в различных формах);
- * качественный анализ результатов.

Варианты

Вариант 1.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $b = 1$, $R = 1$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра a в диапазоне $0,1 \leq a \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения a ?

Вариант 2.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $b = 1$, $R = 4$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра a в диапазоне $0,1 \leq a \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения a ?

Вариант 3.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $b = 4$, $R = 1$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра a в диапазоне $0,1 \leq a \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения a ?

Вариант 4.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $a = 1$, $R = 1$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра b в диапазоне $0,1 \leq b \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения b ?

Вариант 5.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $a = 1$, $R = 4$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра b в диапазоне $0,1 \leq b \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения b ?

Вариант 6.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $a = 3$, $R = 1$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра b в диапазоне $0,1 \leq b \leq 10$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения b ?

Вариант 7.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $a = 3$, $b = 1$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра R в диапазоне $1 \leq R \leq 4$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения R ?

Вариант 8.

Изучить характер эволюции популяции, описываемый моделью (7.31), при значениях параметров $a = 3$, $b = 4$, $N_0 = 100$ в зависимости от значения параметра R в диапазоне $1 \leq R \leq 4$.

Есть ли качественные различия в характере эволюции в зависимости от значения R ?

Вариант 9.

Реализовать модель (7.31) при следующих наборах значений параметров:

- 1) $N_0 = 100$, $a = 1$, $R = 2$, $b = 1$;

- 2) $N_0 = 100, a = 1, R=2, b = 4$;
- 3) $N_0 = 100, a = 1, R=4, b = 3.5$;
- 4) $N_0 = 100, a = 1, R=4, b = 4.5$

и изучить вид соответствующих режимов эволюции.

Вариант 10.

Для модели (7.31) в фазовой плоскости (b, R) найти границы зон, разделяющих режимы монотонного и колебательного установления стационарной численности популяции изучаемой системы.

Вариант 11.

Для модели (7.31) в фазовой плоскости (b, R) найти границы зон, разделяющих режим колебательного установления стационарной численности популяции изучаемой системы и режим устойчивых предельных циклов.

Вариант 12.

Реализовать моделирование межвидовой конкуренции по формулам (7.33) при значениях параметров $r_1=2, r_2=2, K_1=200, K_2=200, \alpha_{12} = 0,5, \alpha_{21} = 0,5$. Проанализировать зависимость судьбы популяций от соотношения значений их начальной численности N_1^0, N_2^0 .

Вариант 13.

Реализовать моделирование межвидовой конкуренции по формулам (7.33) при значениях параметров $r_1=2, r_2=2, K_1=200, K_2=200, N_1^0 = 100, N_2^0 = 100$. Проанализировать зависимость судьбы популяций от соотношения значений коэффициентов конкуренции α_{12} и α_{21} .

Вариант 14.

Построить в фазовой плоскости $(N_1^{(0)}, N_2^{(0)})$ границы зон, разделяющих какие-либо два режима эволюции конкурирующих популяций (в соответствии с моделью (7.33)). Остальные параметры модели выбрать произвольно. Учесть при этом, что режим устойчивого сосуществования популяций может в принципе реализоваться только при $\alpha_{12} \cdot \alpha_{21} < 1$.

Вариант 15.

Провести моделирование динамики численности популяций в системе

«хищник-жертва» (модель (7.34)) при значениях параметров $r = 5$, $a = 0,1$, $q = 2$, $f = 0,6$. Проанализировать зависимость исхода эволюции от соотношения значений параметров N_0 и C_0 .

Вариант 16.

Провести моделирование динамики численности популяций в системе «хищник-жертва» (модель (7.34)) при значениях параметров $r = 5$, $a = 0,1$, $q = 2$, $N_0 = 100$, $C_0 = 6$. Проанализировать зависимость результатов моделирования от значения параметра f в диапазоне $0,1 \leq f \leq 2$.

Вариант 17.

Провести моделирование динамики численности популяций в системе «хищник-жертва» (модель (7.34)) при значениях параметров $r = 5$, $a = 0,1$, $f = 2$, $N_0 = 100$, $C_0 = 6$. Проанализировать зависимость результатов моделирования от значения параметра q в диапазоне $0,1 \leq q \leq 2$.

Вариант 18.

Провести моделирование динамики численности популяций в системе «хищник-жертва» (модель (7.34)) при значениях параметров $a = 0,1$, $f = 2$, $q = 2$, $N_0 = 100$, $C_0 = 6$. Проанализировать зависимость результатов моделирования от значения параметра r в диапазоне $0,1 \leq r \leq 2$.

Вариант 19.

Провести моделирование динамики численности популяций в системе «хищник-жертва» (модель (7.34)) при значениях параметров $r = 5$, $q = 2$, $f = 2$, $N_0 = 100$, $C_0 = 6$. Проанализировать зависимость результатов моделирования от значения параметра a в диапазоне $0,1 \leq a \leq 2$.

Вариант 20.

Модель (7.34) предсказывает сопряженные колебания численности жертв и хищников. Исследовать зависимость запаздывания амплитуд колебаний численности хищников от амплитуд колебаний численности жертв в зависимости от значений параметра a . Значения остальных параметров фиксировать по усмотрению.

Вариант 21.

Модель (7.34) предсказывает сопряженные колебания численности жертв и хищников. Исследовать зависимость запаздывания амплитуд колебаний численности хищников от амплитуд колебаний численности жертв в зависимости от значений параметра q . Значения остальных параметров фиксировать по усмотрению.

Вариант 22.

Модель (7.34) предсказывает сопряженные колебания численности жертв и хищников. Исследовать зависимость запаздывания амплитуд колебаний численности хищников от амплитуд колебаний численности жертв в зависимости от значений параметра f . Значения остальных параметров фиксировать по усмотрению.

Вариант 23.

Модель (7.34) предсказывает сопряженные колебания численности жертв и хищников. Исследовать зависимость запаздывания амплитуд колебаний численности хищников от амплитуд колебаний численности жертв в зависимости от значений параметра r . Значения остальных параметров фиксировать по усмотрению.

Вариант 24.

Модель (7.34) предсказывает сопряженные колебания численности жертв и хищников. Исследовать зависимость запаздывания амплитуд колебаний численности хищников от амплитуд колебаний численности жертв в зависимости от соотношения значений начальных численностей популяций N_0 и C_0 . Значения остальных параметров фиксировать по усмотрению.

Вопросы к теме:

1. Отношения "ресурс - потребитель" (хищник - жертва).
2. Функциональная реакция потребителя на увеличение количества ресурса (числа жертв).
3. Численная реакция потребителя на возрастание количества ресурса.
4. "Пороговая концентрация" ресурса - минимальное содержание ресурса, допускающее поддержание стационарной (постоянной) численности.

5. Изоклина "нулевого прироста" популяции в пространстве двух ресурсов (взаимозаменяемых и незаменимых).

6. Колебания "хищник - жертва".

7. Модель Лотки - Вольтерры.

8. Попытки создания экспериментальных систем "хищник - жертва".

9. Роль миграции хищника и жертвы в поддержании их сосуществования.

10. Взаимоотношения «хищник – жертва» в природе.

11. Коэволюция хищника и жертвы.

12. "Цена" защиты от хищников.

13. Пищедобывательное поведение хищников (потребителей).

14. Оптимальная стратегия выбора жертв.

15. Особые виды "хищничества".

16. Взаимодействия растительноядных животных и растений.

17. Механизмы защиты высших наземных растений от выедания фитофагами и "цена" этой защиты.

18. Паразитизм.

19. Конкуренция.

20. Эксплуатация и интерференция.

21. Соотношение внутривидовой и межвидовой конкуренции.

22. Теоретический подход к изучению конкуренции.

23. Модель Вольтерры - Лотки - Гаузе и ее ограничения.

24. Лабораторные опыты по конкуренции.

25. Модели взаимодействия видов через потребление общих ресурсов.

26. "Пороговая концентрация" ресурса и конкурентное преимущество.

27. Конкуренция за два ресурса: графическая модель Д.Тилмана.

28. Принцип конкурентного исключения (закон Гаузе) и его современная трактовка.

29. Связь между числом устойчиво сосуществующих видов и числом плотностно-зависимых факторов.

- 30. Сосуществование конкурирующих видов.
- 31. Степень допустимого перекрывания экологических ниш.
- 32. Мутуализм.
- 33. Примеры мутуализма среди животных, а также животных с растениями.
- 34. Опылители.
- 35. Микориза - мутуализм высших растений и грибов.
- 36. Лишайники

Раздел 2. Синэкология

Тема 4. Потoki вещества и энергии в экосистемах.

Оценка

состояния популяций промысловых рыб и других гидробионтов водных биоценозов

Цель работы: познакомиться с методами оценки популяций промысловых гидробионтов

Содержание работы и методические рекомендации

Промысел направлен на эксплуатацию продукционных свойств некоторой популяции рыбы. Поэтому для организации рационального рыболовства необходимо оценить основные популяционные характеристики и выяснить, каким образом на них влияет рыболовство. Главный фактор, определяющий динамику популяции – промысел.

Параметры – это некоторые показатели (или константы), которые описывают исследуемую популяцию. Популяционные параметры подразделяются на две группы – статические и динамические. Статические параметры популяции характеризуют состояние популяции в некоторый момент времени. Их можно «увидеть», измерить, определить: величина популяции (численность – BN ; биомасса – BW); состав популяции: качественный (размер рыбы, возраст, пол, стадия зрелости) и количественный (численность или биомасса отдельных 1 групп популяции); структура популяции (соотношение численностей или биомасс особей, сгруппированных по определенному признаку).

Динамические параметры популяции. Сами по себе статистические параметры не остаются постоянными, а изменяются во времени. Скорость этих изменений описывает вторая группа параметров, которые называются динамическими.

Динамические параметры изменяются в единицах скорости. Это четыре параметра, используемые в уравнении Рассела:

- 1) рождаемость R (пополнение) – скорость появления новых особей в популяции;
- 2) смертность M – скорость уменьшения численности популяции во времени;
- 3) рост G – скорость увеличения (или уменьшения) массы особей во времени;
- 4) вылов F – скорость уменьшения численности популяции под воздействием промысла.

Динамические параметры этой группы используют для составления дифференциальных уравнений, где они отражают скорость того или иного процесса. Например, в уравнение Баранова смертность $Z = M + F$ есть скорость уменьшения численности рыб.

Динамические параметры, выражаемые как эффект динамического процесса, происходящего в течение определенного периода времени (сутки, месяц, год):

- 1) продукция P – суммарный прирост массы всех особей популяции за определенный промежуток времени;
- 2) улов Y_N, Y_W – суммарная численности или масса особей, изъятых промыслом из популяции за определенный промежуток времени.

Динамические параметры этой группы выражаются через интегрированные выражения, которые описывают изменения во времени статистических параметров, например, уравнение улова: $Y = \int_{t=0}^{t=1} F N_t dt$

Все статистические параметры определяются в процессе наблюдений (исследований) за популяцией с помощью различных инструментов. Дина-

мические параметры рассчитываются на основании сопоставления значений статистических параметров за два или более наблюдений в различные сроки. Например, для оценки годовой продукции необходимо определить биомассу популяции, по крайней мере, в начале и в конце года.

Промысловая структура популяции Описание популяции, которая подвергается воздействию промысла, т.е. эксплуатируется, существенно отличается от общебиологического. Младшевозрастная часть популяции обеспечивает пополнение ее молодью, но сама непосредственно не участвует в размножении. Молодь обычно обитает в местах, отличных от биотопов, к которым приурочена крупная рыба, и, следовательно, для оценки ее численности необходимы специальные методы исследования и орудия лова. Кроме того, численность молоди подвержена очень резким колебаниям в связи с воздействием различного рода факторов как биотического, так и абиотического характера, поэтому, даже зная численность молоди, трудно установить ее влияние на величину улова. Все это приводит к тому, что исследования младшевозрастной части популяции имеют самостоятельный характер и при анализе рыболовства и его регулировании к рассмотрению не принимается. Другая часть популяции, представленная более крупной рыбой, также неоднородна с точки зрения взаимоотношений с промыслом. В зависимости от селективных свойств, применяемых орудий лова, рыба может либо проходить через ячею отцеживающих орудий, либо улавливаться, если ее размеры для этого достаточны. При использовании объецаивающих орудий старшевозрастная часть популяции разбивается на три группировки: мелкие особи, которые проходят через ячею; особи средних размеров объецаиваются и улавливаются, а крупные особи не могут объецаиваться и избегают поимки.

Таким образом, простая оценка общего запаса рыбы, без знания его возрастной или размерной структуры, еще не может обеспечить правильного понимания взаимодействия популяции и промысла, а также оценку результатов последнего. В общем случае структура популяции может быть описана, исходя из следующих соображений: с момента рождения рыба подвергается

воздействию множества естественных факторов, а в последующем и промысла, в результате чего ее численность постоянно уменьшается. В стабильной популяции, независимо от того, облавливается она или нет, численность каждой более старшей возрастной группы всегда меньше, чем численность более младшей.

Промысловая структура популяции

Общий запас (TSB – Total Stock Biomass, TSN – Total Stock Number) – численность или биомасса популяции в пределах водоема или промыслового района.

Общий запас состоит из особей всех возрастных групп в возрастах от 0 до $t\lambda$: $TSN = \sum_{t=0}^{t=t\lambda} N_t$ $TSB = \sum_{t=0}^{t=t\lambda} N_t W_t$

Предельный возраст $t\lambda$ – предельный возраст жизни рыбы в промысловой стадии. Фактически он может быть принят равным тому возрасту, до которого доживают наиболее зрелые особи вида. Общий запас подразделяется на несколько частей, границы которых определяются возрастом достижения рыбой определенного состояния.

Возраст пополнения t_r – это тот возраст, в котором рыба впервые вступает в промысловое стадо и может быть отловлена. Он определяется биологическими особенностями вида и связан с переходом молоди к образу жизни взрослых рыб. В этом возрасте молодь мигрирует в районы, где обитают взрослые рыбы, переходит на питание, характерное для взрослых рыб (обычно переходит с планктонного на бентосное питание или хищничество), совершает вместе с ними определенные миграции и теоретически может быть отловлена.

Промысловый запас (стадо) (Stock, BN, BW) – часть популяции рыбы, которая присутствует в районе промысла и теоретически может быть отловлена. Промысловый запас ограничен интервалом возрастов t_r и $t\lambda$.

Поклоение (когорта) – рыбы, родившиеся в одном году – одновозрастные особи, возрастная группа.

Пополнение R – рыбы одного поколения, которые, достигнув возраста

t_r , вступают в промысловое стадо, становятся доступны для промысла и теоретически могут быть отловлены. Однако, фактически рыбы изымаются промыслом не сразу с возраста t_r , а несколько позже, тогда, когда в зависимости от селективности орудий лова (обычно шага ячеи) они достигнут таких размеров, что не смогут проходить через ячею.

Возраст вступления в эксплуатацию t_c (возраст первой поимки) – минимальный возраст, начиная с которого рыба оказывается подверженной воздействию промысла и присутствует в уловах. Он определяется морфологическими особенностями вида, характером промысла и селективностью используемых орудий лова. Для различных типов орудий лова возраст первой поимки зависит от следующих характеристик:

- для отцеживающих орудий лова t_c равен возрасту, в котором рыба достигает такой длины, что не может пройти через ячею;
- для объеживающих – t_c равен минимальному возрасту, при котором обхват рыбы становится таким, что рыба может запутаться в сети – проходить в ячею дальше жаберных крышек и не проходить в районе максимального охвата тела;
- для крючковых – t_c равен минимальному возрасту, при котором рыба достигнет такой длины, что способна заглотить крючок.

Эксплуатируемый запас (стадо) (Fishery Stock Biomass) может выражаться в численности FSN или биомассе FSB. Это – часть промыслового запаса, которая фактически облавливается. Он ограничивается возрастом начала эксплуатации t_c и предельным возрастом жизни рыбы t_l .

Неэксплуатируемый запас (стадо) (Non-Fishery Stock Biomass) – часть промыслового запаса, выраженная в численности (NSN) или биомассе (NSB), которая в связи со сложившейся селективностью промысла фактически не облавливается. Он ограничивается возрастом t_r пополнения и возрастом начала эксплуатации (t). В зависимости от цели неэксплуатируемый запас NFS может выражаться в численности (NFN) или биомассе (NFB).

Возраст созревания t_s – возраст, в котором рыбы становятся половозре-

лыми. Созревание у всех особей поколения происходит не одновременно и растягивается на несколько лет. Поэтому часто бывает целесообразным выделить возраст начала созревания ts_0 . Обычно за возраст созревания принимается возраст, при котором половозрелыми становятся 50% особей.

Нерестовое стадо (Spawning Stock Biomass, SSN) – часть популяции, которая участвует в процессе воспроизводства и ограничения возрастными $ts - t_L$.

Задача 1: В пресноводных водоемах молодь леща, как правило, держится в прибрежных мелководных районах, где имеет специфический характер питания, потребляя в основном организмы, и не используется промыслом.

Достигнув длины 13-15 см, что наблюдается приблизительно в трех-летнем возрасте, рыбы перемещаются в глубоководную часть. У них изменяется состав пищи, происходит переход на преимущественное потребление бентоса, и молодь начинает нагуливаться вместе со взрослыми особями, совершая со всем стадом определенные миграции. Образ жизни молоди становится сходным с образом жизни взрослых особей. Следовательно, возраст пополнения tr , для леща будет равен трем годам. Непосредственно промысел леща начинается не сразу, а согласно существующим правилам рыболовства он разрешается лишь по достижении рыбами длины 30 см, что происходит обычно в 6-летнем возрасте. Размер ячеи в используемых орудиях лова подбирается таким образом, чтобы не ловить особей меньше этого минимального размера. Обычно в этих целях устанавливается минимальный размер ячеи, равный в данном случае 60 мм. В результате, исходя из рассматриваемой нами схемы, возраст вступления в эксплуатацию будет равен шести годам. В естественных водоемах отдельные особи леща доживают до 17-20 лет.

Взяв предельные значения, какова будет численность возрастных групп в промысловом запасе популяции и в эксплуатируемом запасе?

Задача 2: Обыкновенная щука *Esox lucius* в нашем крае достигает 1,5м, а вес – 18 кг, максимальный возраст – 13 лет. В промысловых уловах преоб-

ладают особи от 2 до 10 лет, а основная масса представлена рыбами 3-5 лет. Самки созревают в возрасте 3х лет, самцы – 2х. Каков предельный возраст щуки, возраст пополнения, возраст созревания? Вопросы к теме:

1. На какие группы подразделяются популяционные параметры?
2. Перечислите параметры, измеряющиеся в единицах скорости.
3. Перечислите параметры, выражаемые как эффект динамического процесса.
4. Дайте определение младшевозрастной части.
5. Что подразумевается под понятием возраст пополнения?
6. Дайте определение промысловому запасу.
7. Какие параметры обозначают следующими символами FSN, FSB, NSN, NSB?
8. Какие параметры определяют возраст вступления в эксплуатацию?

Тема 5. Типы и классификации сообществ и экосистем и их оценка. Методики оценки стабильности развития и флуктуирующая асимметрия

Цель работы: Определение степени антропогенной нагрузки на территорию с помощью методики оценки стабильности развития березы повислой.

Содержание работы и методические рекомендации

Материалы и оборудование: засушенные листья березы повислой, собранные с деревьев, растущих вблизи автострады и в парковой зоне; линейки; транспортиры; циркули; калькуляторы; альбомы.

Ход работы: Стабильность развития как способность организма к развитию без нарушений и ошибок является чувствительным индикатором состояния природных популяций. Наиболее простым и доступным для широкого использования способом оценки стабильности развития является определение величины флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков. Этот подход достаточно прост с точки зрения сбора, хранения и обработки материала. Он не требует специального сложного оборудования, но при этом позволяет получить интегральную оценку состояния ор-

ганизма при всем комплексе возможных воздействий (включая антропогенные факторы).

Для оценки последствий антропогенного воздействия площадки выбираются из максимально сходных по естественным условиям биотопов с разной степенью антропогенной нагрузки.

Каждая выборка должна включать в себя 100 листьев (по 10 листьев с 10 растений). Листья с одного растения лучше хранить отдельно, для того, чтобы в дальнейшем можно было проанализировать полученные результаты индивидуально для каждой особи.

Оценка стабильности развития по каждому признаку сводится к оценке асимметрии. На практике это означает учет различий в значениях признака слева и справа.

Для пластического признака величина асимметрии у особи рассчитывается как различие в промерах слева и справа, отнесенное к сумме промеров на двух сторонах. Использование такой относительной величины необходимо для того, чтобы нивелировать зависимость величины асимметрии от величины самого признака. Популяционная оценка выражается средней арифметической этой величины. Статистическая значимость различий между выборками определяется по критерию Стьюдента.

Для измерения лист березы помещают перед собой стороной, обращенной к верхушке побега. С каждого листа снимают показатели по пяти промерам с левой и правой сторон листа (рис. 1).

1-5 – Промеры листа:

1 – ширина половинки листа (измерение проводят по середине листовой пластинки);

2 – длина второй от основания листа жилки второго порядка;

3 – расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка;

4 – расстояние между концами этих жилок;

5 – угол между главной жилкой и второй от основания листа жилкой

второго порядка.

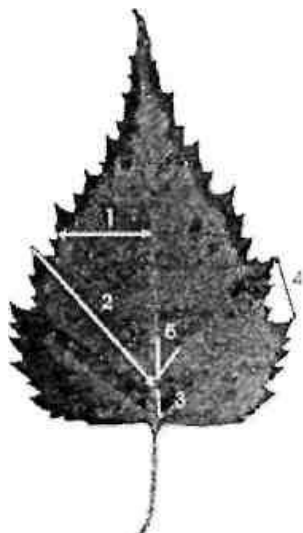


Рис 1. Схема морфологических признаков или оценки стабильности развития березы повислой

Для измерений потребуются измерительный циркуль, линейка и транспортир. Промеры 1 - 4 снимаются циркулем-измерителем, угол между жилками (признак 5) измеряется транспортиром.

Результаты измерений заносятся в таблицу.

Таблица 1. Образец таблицы для обработки данных по оценке стабильности развития с использованием пластических признаков (промеры листа)

Номер признака										
№	1		2		3		4		5	
	слева	справа	слева	справа	слева	справа	слева	справа	слева	справа
1	18	20	32	33	1	1	12	12	46	50
2	20	19	33	33	3	3	14	13	50	49
3	18	18	31	31	2	3	12	11	50	46
4	18	19	30	32	2	3	10	11	49	49
5	20	20	30	33	6	3	13	14	46	53
6	12	14	22	22	4	4	11	9	39	39
7	14	12	21	25	3	3	11	11	34	41
8	13	14	25	23	3	3	10	8	14	42
9	12	14	24	25	5	5	9	9	40	12
10	14	14	25	25	4	4	9	8	32	32

Интегральным показателем стабильности развития для комплекса пластических признаков является средняя величина относительного различия

между сторонами на признак. Этот показатель рассчитывается как средняя арифметическая суммы относительной величины асимметрии по всем признакам у каждой особи, отнесенная к числу используемых признаков. Система пластических признаков используется при оценке стабильности развития у растений.

1. Для каждого промеренного листа вычисляются относительные величины асимметрии для каждого признака. Для этого разность между промерами слева (L) и справа (K) делят на сумму этих же промеров:

$$(L-K) / (L+K)$$

Например: Лист N1 (таблица 2), признак 1 $(L-K)/(L+K) = (18-20)/(18+20) = 2/38 = 0,052$

Полученные величины заносятся во вспомогательную таблицу в графы 2-6.

2. Вычисляют показатель асимметрии для каждого листа. Для этого суммируют значения относительных величин асимметрии по каждому признаку и делят на число признаков.

Например, для листа 1 (таблица 2):

$$(0,052+0,015+0+0+0,042)/5=0,022$$

Результаты вычислений заносят в графу 7 вспомогательной таблицы.

3. Вычисляется интегральный показатель стабильности развития - величина среднего относительного различия между сторонами на признак. Для этого вычисляют среднюю арифметическую всех величин асимметрии для каждого листа (графа 7). В нашем случае искомая величина равна:

$$(0,022+0,015+0,057+0,061+0,098+0,035+0,036+0,045+0,042+0,012)/10=0,042$$

Статистическая значимость различий между выборками по величине интегрального показателя стабильности развития (частота асимметричного проявления на признак, величина среднего относительного различия между сторонами на признак) определяется по t- критерию Стьюдента.

Таблица 2. Образец таблицы для обработки данных по оценке стабильности развития с использованием пластических признаков (промеры листа). Вспомогательная таблица для расчета интегрального показателя флуктуирующей асимметрии в выборке

		Номер признака				Величина асимметрии
№	1	2	3	4	5	
1	2	3	4	5	6	7
1	0,052	0,015	0	0	0,042	0,022
2	0,026	0	0	0,037	0,010	0,015
3	0	0	0,2	0,044	0,042	0,057
4	0,027	0,032	0,2	0,048	0	0,061
5	0	0,048	0,33	0,037	0,071	0,098
6	0,077	0	0	0,1	0	0,035
7	0,077	0,019	0	0	0,081	0,036
8	0,037	0,042	0	0,111	0,037	0,045
9	0,077	0,020	0	0	0,111	0,042
10	0	0	0	0,059	0	0,012
Величина асимметрии в выборке						X-0,042

При сравнении выборок может быть зафиксировано определенное различие и оценена его статистическая значимость. Затруднение при этом вызывает оценка степени выявленных отклонений, их места в общем диапазоне возможных изменений показателя. Такая оценка особенно важна для сравнения различных территорий и видов. При получении данных по различным природным популяциям возможна разработка балльной шкалы для оценки степени отклонения от нормы. Базовые принципы для ее построения следующие. Диапазон значений показателя, соответствующий условно нормальному фоновому состоянию, принимается как первый балл (условная норма). Диапазон значений, соответствующий критическому состоянию, принимается за пятый балл. Весь диапазон между этими пороговыми уровнями ранжируется в порядке возрастания значений показателя. Поскольку при этом суммируются данные по ряду независимых показателей, мы получаем в действи-

тельности интегральную оценку ситуации для сравнения различных территорий и видов. Эта система представляет собой балльную оценку изменений состояния организма по уровню стабильности развития.

Использование балльной шкалы возможно как для фонового мониторинга, так и для оценки последствий разных видов антропогенного воздействия. При этом нужно иметь в виду, что изменение состояния, здоровья живого организма является неспецифической реакцией на самые различные воздействия и показатель стабильности развития дает информацию о результатах всех этих воздействий.

Таблица 3. Пятибалльная шкала оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине интегрального показателя стабильности развития для березы повислой (*Betula pendula*)

Балл	Величина показателя стабильности развития
I	$< 0,040$
II	$0,040 - 0,044$
III	$0,045 - 0,049$
IV	$0,050 - 0,054$
V	$>0,054$

В приведенном примере показатель асимметрии был равен 0,042, что соответствует второму баллу шкалы. Это означает, что растения испытывают слабое влияние неблагоприятных факторов.

Значения показателя асимметрии, соответствующие третьему и четвертому баллам обычно наблюдаются в загрязненных районах.

Вопросы к теме:

1. Что такое стабильность развития?
2. Что такое флуктуирующая асимметрия?
3. Чем объясняется выбор березы повислой для оценки антропогенной нагрузки на территорию?
4. Что такое пластический признак?
5. Какие промеры листа используются как критерии стабильности

развития?

6. Каковы принципы построения шкалы для оценки степени отклонения от нормы?

7. Что принимается за условную норму?

III Темы и задания для семинарских занятий

Тема 1. Популяция: экологические характеристики

Задания для письменной работы

1. На пне срубленной осины появляется поросль, которая быстро растет, достигая 1,5 м в первый год. Но порослевая осина больше подвержена гнилостным заболеваниям, чем осина семенного происхождения. Чем объяснить быстрый рост порослевой осины и большую подверженность ее заболеваниям?

2. Из сотен тысяч всходов деревьев, заселяющих лесную вырубку либо гарь, через два десятилетия остается на гектаре около 10 тысяч, а к 120 годам - всего 400-500 стволов. Начинают жизнь миллионы, достигают преклонного возраста сотни. Почему?

3. Колебания численности мышей и неблагоприятная погода часто заставляют сов голодать. В бескормицу птицы не делают кладки яиц. При остром голоде могут съесть ослабевших птенцов. Голод заставляет самку иногда охотиться на самца (он меньше ее по размерам). Объясните поведение сов.

4. В гнездах лесных куриных птиц можно обнаружить от 5 до 16 яиц в кладке. А у дятлов в кладке от 3 до 7 яиц. Численность всех птиц сохраняется примерно на одном уровне. Какое значение имеет различие в количестве яиц?

5. В гнезде серой куропатки можно обнаружить до 24 яиц, у сокола - 2-4, у черного грифа - 1 яйцо. Численность птиц этих видов сохраняется примерно на одном уровне. Чем можно объяснить различия в количестве яиц, откладываемых птицами?

6. Уничтожение (или устранение от размножения) весной всех взрослых землероек-бурозубок прекратит существование популяции. Но даже полное уничтожение всех вылетевших в данном году майских жуков не приведет к исчезновению популяций. С чем связаны данные отличия?

7. Численность растительноядных животных подвержена резким колебаниям. Каждые 7-12 лет возрастает численность зайцев-беляков. Наблюдаются резкие колебания численности белок, клестов и кедровок. Объясните ситуацию.

8. Кролики удивительно быстро размножаются. Самки в хороших условиях плодятся 5-6 раз в год, в каждом потомстве у них от трех до девяти крольчат. При такой плодовитости от пары кроликов за три года можно получить 13 миллионов потомков. Но реально в природе этого не происходит: за год крольчиха приносит 10-12 детенышей, доживающих до полного развития. Объясните данные факты.

9. Какой из перечисленных способов увеличения численности промысловых животных является наиболее важным и почему: а) введение законов, ограничивающих промысел; б) искусственное разведение; в) улучшение местообитаний.

10. Приведите пример видов животных или растений, полностью истребленных в результате деятельности человека.

Тема 2. Популяция: этологическая структура

Задания для письменной работы

1. Укажите правильный ответ. Дрозд-белобровик и певчий дрозд, обитающие в лесу, составляют:

а) одну популяцию одного вида; б) две популяции двух в) две популяции одного вида; г) одну популяцию разных видов.

2. Комнатная муха может быстрее, чем черепаха, приспособиться к изменяющимся условиям внешней среды потому, что ...

а) имеет меньшие размеры; б) хорошо летает; в) имеет многочисленное потомство; г) имеет быструю смену поколений.

3. Могут ли существовать виды, состоящие всего из одной популяции?

4. На основе данных таблицы "Выживание скворцов в зависимости от числа яиц в кладке" решите, почему скворцу может быть невыгодно откладывать очень небольшое число яиц? Какая из самок скворцов оставит в популяции наибольшее число своих потомков? При какой величине кладки выживает наибольшее число птенцов?

Величина кладки (число яиц в гнезде)	Число выживших птенцов (в %)
1	0
2	1,8
3	2,0
4	2,1
5	2,1
6	1,7
7	1,5
8	0,8
9-10	0

5. Как называется территория, занимаемая видом

а) пространство; б) площадь; в) биотоп; г) ареал; д) зона

6. Из перечня (А-Е) выбрать правильные ответы. Примеры (1-26): А - одиночный образ жизни; Б - скопления; В - семья; Г - стая; Д - стадо; Е - колония.

1 - паук , 2 - жук-жужелица, 3 - божья коровка, 4 - пчела, 5 - оса , 6 - термит, 7 - бабочка крапивница, -8 - мидия, 9 - сельдь, 10 - сом, 11 - щука, 12 - ворона, 13 - ласточка, 14 - чайка, 15 - журавль, 16 - грач, 17 - пингвин, 18 - пищуха, 19 - сурок, 20 - медведь, 21 - волк, 22 - гиена, 23 - зебра, 24 - олень, 25 - лошадь, 26 - павиан.

7. Многие животные (вороны, синицы, волки) летом живут парами, а зимой образуют стаи. С чем это связано?

8. Прочтите текст в рамке. На чем основано правило рубки леса вырубать только созревшие деревья, оставляя средневозрастные древостой? Почему своевременная рубка леса - это не только получение древесины высокого качества, но и экологически важное мероприятие? Почему наличие в лесу перестойных деревьев свидетельствует о плохом состоянии лесной экосистемы?

1 га 20-летнего сосняка поглощает 9 т CO₂ в год;

60-летнего - 13 т; 80-летнего - 11 т CO₂ в год

9. На плотность популяций ряда животных большое влияние оказывает промысел. Прочтите данные в рамке и объясните, почему часть продукции, которую можно изъять из популяции без риска ее уничтожения, для кабана

составляют 30%, а для лося - вдвое меньше? За счет чего восстанавливается плотность популяций этих животных?

Кабан - допустимый отстрел - 30%

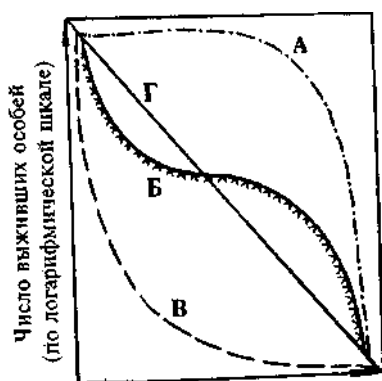
Лось - допустимый отстрел - 15%

10. При увеличении плотности популяции какого-либо вида с определенного момента дальнейший прирост численности все более замедляется. Укажите основные факторы, обуславливающие это явление.

Тема 3. Популяция: кривые выживания и роста

Задания для письменной работы

1. На рисунке представлены кривые выживания различных животных. По оси абсцисс отложен относительный возраст особей (в % к максимальной продолжительности жизни), по оси ординат - число особей из каждой тысячи новорожденных, доживающих до некоего возраста (в логарифмическом масштабе). Укажите, кому из животных, какой график соответствует. Ответ поясните. Животные: моллюски, морской гребешок, морская звезда, рыба-луна, акула, ящерицы, чибис, муфлон, слон, человек.



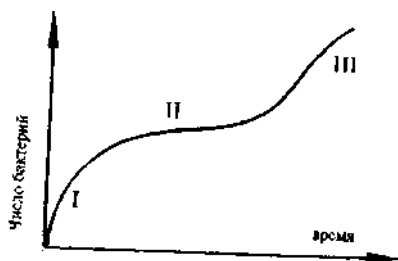
Возраст (% от продолжительности жизни)

2. В популяции какого типа (А или Б) нужна большая скорость размножения для поддержания стабильной численности. Объясните ваш выбор.

3. Какие особенности взаимодействия особей в популяциях влияют на плодовитость особей и выживаемость потомства?

4. Какой из перечисленных факторов не оказывает непосредственного влияния на плодовитость: а) возраст самки при первом размножении; б) плотность популяций; в) продолжительность периода размножения у самки; г) среднее число в помете.

5. На питательную среду посеян материал, содержащий бактерии с разными свойствами. Смесь бактерий выращивают в замкнутом объеме. Их количество нарастает со временем так, как показано на графике. Объясните такой ход графика роста численности аэробных и анаэробных бактерий.



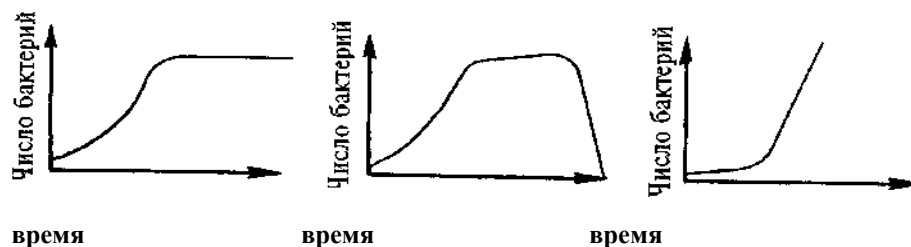
6. Если вас попросят разработать программу биологической борьбы с каким-либо конкретным вредителем, выберете ли вы для этого специализированных или неспециализированных хищников?

7. Людей волнует избыточная численность популяций ряда видов. Назовите некоторые из этих видов. Должны ли они вызывать беспокойство. Если да, то почему?

8. Людей также волнует сокращение численности ряда видов, которые, как они считают, находятся на пути к вымиранию. Назовите некоторые из этих видов. Должна ли нас беспокоить возможность их вымирания? Если да, то почему?

9. Каким образом такой проект, как засыпка болота и строительство на его месте жилых домов или шоссе с движением в 4 ряда, может нанести вред популяции обитающих в этом районе организмов?

10. Какой график соответствует длительному росту популяции бактерий, которая помещена на питательную среду в чашке Петри?



Тема 5. Типы взаимодействия популяций

Задания для письменной работы

1. Даны определения типов взаимодействия популяций:
 - 1) Особи одного вида поедают особей другого или того же вида.
 - 2) Одни организмы получают от других необходимые питательные вещества и место постоянного или временного обитания.
 - 3) Сожительство особей двух видов не дает ни положительных, ни отрицательных последствий.
 - 4) Одни организмы "доедают" пищу, оставленную другими организмами или потребляют ее одновременно с тем, кто добыл, но в мизерном количестве.
 - 5) Особи одного вида или нескольких видов со сходными потребностями сосуществуют при ограниченных ресурсах, что приводит к снижению жизненных показателей взаимодействующих особей.
 - 6) Совместное взаимовыгодное сосуществование особей двух или более видов.
 - 7) Особи одного вида представляют убежища особям другого вида, и это не приносит ни вреда, ни пользы.
 - 8) Особи одного вида не получают ни вреда, ни пользы, однако, осуществляют вредное воздействие на особей другого вида.

Укажите, какое значение из определений соответствует следующим понятиям: а) хищничество; б) аменсализм; в) мутуализм (в том числе и симбиоз) г) паразитизм; д) конкуренция; е) квартиранство; ж) нахлебничество; з)

нейтрализм.

2. Взаимодействие двух популяций теоретически можно представить в виде парных комбинаций символов "+", "-", "O", где "+" обозначает положительный результат для популяции, и "-" - ухудшение состояния популяции, "O"- отсутствие значимых изменений при взаимодействии. Используя пары символов ("++", "+-", "O+", "O-", "OO", "--"), запишите результаты контакта особей популяций по следующим типам взаимодействия: хищничество, аменсализм, мутуализм, паразитизм, конкуренция, квартиранство, нахлебничество. Образец: нейтрализм /"O O"/.

3. Из предложенного списка видов живых организмов, встречающихся на территории Ульяновской области, составьте примеры взаимоотношений, в которые могут вступать особи.

Типы взаимоотношений - из задания №1.

Список видов: клубеньковые азотфиксирующие бактерии, палочка Коха, стафилококки, азотобактер, сине-зеленые водоросли, рослянка, вика, овес, подсолнух, осина, лишайник, пенициллин, подосиновик, чага, печеночный сосальщик, аскарида, перловица, дождевой червь, муравей, наездник-трихограмма, пчела, бабочка голубянка, капустная белянка, тля, божья коровка, пухоед, блоха, комар, муха-ктырь, стрижен, клест, скворец, перепел, коршун, сова, кабан, косуля, лошад, волк, лось, лиса, американская норка, европейская норка, полевка, белка.

4. Может ли конкуренция двух видов влиять на третий, не конкурирующий с каждым из первых двух. Если может, то в каких случаях?

5. Рассмотрите все последствия, к которым привело бы полное внезапное исчезновение насекомых.

6. Какие связи существуют между грибами и насекомыми?

7. Какие взаимоотношения существуют между муравьями и высшими растениями?

8. Какие преимущества дает насекомым общественный образ жизни?

9. Близкородственные виды часто живут бок о бок, хотя, как считают

ученые, между ними существует наиболее сильная конкуренция. Почему в таком случае один из видов не вытесняет другой?

10. Сильное "цветение" воды, наблюдаемое иногда в прудах, часто сопровождается замором рыбы. Как Вы объясните это явление?

11. Какими способами можно защитить урожай сельскохозяйственных растений от вредителей без использования химикатов?

12. Какими способами животные защищаются от хищников?

13. При составлении букетов из разных растений можно наблюдать следующее: розы и гвоздики, помещенные вместе, теряют аромат; ландыши губят многие цветы; нарциссы и незабудки, розы и резеда отрицательно влияют друг на друга и быстро вянут. Чем объяснить подобные факты? Какое значение имеют данные особенности в жизни растений?

14. Иногда на значительном расстоянии от кедровника можно увидеть такую картину: отворочен камень, и там растет молодой кедр (сосна сибирская). Как он мог сюда попасть?

15. Под пологом светолюбивых пород в лесу больше подроста и кустарников, разнообразнее, чем в хвойных лесах, животный мир. Чем можно объяснить приведенные факты?

16. Дуб и орех, произрастая рядом, тормозят рост друг друга. Дуб угнетает чернику. Корни осины тормозят рост дуба. Сосна способствует хорошему росту и развитию черники. Бузина, посаженная между кустами смородины и крыжовника, отпугивает опасного вредителя крыжовниковую огневку. В чем причина данных явлений? Нужно ли учитывать эти особенности при посадке деревьев?

17. В густом еловом лесу часто можно наблюдать в подросте метровые елочки, возраст которых 30 - 50 лет. Сосенки под густым материнским пологом до такого возраста не доживают. Почему в подросте ели не гибнут? Почему елочки в подросте растут так медленно? Какова их дальнейшая судьба?

18. Многие лесоводы доказывают, что дуб в смеси с ясенем лучше растет. Сосна и лиственница хорошо растут рядом. Вблизи дуба нельзя высажи-

вать березу повислую, осину, вяз: они угнетают дуб. Как можно объяснить такое влияние? Какое значение имеют названные особенности в создании искусственных посадок?

19. Какой лес более устойчив против насекомых-вредителей: с разным составом древостоя (из разных пород) или однообразным (из 1-2 пород)?

20. У сосен достаточно врагов: долгоносики, короеды, усачи. Много бед причиняют они сосновому бору. Почему вредители обходят стороной здоровые, молодые сосны?

21. На участке гари в середине лета возникает короедный очаг: все деревья, тронутые пожаром, оказываются сплошь заселенными короедами. Объясните явление.

22. Перед тем, как выращивать сосновые деревья на бедных почвах и быстро восстанавливать хвойные леса, английские ученые выращивают вместе с деревьями специальные грибы. Какое это имеет значение?

23. Росянка - растение-хищник, а выделения его - клейкая и ядовитая жидкость, которая способствует ловле насекомых. Но не все листочки росянки покрыты росой. Можно увидеть и листочки без росы, сухие. Почему же росянка "отказывается" от такого универсального способа убийства, прекращает секрецию липкой жидкости?

24. Грибники знают, что рыжики следует искать в молодом ельнике или под соснами, подосиновики и подберезовики - в лиственном лесу. Почему?

25. Комнатные растения герань и бегония снижают содержание микрофлоры на 43% , циперус (папирус) - на 59%, мелкоцветная хризантема - на 66%. Какой вывод можно сделать на основе этих фактов?

26. Инфузорий - туфельки поместили в пробирку с предварительно прокипяченной и охлажденной до комнатной температуры водой. Как Вы думаете, что с ними произойдет? Почему?

27. Школьники 7 класса решили поселить в аквариум гидр. Для этого они бросили туда немного сена, чтобы развести сенных бактерий, а потом

переселили гидр. Правильно ли они поступили? Почему?

28. Опытные рыболовы летом пытаются ловить рыбу, такую как голавль, форель, хариус у подветренного берега. Почему?

29. "Каждая птица - это по сути дела, настоящий летающий зоопарк" - писал английский ученый Шипли. Поясните мысль ученого.

30. Грачи - наши помощники, так как уничтожают на полях личинок вредителей сельскохозяйственных растений. Но когда появляются всходы, они могут нанести большой урон урожаю, выклеывая сладкие проростки, например, кукурузы. Поймав несколько птиц, записали их крики на пленку, а затем стали передавать по радио. Птицы улетели и не возвращались несколько дней. Почему запись подействовала на стаю грачей?

31. Очень редко в животном мире встречаются птицы и звери белого цвета (альбиносы). Известны белые вороны, глухари, белки. Такие животные, как правило, живут недолго. Почему?

32. На теле кошки нет жировых и потовых желез, при виде добычи у нее не выделяется слюна. У кошачьих гибкий позвоночник и сильные задние лапы. Обоняние у кошек развито слабо, но слух и зрение развиты хорошо. Какое значение имеют названные особенности животного?

Тема 6. Биоценоз

Задания для письменной работы

1. Для леса характерно ярусное расположение растений. Вырубили растения верхнего яруса (полог леса). Какими могут быть последствия?

2. Под пологом березы поселился еловый подрост. Какова судьба будущего леса?

3. Многоярусный смешанный лес с богатым подлеском (кустарниками) оказывает благоприятное воздействие на водный режим, в то время как однородный хвойный лес - скорее неблагоприятное. Почему?

4. В некоторых хозяйствах рубку деревьев ведут следующим образом: через каждые 10 или 12 лет вырубают 8-10% общей массы всех стволов. По-

чему такой способ рубки является самым безболезненным для леса?

5. Каким образом могут изменяться под кроной группы деревьев, следующие условия: а) свет; б) температура; в) ветер; г) влажность?

6. Биocenоз - это совокупность организмов: а) одного вида, обитающих на участке ареала; б) обитающих на участке среды, между которыми происходит круговорот веществ; в) одного вида, обитающих на однородных участках ареала; г) обитающих в одной биогеографической области.

7. Разные виды короедов тесно связаны с определенными породами. На одном и том же дереве одни виды короедов заселяют ствол в нижней части, другие - в верхней, третьи живут только на сучьях или на корнях. Какое значение имеют различия в выборе мест поселения для насекомых?

8. Лес дает пищу армаде насекомых. И у каждого вида - свой рацион. Есть корнееды, стволоеды, листоеды, пыльцееды, семяеды, сокососы. Какое значение имеют отличия в кормовой диете насекомых?

9. На трех разновидностях европейских дубов встречаются примерно 200 разновидностей галлов. Различные формы галлов ограничиваются строго определенными органами растения или даже одной их частью. Общеизвестные, вызываемые осами шарики - галлы "дубовые яблоки" (желтые вначале, а позднее - с розовой щечкой) находятся, например, только на жилках нижней стороны листа. На другой стороне листа, либо на других органах этот вид осгаллообразователей вызвать образование галлов не может. Одновременно на одном и том же дубовом листе могут образовываться галлы весьма различной формы. В чем же причина такого различия?

10. Приведите примеры видов-эдификаторов.

11. В последнее время многие растения занесены с одного континента на другой и там успешно размножились. Какие свойства обычно характерны для таких переселенцев? В какие сообщества вселение идет легче, а в какие труднее и почему?

12. На злаковых лугах обычно встречаются бобовые растения: клевера, мышиный горошек, люцерна и другие. Чем объясняется такое сочетание рас-

тений в сообществе?

13. Подумайте, какие изменения произойдут в жизни птиц леса, если: а) вырубить деревья; б) уничтожить хищных птиц; в) провести борьбу с гнусом (комарами и мошками)? Сделайте вывод, в чем заключается основная причина изменения численности и исчезновения отдельных видов птиц?

14. В лесу находят свой дом дятлы, рябчики, глухари, тетерева, ястребы, кулики- вальдшнепы и черныши; находят здесь приют синицы, горихвостки, мухоловки- пеструшки, утки (крохали, мандаринки). Здесь же можно встретить сов и сычей. Чем объяснить такое многообразие птиц?

15. У каждой птицы - свой "потолок" полетов. Мелкие певчие птицы, разыскивая пищу, редко поднимаются на большую высоту. Ласточки и стрижи летают в поисках значительно выше. Какое значение имеют подобные отличия?

16. Зимой в смешанных стайках большие синицы ведут широкий поиск корма на деревьях, в кустах, на пнях, а часто и на снегу; синички-гаички обследуют преимущественно крупные ветви; длиннохвостые синицы ищут корм на концах ветвей. Какое значение имеют различия в особенностях добывания пищи птицами родственных видов?

17. Порою можно услышать мнение: "Неужели современная наука и техника не могут найти средств для уничтожения комаров, ведь они приносят столько неприятностей людям и животным?" Представьте, что такое средство найдено. Правильно ли поступит человек, если воспользуется им? Почему?

18. Сделайте вывод на основании предложенных фактов:

а) у хищных рыб длинные, острые, часто загнутые назад зубы;

б) у хищников, поедающих рыб и моллюсков, имеется два типа зубов, например, у зубатки передние зубы конические, а боковые и задние - плоские, для раздавливания раковин;

в) у карповых рыб зубы расположены в глотке (измельчают и перетирают пищу).

19. В хозяйстве вырыли котлован и заполнили его водой. Можно ли поселить в нем рыб? Ответ обоснуйте.

20. В некоторых хозяйствах в одних и тех же прудах разводят и карпов, и уток. При этом рыбная продукция не снижается: а повышается. Поясните данный факт.

21. В озере водились только "мирные" рыбы. При заселении озера другими видами "мирных" рыб в водоем случайно попала икра хищной рыбы. Какие последствия это может иметь?

22. Замечено, что в реках и ручьях, освоенных бобрами, водится больше рыб, чем в водоемах, где бобров нет. Как можно объяснить данный факт?

23. Мнение ученого: "Кабаны способствуют... возобновлению древесных пород. В этом отношении велика роль кабана в моховых ельниках, кедровниках и дубовых лесах." Поясните слова ученого.

24. Сделайте вывод на основе приведенных ниже фактов, предварительно объяснив их:

а) вселение американской норки отрицательно повлияло на менее крупную европейскую норку;

б) попытка акклиматизации каспийской севрюги в бассейне Арала не удалась, но при этом завезен жаберный сосальщик, который послужил причиной массовой гибели эндемичного аральского шипа;

в) интродукция коз на острове Святой Елены привела к уничтожению 33 эндемичных видов растений;

г) в Северную Америку для борьбы с эрозией почв был ввезен тамариск, за 45 лет он распространился по всем юго-западным штатам и вытесняет местную растительность;

д) вселение благородного оленя в Новой Зеландии привело к уничтожению подлеска, а как последующий результат - к падению численности нелетающего совиного попугая - какапо.

25. Почему выпадение одного из малочисленных видов не разрушает биоценоз?

26. Укажите, согласны ли Вы с утверждениями:

а) на песчаном грунте, в отличие от скального субстрата, обитают намного более бедные бентосные сообщества;

б) чем специфичнее условия среды, тем беднее видовой состав сообщества и выше численность отдельных видов.

27. Как и почему изменится жизнь дубравы в тех случаях, если там:

а) вырубил весь кустарник;

б) химическим способом уничтожили растительноядных насекомых?

28. При массовом отстреле хищных птиц (филинов, ястребов), истребляющих куропаток и тетеревов, последние в лесу вымирают; при уничтожении волков вымирают олени; в результате уничтожения воробьев (Китай) урожай зерновых падает. Чем это объяснить?

29. Может ли существовать посаженная человеком полезная лесная полоса, если она состоит только из одного вида деревьев, например, из березы или сосны? Почему?

30. Какие абиотические факторы определяют вертикальную зональность биоценозов? Почему?

Тема 7. Пищевые цепи. потоки энергии

Задания для письменной работы

1. Изначальным источником энергии почти во всех экосистемах служит...?

2. Многократно или однократно используются вещество и энергия в биогенном круговороте?

3. Какие компоненты пищевой цепи обязательны?

4. Почему пищевые цепи не могут быть очень длинными?

5. Роль редуцентов в экосистеме заключается в том, чтобы ...

6. Прокомментируйте высказывание С.П. Костычева: "Стоит зеленому листу прекратить работу на несколько лет, и все живое население земного шара, в том числе все человечество, погибнет."

7. На приведенной схеме стрелками соедините изображенные виды живых организмов биоценоза дубравы, показывая пищевые связи между видами. Приведите примеры названий организмов, относящихся:

- а) к продуцентам;
- б) консументам I порядка;
- в) консументам II и III порядка.

Какая часть дуба является начальным звеном наиболее короткой пищевой цепи?

8. Укажите пастбищную (А) и детритную (Б) пищевые цепи:

- а) диатомея → личинка поденки → личинка ручейника
- б) бурая водоросль → береговая улитка → кулик-сорока
- в) мертвое животное → личинка падальной мухи → лягушка травяная → уж обыкновенный
- г) нектар → муха → паук → землеройка → сова
- д) коровий помет → личинка мухи → скворец → ястреб-перепелятник
- е) листовая подстилка → дождевой червь → землеройка → горностай

9. В чем отличие сети питания от цепи питания? Приведите примеры сети питания:

- а) в водоеме,
- б) смешанном лесу.

10. Биологи установили интересный факт: как только в водоемах истребят выдр, в них в начале рыб станет больше, но потом заметно меньше. Если снова в тех реках и озерах расплодятся выдры, то опять в них станет больше рыбы. Почему?

11. Назовите три главных пищевых уровня в структуре любого биогеоценоза.

12. Сколько трофических уровней можно выделить в следующих пищевых цепях:

а) сок розового куста → тля → божья коровка → паук
→насекомоядная птица → хищная птица;

б) фитопланктон → зоопланктон → синий кит;

в) ежевика → рыжая полевка → обыкновенная неясать;

г) диатомовые водоросли → вислоногие рачки →сельдь;

д) луговые растения → кузнечик → бурозубка → полевой лунь;

е) луговые растения → полевка → полевой лунь;

ж) хвоя сосны → сосновый шелкопряд → большая синица → ястреб → пухоед.

13. Постройте схему пищевой сети, включив в нее перечисленные ниже организмы: травы, кролик, почвенные грибы, ягодный кустарник, жук - навозник, растительноядное насекомое, паук, воробей, ястреб.

14. Можно ли считать, что волки и тигры находятся на одном и том же трофическом уровне, потому что и те, и другие:

а) поедают растительноядных животных;

б) используют свою пищу примерно на 10%;

в) живут на суше;

г) имеют крупные размеры;

д) диета их очень разнообразна;

е) собственный вариант ответа.

15. Из общего количества энергии, передающегося в пищевой сети с одного трофического уровня на другой, примерно 10%: а) изначально поступает от солнца; б) расходуется в процессе дыхания; в) идет на построение новых тканей; г) превращается в бесполезное тепло; д) выделяется в экскрементах.

16. В августе в лесу можно заметить интересную особенность: в хвойной его части под деревьями лежит много старой хвои, у лиственной - прошлогодних опавших листьев уже нет. Как можно объяснить такие отличия? Отражается ли это на почве?

17. Особый интерес представляет содержание растительноядных

рыб в прудах-охладителях при тепловых электростанциях. Почему?

18. Красочная наклейка на бампере автомобиля гласит: "Ты сегодня поблагодарил зеленое растение?" Назовите две причины, по которым следует быть благодарным зеленому растению.

19. Проследите источники материалов, из которых сделана наклейка, и сделайте вывод, соответствует ли содержание лозунга его реализации в форме наклейки.

20. Предположим, что Вы соорудили сбалансированный аквариум с герметично закрытой прозрачной крышкой. Будет ли жизнь продолжаться в таком аквариуме бесконечно долго при условии, что он будет регулярно освещаться солнцем?

21. Ваш друг решил почистить ваш аквариум и убрал из него весь грунт и все растения, оставив только рыбок и воду. Что произойдет с аквариумом?

22. Объясните, почему так много людей в слаборазвитых странах питаются в основном вегетарианской пищей. Почему так много людей с низкими доходами, питающихся вегетарианской пищей, не в состоянии избежать недоедания?

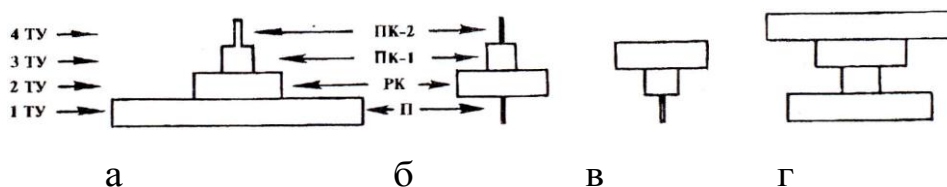
23. Дайте определение следующим терминам: биомасса, первичная и вторичная биологическая продуктивность.

1. Назовите возможные причины низкой продуктивности естественных водоемов.

25. Как можно искусственно увеличить продуктивность водоемов, какая продуктивность при этом увеличится: первичная или вторичная?

26. Укажите, какая из пирамид численности соответствует следующей пищевой цепи:

трава → травоядное млекопитающее → блоха → жгутиковое простейшее



Обозначения: П -продуценты, РК- растительные консументы, ПК-1 и ПК-2 плотоядные консументы 1 и II порядка, ТУ - трофические уровни.

Составьте пищевые цепи согласно пирамидам численности А-Г.

27. Составьте пирамиды численности по пищевым цепям травы, кролик, почвенные грибы, ягодный кустарник, жук - навозник, растительноядное насекомое, паук, воробей, ястреб.

28. Приведите примеры исключения из правила пирамиды численности.

29. Объясните различия между пирамидами А и В.

30. Какие группы организмов, помимо растений, принимают участие в создании первичной продукции экосистемы?

Тема 8. Смена экосистем

Задания для письменной работы

1. Продуктивность экосистемы возрастает в процессе экологической сукцессии. Отчего это происходит?

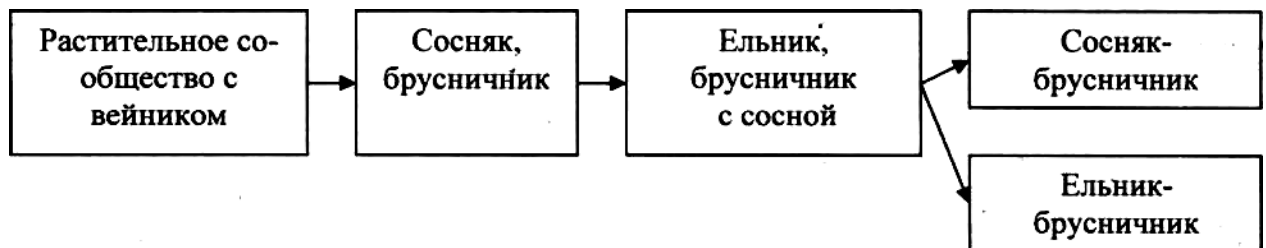
2. Укажите циклические (А) и поступательные (Б) изменения, в экосистемах: 1) листопад, 2) зарастание озера, 3) цветение растений, 4) усыхание болота, 5) зарастание пожарища, 6) миграции птиц, 7) нашествие саранчи, 8) усиленный выпас скота.

3. Небольшое озеро, расположенное в листопадном лесу, постепенно заполняется частицами минерального происхождения и опавшими листьями, что приводит к образованию почвы. Перечислите в порядке их последовательности типы растительности, которые будут появляться по мере того, как на этом участке будет происходить эко-

логическая сукцессия, и назовите климаксное сообщество, которое сложится в конечном счете.

4. Какое климаксное сообщество характерно для Вашей местности? Какие адаптации к климату наблюдаются у местных растений? Как человек использует в своих целях особенности этой местности? Если да, то в чем они состоят?

5. Вам дан возможные варианты изменения растительности на определенной территории за 300 лет.



Объясните ход смены одного растительного сообщества другим и опишите те условия, при которых она может происходить. Подсказка: естественный ход событий может нарушаться пожарами.

6. Предположим, на Земле исчезли все живые организмы, кроме высших растений. Опишите дальнейшее развитие событий. Смогут ли растения существовать на планете без других живых организмов? Приведите примеры живых организмов, без которых растения не могут обойтись, если таковые имеются.

7. Год от года озеро мелеет. Что произойдет с ним через несколько лет? Можно ли назвать изменения в озере сукцессией? Изменяется ли при этом состав организмов и продуктивность экосистемы?

8. Объясните:

а) почему чрезмерное увеличение численности слонов нарушает устойчивость экосистемы в биоценозах Африки, приводя в конечном итоге к смене биоценозов.

б) Какая смена биоценозов возможна в данном случае, если известно, что происходит быстрое сокращение древесной растительно-

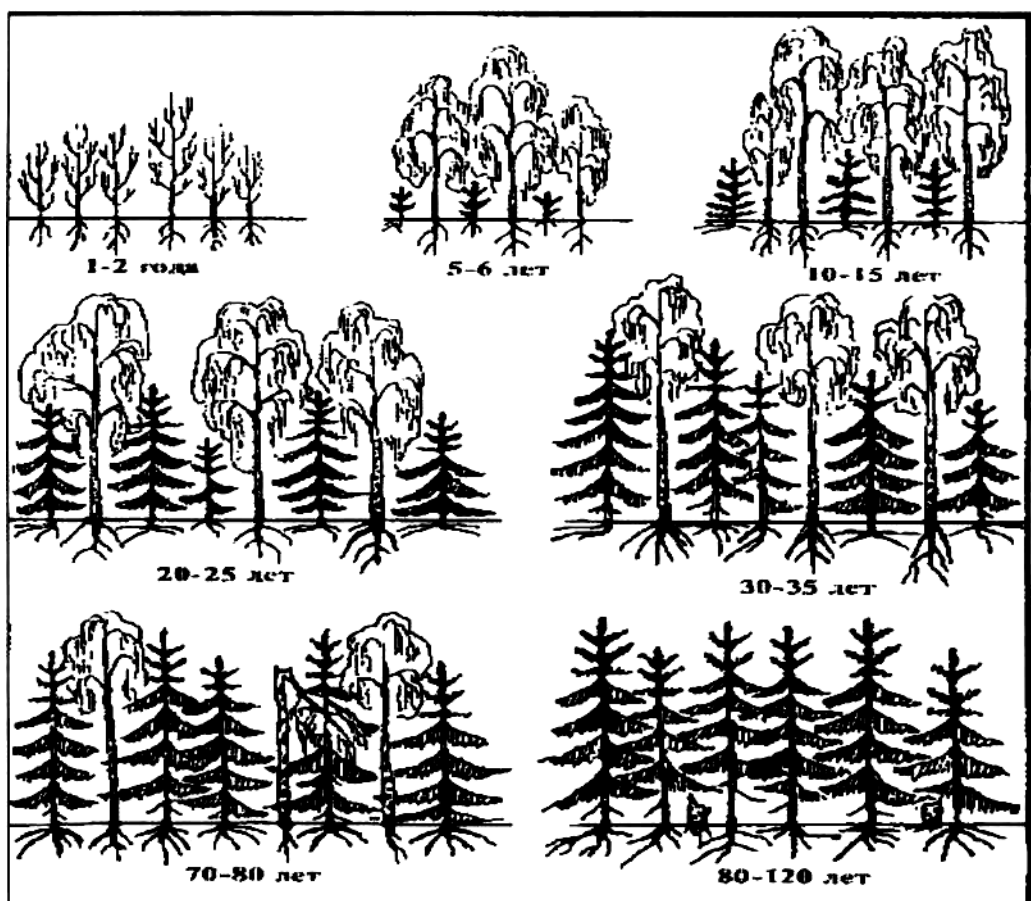
сти и увеличение кустарниковой и травянистой растительности?

в) Укажите основной экологический фактор, который привел к нарушению равновесия в экосистеме, и возможные меры по ограничению сферы его действия.

9. Составьте сукцессию. Внесите в сукцессионные серии по годам:

а) 0-3 года; б) 0-10 лет; в) 10-20 лет; г) 20-80 лет следующие растения: пырей, клен, дуб, мать-и-мачеха, вейник, лебеда, бобовые (мышинный горошек, клевер, иван-чай, ромашка, полынь, лопух, злаковые, ива, тополь, рябина, сосна.

10. На рисунке показана сукцессия. Объясните, по каким причинам она может происходить.



Тема 9. Решение задач по генетике популяций

Задания для письменной работы

1. У кроликов окраска волосяного покрова "шиншилла" (ген " c^{ch} ") доминирует над альбинизмом (ген " c^a "). Гетерозиготы $c^{ch}c^a$ имеют светло-серую окраску. На кролиководческой ферме среди молодняка кроликов шиншилла произошло выщепление альбиносов: из 5400 крольчат 17 оказались альбиносами. Пользуясь формулой Харди-Вайнберга, выясните, сколько было получено гомозиготных крольчат шиншилла.

2. В свободно размножающейся популяции доля особей "AA" равна 0,81. Какая часть должна быть гетерозиготной?

3. Изучая распространение безухости популяции каракульских овец, Б.Н. Васин установил по гену безухости следующее соотношение генотипов: 729AA+111 Aa+4aa. Соответствует ли это соотношению теоретически ожидаемому, рассчитанному по формуле Харди-Вайнберга?

4. Какова концентрация доминантного гена, если гомозиготы по рецессивному гену составляют такой процент от всей популяции: 49, 36, 25, 4? Определить генетическую структуру этих популяций.

5. У крупного рогатого скота гидроцефалия (водянка головного мозга) приводит к смерти телят на второй-третий день жизни. Заболевание обусловлено действием аутосомного рецессивного гена. На одной из ферм из 600 родившихся три погибли от гидроцефалии. Определите количество телят-носителей гена данного заболевания.

6. У крупного рогатого скота сплошная окраска доминирует над пестрой. В популяции беспородного скота, насчитывающей 940 голов, 705 животных имели черно-пеструю масть и 235 сплошную черную. Определите частоту фенотипов и концентрацию генов.

7. У крупного рогатого скота черная масть доминирует над красной. В популяции ярославского скота, состоящей из 850 животных, 799 имели черную масть и 51 красную. Определите частоту фенотипов, концентрацию генов и структуру популяции по генотипам.

8. У крупного рогатого скота шортгорнской породы было установлено следующее расщепление по масти: 4169 - красных, 3780 - чалых и 756

белых особей. Красная масть обусловлена геном "R", белая - геном "r". У гетерозигот формируется чалая масть. Определите концентрацию генов и теоретически ожидаемое соотношение генотипов.

9. Амилаза - фермент, расщепляющий крахмал. У крупного рогатого скота чаще всего встречается два типа этого фермента: В и С, которые контролируются двумя кодоминантными генами " A_m^b " и " A_m^c ". В стаде крупного рогатого скота было установлено следующее распределение этого фермента по типам: 58 особей типа ВВ, 216 - ВС и 186 - СС. Определить частоту фенотипов и концентрацию аллелей A_m^b и " A_m^c ".

Тесты для промежуточного или выходного контроля по «Экологии популяций и сообществ»

- [illegible]

в) биотоп

г) ареал

9. Среди перечисленных животных одиночный образ жизни ведут:

а) паук

б) ласточка

В) ПИНГВИН

г) жук-жужжелица

10. Среди перечисленных животных скопления образуют:

а) божья коровка

б) сурок

в) бабочка крапивница

г) жук-жужжелица

11. Среди перечисленных животных семьи образуют:

а) медведь

б) сурок

в) зебра

Г) ВОЛК

12. Среди перечисленных животных стаи образуют:

а) сельдь

б) гигиена

B) COM

г) пищуха

13. Среди перечисленных животных стада образуют:

а) зебра

б) медведь

в) лошадь

г) ПИНГВИН

14. Среди перечисленных животных колонии образуют:

а) божья коровка

б) термит

в) ворона

г) чайка

15. Многие животные (волки, вороны) летом живут парами, а зимой образуют стаи, это связано:

а) с облегчением добывания пищи

б) с лучшим обогревом

в) с совместной защитой от врагов

г) с совместным выращива-

НИЕМ ПОТОМСТВА

16. Какой из перечисленных факторов не оказывает непосредственного влияния на плодовитость:

а) возраст самки

б) ПЛОТНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ

в) продолжительность периода размножения

г) среднее число дете-

нышей в помете

17. Какой из перечисленных ниже факторов с наименьшей вероятностью может оказаться зависящим от плотности фактором, ограничивающим численность популяции:

- а) паразитизм
- б) накопление отходов
- в) хищничество
- г) суровая зима

18. Численность популяции из года в год мало меняется, потому что:

а) каждый год гибнет примерно одинаковое число особей

б) организмы размножаются более интенсивно при меньшей плотности популяции и менее интенсивно при большей ее плотности

в) различные факторы среды противодействуют высокому репродуктивному потенциалу популяций

г) организмы прекращают размножение после того, как численность популяции превысит средний уровень

19. Популяция может расти экспоненциально:

- а) когда единственным ограничивающим ресурсом является пища
- б) когда она впервые попадает на подходящее незанятое местообитание
- в) только в случае отсутствия хищников
- г) только в лаборатории

20. Назовите наиболее важный способ увеличения численности промысловых животных:

- а) введение законов, ограничивающих промысел
- б) искусственное разведение
- в) улучшение местообитаний
- г) внесение в списки редких и исчезающих видов

21. Тип взаимодействия, когда особи одного вида поедают особей другого вида, называется:

- а) паразитизм
- б) аменсализм
- в) хищничество
- г) конкуренция

22. Тип взаимодействия, когда особи одного вида получают от других необходимые питательные вещества и место постоянного или временного обитания, называется:

- а) паразитизм б) аменсализм
в) хищничество г) конкуренция

23. Тип взаимодействия, когда сожительство особей двух видов не дает ни положительных, ни отрицательных последствий, называется:

- а) мутуализм б) аменсализм
в) нейтрализм г) квартиранство

24. Тип взаимодействия, когда особи одного вида «доедают» пищу, оставленную другими организмами или потребляют ее одновременно с тем, кто добыл, но в мизерном количестве, называется:

- а) паразитизм б) нахлебничество
в) нейтрализм г) конкуренция

25. Тип взаимодействия, когда особи одного вида или нескольких видов со сходными потребностями сосуществуют при ограниченных ресурсах, что приводит к снижению жизненных показателей взаимодействующих особей, называется:

- а) паразитизм б) аменсализм
в) хищничество г) конкуренция

26. Тип взаимодействия, когда осуществляется совместное взаимовыгодное сосуществование особей двух или более видов, называется:

- а) паразитизм б) аменсализм
в) мутуализм г) нейтрализм

27. Тип взаимодействия, когда особи одного вида предоставляют убежище особям другого вида, и это не приносит им ни вреда, ни пользы, называется:

- а) паразитизм б) аменсализм
в) нахлебничество г) квартиранство

28. Тип взаимодействия, когда особи одного вида не получают ни вреда, ни пользы, однако, осуществляют вредное воздействие на особей другого вида, называется:

- а) паразитизм б) аменсализм
в) хищничество г) конкуренция

29. Биоценоз – это совокупность организмов:

- а) одного вида, обитающих на участке ареала
- б) обитающих на участке среды, между которыми происходит круговорот веществ
- в) одного вида, обитающих на однородных участках ареала
- г) обитающих в одной биогеографической области

30. Распределение особей популяции в пространстве, когда местонахождение одной особи не зависит от другой, называется:

- а) групповое б) регулярное
в) случайное г) циклическое

31. Распределение особей популяции в пространстве, когда расстояние между особями, составляющими популяцию более или менее одинаковое, называется:

- а) групповое б) регулярное
в) случайное г) циклическое

32. Распределение особей популяции в пространстве, когда особи распределяются по территории не по одиночке, а группами, называется:

- а) групповое б) регулярное
в) случайное г) циклическое

33. Экосистема умеренной биопродуктивности (0,25–1,0 кг/м² в год):

- а) коралловый риф
б) заросли тростника в
дельте Волги
в) сенокосные луга
г) посевы кукурузы

34. Продуктивность кораллового рифа больше продуктивности большинства районов открытого океана вблизи экватора, потому что коралловый риф получает больше:

- а) солнечного света
- б) элементов питания
- в) воды
- г) тепла

35. Примерами циклических изменений, происходящих в экосистемах, являются:

- а) листопад
- б) зарастание озера
- в) нашествие саранчи
- г) усыхание болота

36. Примерами поступательных изменений, происходящих в экосистемах, являются:

- а) листопад
- б) зарастание озера
- в) нашествие саранчи
- г) усыхание болота

37. Количество растительной биомассы, сохраняемое одной особью гигантской вечерницы (один из видов летучей мыши), весящей около 50 г и питающейся крупными жуками, составляет:

- а) 50 г
- б) 5000 г
- в) 500 г
- г) 50000 г

38. Преимуществом кочевого образа жизни является:

- а) независимость от запасов пищи на территории
- б) высокая выживаемость потомства
- в) хорошая защита от врагов
- г) наличие постоянных убежищ

39. Свойствами К-стратегов являются:

а) большая продолжительность жизни

б) быстрое развитие особей

в) высокая плодовитость

г) крупные размеры

40. Свойствами r-стратегов являются:

а) большая продолжительность жизни

б) быстрое

развитие особей

в) высокая плодовитость

г) крупные

размеры

41. Раздел общей экологии, изучающий популяции, называется:

а) аутэкология

б) синэкология

в) социальная экология

г) демэкология

42. К динамическим показателям популяции относятся:

а) смертность

б) численность

в) плотность

г) рождаемость

43. К статическим показателям популяции относятся:

а) смертность

б) численность

в) плотность

г) рождаемость

44. Теорию биоценотической регуляции численности популяции

сформулировал:

а) К. Мебиус

б) В. Иогансен

в) К. Фридерихс

г) Ч. Элтон

45. К факторам, составляющим биотический потенциал популяции,

относятся:

а) конкуренция

б) способность к расселению

в) нехватка питания

г) рождаемость

46. К факторам, составляющим сопротивление среды, относятся:

а) конкуренция

б) способность к расселению

в) нехватка питания

г) рождаемость

47. Особи популяции, возраст которых не достиг способности к воспроизведению, относятся к этой возрастной группе:

а) пострепродуктивная

б) прerreпродуктивная

в) репродуктивная

г) сенильная

48. Группа особей популяции, способная воспроизводить новые особи, называется:

а) пострепродуктивная

б) прerreпродуктивная

в) репродуктивная

г) сенильная

49. К механизмам поддержания генетической гетерогенности популяции относятся:

а) иерархия и сексуальное доминирование
б) территориальная агрессия

в) маркировка территории
г) возрастной кросс

50. Число особей популяции, погибших в единицу времени:

а) падеж
б) удельная смертность

в) абсолютная смертность
г) выживаемость

51. Феномен самоизреживания вследствие конкуренции особей внутри популяции и выживания наиболее сильных характерен для:

а) позвоночных животных
б) растений

в) беспозвоночных животных
г) микроорганизмов

52. В классификации жизненных форм высших растений, предложенной К. Раункиером, растения с почками возобновления, расположенными высоко (более 30 см) над землей, называются:

а) хамеофиты
б) терофиты

в) фанерофиты
г) криптофиты

53. В классификации жизненных форм высших растений, предложенной К. Раункиером, растения с почками возобновления, расположенными невысоко или у самой поверхности земли, называются:

а) хамеофиты
б) гемикриптофиты

в) фанерофиты
г) криптофиты

54. В классификации жизненных форм высших растений, предложенной К. Раункиером, растения с почками возобновления, расположенными в почве или под водой, называются:

а) хамеофиты
б) гемикриптофиты

в) фанерофиты
г) криптофиты

55. В классификации жизненных форм высших растений, предложенной К. Раункиером, растения с почками возобновления, расположенными на почве или в ее поверхностном слое, называются:

- а) хамеофиты
- б) гемикриптофиты
- в) фанерофиты
- г) криптофиты

56. В классификации жизненных форм высших растений, предложенной К. Раункиером, растения возобновление которых идет только за счет семян, называются:

- а) хамеофиты
- б) терофиты
- в) фанерофиты
- г) криптофиты

57. Один из вариантов автогенной сукцессии, начинающийся «от нуля», в условиях, где практически не было жизни, которая в ходе сукцессии осваивает новое пространство, называется:

- а) первичная автотрофная
- б) аллогенная
- в) вторичная автотрофная
- г) гетеротрофная

58. Изменения экосистем под влиянием внешнего по отношению к ним фактора, называется:

- а) первичная автотрофная сукцессия
- б) аллогенная сукцессия
- в) вторичная автотрофная сукцессия
- г) гетеротрофная сукцессия

59. Трофический уровень, на котором утилизируется внешняя энергия и создается масса органического вещества, представлен:

- а) консументами I порядка
- б) продуцентами
- в) консументами II порядка
- г) редуцентами

60. Трофический уровень, на котором происходит разложение органического вещества, представлен:

- а) консументами I порядка
- б) продуцентами
- в) консументами II порядка
- г) редуцентами

Глоссарий

АБИОТИЧЕСКИЙ - неживой; отделенный или независимый от других существ (фактор, воздействие, условие, среда и т.д.)

АВТОТРОФ (ГЕЛИОТРОФ) - организм, синтезирующий из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии Солнца (гелиотроф) или энергии, освобождаемой при химических реакциях (хемотроф).

АГРОСФЕРА (А.) - часть биосферы, вовлеченная в сельскохозяйственное использование (т. е. занятая агроэкосистемами). На долю А. приходится примерно 30% суши, в том числе около 10% занято пашней, а остальное — естественными кормовыми угодьями. Это соотношение различается в разных районах мира. Резервы расширения А. исчерпаны, дальнейшее увеличение доли А., особенно за счет уничтожения лесов, будет неминуемо усугублять кризисную ситуацию на планете. Ресурсы А. разрушаются, поскольку использование земель проводится без соблюдения экологических требований. За последние 50 лет темп потери продуктивной пашни в мире достиг 6 млн га в год, происходит деградация пастбищ вследствие быстрого наращивания поголовья скота (в 1986 г. оно составляло 5% от всей биомассы животных, в 1990 г. — 20% и при сохранении такой тенденции к 2000 г. достигнет 40%).

Пахотные почвы загрязняются остатками пестицидов и тяжелыми металлами, ухудшаются их физические свойства (происходит разрушение структуры и уплотнение). Колоссальный ущерб А. наносит гидромелиорация. Под влиянием эрозии почв, вторичного засоления почв и перевыпаса происходит процесс опустынивания.

А. также разрушается под влиянием промышленности, в особенности энергетических и металлургических комплексов.

Экологическая ситуация в А. особенно ухудшилась после зеленой революции, и это стимулировало развитие агроэкологии и попытки решения проблемы продовольственной безопасности с учетом экологических требований.

АГРОЭКОЛОГИЯ (А.) - комплекс наук, исследующих возможности сельскохозяйственного использования земель для получения растениеводческой и животноводческой продукции при одновременном сохранении сельскохозяйственных ресурсов (почв, естественных кормовых угодий, гидрологических характеристик агроландшафтов), биологического разнообразия и защите экологической среды обитания человека и производимой продукции от сельскохозяйственного загрязнения. А. сформировалась как раздел экологии во второй половине XX века. Особенно быстро А. развивается в последние два десятилетия в связи с резким ухудшением экологической ситуации в агросфере.

Идеи сохранения ресурсов сельского хозяйства высказывались уже в античные времена римскими прагматиками Колумеллой, Варроном и Плинием Старшим. Предтечи современной А. - А.Т. Болотов (1738—1833) и В.Р. Вильямс (1863—1939). Оба обосновывали необходимость оптимального соотношения между площадью пашни, естественных кормовых угодий и леса и поголовьем скота, при котором обеспечиваются частичная замкнутость круговоротов питательных веществ и сохранение плодородия почв - основного ресурса сельскохозяйственного производства. Основные методологические установки современной А. - экологический императив, адаптивный подход и обеспечение сестайнинга агроэкосистем.

Главная задача А. - активизация биологического потенциала агроэкосистем и составляющих их элементов на всех уровнях (от отдельного растения и животного до всей агроэкосистемы) и замена значительной части антропогенной энергии внутренней энергией биологических процессов. А. ориентирует на: селекцию адаптивных сортов растений и пород животных; создание гетерогенных сортовых агропопуляций и сортосмесей растений и смешанных возрастных и породных групп скота; использование севооборотов, поликультур; формирование системы полезных симбиотических связей за счет повышения биологического разнообразия агроэкосистемы; экологическую оптимизацию структуры агроэкосистем.

Важный аспект А. - разработка методов воздействия на почвы и их население (фауну, микроорганизмы) с целью активизации процессов биологической азотфиксации, гумификации, деструкции остатков пестицидов и управления процессами минерализации органического вещества и нитрификации. Весь комплекс экологически обоснованных воздействий человека на почву объединяется адаптивной системой земледелия.

АГРОЭКОСИСТЕМА (А.) - экологическая система, объединяющая участок территории (географический ландшафт), занятый хозяйством, производящим сельскохозяйственную продукцию. В состав А. входят: почвы с их населением (животные, водоросли, грибы, бактерии); поля-агроценозы; скот; фрагменты естественных и полуестественных экосистем (леса, естественные кормовые угодья, болота, водоемы); человек.

Основные черты А. определяет человек, который стоит на вершине экологической пирамиды и заинтересован в получении максимального количества сельскохозяйственной продукции. При этом, если человек следует экологическому императиву, он сохраняет почвы, биологическое разнообразие, не допускает сельскохозяйственного загрязнения и получает экологически чистую продукцию, а А. приобретает черты устойчивости (сестайнинга).

А. - автотрофная экосистема, основным источником энергии для которой является Солнце. Солнечная энергия усваивается растениями-продуцентами и фиксируется в урожае растениеводческой продукции или передается по пищевым цепям консументам, главные из которых - скот, и редуцентам - прежде всего обитающим в почве животным-детритофагам. Перерабатывая органические остатки, они способствуют деятельности микроорганизмов-редуцентов, которые пополняют запас элементов питания, доступных корням растений. Большую роль в А. играют бактерии-азотфиксаторы, из которых наиболее важны виды, симбиотически связанные с бобовыми, так как при обработке почвы плугом биологическая азотфиксация за счет свободноживущих бактерий снижается в 4-5 раз.

В отличие от естественных экосистем А. более открыты, и из них происходит отток вещества и энергии с урожаем, животноводческой продукцией, а также в результате разрушения почв (дегумификация и эрозия почв). Для компенсации этих потерь и контроля состава А. (регулирование плотности популяций сорных растений, насекомых-вредителей и др.) человек вводит в А. дополнительные элементы питания (азотные, фосфорные и калийные удобрения) и затрачивает энергию на производство, транспортировку и внесение минеральных и органических удобрений и пестицидов, производство и ремонт сельскохозяйственных машин, горючее и т. д. Однако величина антропогенной энергии даже в наиболее энергонасыщенных хозяйствах составляет менее 1% от энергии Солнца, которая фиксируется растениями А.

А. весьма разнообразны и могут различаться по специализации (растениеводческие, животноводческие, комплексные) и по величине вложений антропогенной энергии (экстенсивные, компромиссные, интенсивные). Существуют как небольшие аборигенные фермы, где используется только ручной труд и реже - мускульная сила животных, так и высокомеханизированные хозяйства и скотооткормочные комплексы, потребляющие много антропогенной энергии.

Растениеводческие А. В экстенсивном хозяйстве используется залежно-переложная система земледелия (в условиях лесной зоны - подсечно-огневая система земледелия). В таких системах происходит постоянная ротация (заменяемость) участков пашни и естественной растительности, в результате чего восстанавливается плодородие почв.

При компромиссном хозяйстве почвовосстанавливающую роль играют посевы многолетних трав и однолетних бобовых культур в севооборотах, а также сидераты (зеленые удобрения). В умеренном количестве используются фосфорно-калийные удобрения, а для контроля плотности насекомых-вредителей — биологические методы защиты растений и система полезных симбиотических связей. В интенсивном хозяйстве сохраняется та же схема производства, что и при компромиссном, но резко увеличиваются дозы мине-

ральных удобрений, возможны полив и использование пестицидов в высоких дозах. Севообороты упрощаются до двух-трех звеньев и не включают сидератов или используется монокультура. С увеличением вложений антропогенной энергии возрастает риск разрушения почв.

Животноводческие А. Экстенсивный вариант — это выпас скота на естественных кормовых угодьях (с сенокошением или без него в зависимости от климата). Вложения антропогенной энергии при этом минимальны и сводятся к затратам на жизнеобеспечение пастухов и первичную обработку животноводческой продукции.

При компромиссном варианте корм производится на естественных кормовых угодьях и на пашне (многолетние травы, пропашные культуры и др.), плодородие почв которой поддерживается внесением навоза, возможно использование невысоких доз фосфорно-калийных удобрений. При интенсивном варианте животноводческая продукция производится на скотооткормочных комплексах, а корма получают с пашни при высоких вложениях энергии и кроме того завозят из других районов (в таких странах, как Нидерланды или Сингапур - даже из других государств). Часть навоза вносится на поля, но его количество оказывается больше, чем можно внести в почву. Комплексные А. При низких энергетических вложениях сохраняется ротация полей и естественных кормовых угодий (часть пашни через определенное время забрасывается для естественного восстановления плодородия, хотя частично оно поддерживается за счет навоза). Минеральные удобрения либо не используются, либо вносятся в низких дозах фосфорно-калийные туки. Обеспечение почвы азотом достигается за счет биологической азотфиксации. Такой вариант хозяйства характерен для альтернативных систем земледелия. По существу такие А. создавал А.Т. Болотов.

При интенсивном варианте производство кормов на естественных кормовых угодьях минимизируется, и с пашни получают как растениеводческую продукцию, так и корм для скота. Дозы вносимых удобрений и пестицидов высокие. Возможен полив. При компромиссном варианте наиболее полно реализуется адаптивный подход. Площадь пашни ограничена, ее плодородие поддерживается навозом, севооборотами и умеренными дозами фосфорно-калийных удобрений. Контроль сорняков, насекомых-вредителей и болезней культурных растений проводится либо биометодом, либо интегрированным методом защиты растений. Скот получает корм, как на естественных кормовых угодьях, так и с пашни, поскольку в севооборотах значительное место занимают многолетние травы и кормовые однолетние бобовые культуры. Все это позволяет поддерживать достаточно высокую продуктивность А. Поскольку с увеличением вложений антропогенной энергии затрудняется достижение сестайнинга А., наиболее оправданы экстенсивные животноводче-

ские А. в условиях, где нет возможности получать растениеводческую продукцию, и комплексные А. В первом случае необходимо регулирование пастбищных нагрузок для исключения пастбищной дигрессии. Возможны А. с дистанционным управлением, когда по существу сохраняется естественная экосистема, которая рационально используется. Например, в тундрах животным компонентом А. является дикий олень, в степях - сайгак, в саваннах - сложные многовидовые стада копытных (антилопы, зебры и т. д.), а человек изымает часть животных в соответствии с нормативом максимально допустимого урожая, обеспечивающим сохранность популяций. За счет дифференциации экологических ниш и более полного и равномерного потребления растительной биомассы такие А. могут давать мяса в несколько раз больше, чем А. с одним-двумя видами скота. Повышается эффективность использования пастбищ при совместном содержании скота разных видов и даже при разновозрастном стаде животных одного вида. Во втором случае главное условие обеспечения сестайнинга - экологическая оптимизация структуры А.

АДАПТАЦИЯ [позднелат. adaptatio - приспособление, прилаживание] - совокупность морфофизиологических, популяционных и других свойств живых организмов, обеспечивающих возможность устойчивого выживания в конкретных условиях среды. Различают общую А. (приспособление к широкому диапазону условий среды) и частные А. (приспособление к локальным или специфическим условиям среды). Многочисленные факторы экологические подразделяют на адекватные и неадекватные врожденным и приобретенным свойствам организма. К адекватным условиям среды организмы адаптированы в результате длительной эволюции и онтогенеза, в результате чего у них сформировались устойчивые адаптивные механизмы. В неадекватных условиях полной А. организмы достигают не всегда. К некоторым факторам среды А. может быть частичной, в крайне же экстремальных условиях организмы могут оказаться полностью не способны к А. В последнем случае организмы ищут более подходящую среду, и возникают процессы миграции и реиммиграции.

АГРОХИМИКАТЫ - удобрения, химические мелиоранты, кормовые добавки, предназначенные для питания растений, регулирования плодородия почв и подкормки животных (*закон "О безопасном обращении с пестицидами и агрохимикатами"*).

АГРОЭКОСИСТЕМА (АГРОЦЕНОЗ) - созданный с целью получения сельскохозяйственной продукции и регулярно поддерживаемый человеком биогеоценоз (поле, пастбище, огород, сад, защитное лесное насаждение и т. д.). Без поддержки человека агроэкосистемы быстро распадаются, возвращаясь к естественному состоянию.

АЗОТФИКСАЦИЯ - процесс химического превращения атмосферного газообразного азота в нитраты или аммиак, которые могут использоваться растениями для синтеза аминокислот и других азотсодержащих органических молекул

АКВАТОРИЯ - водное пространство, ограниченное естественными, искусственными или условными границами (*Водный Кодекс Российской Федерации*).

АЛЛЕЛОПАТИЯ - взаимное или одностороннее влияние совместно произрастающих растений через изменение ими окружающей их среды путем выделения жидких и газообразных химических продуктов жизнедеятельности. Несовместимые виды нельзя выращивать вместе. Явление аллелопатии следует учитывать при составлении букетов.

АЛЛЕЛОГЕН - химическое вещество, вызывающее аллелопатию.

АЛЬБЕДО [от лат. albus - светлый] - величина, характеризующая отражательную способность любой поверхности; выражается отношением радиации, отражаемой поверхностью, к солнечной радиации, поступившей на поверхность. Напр., А. чернозема - 0,15; песка 0,3-0,4; среднее А. Земли - 0,39; Луны - 0,07.

АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ - разнообразие внутри местообитания или внутри сообщества на видовом уровне.

АМЕНСАЛИЗМ - форма антибиоза, при которой один из совместно обитающих видов угнетает другой, не получая от этого ни вреда, ни пользы. Пример: светолюбивые травы, растущие под елью, страдают от сильного затемнения, в то время как сами на дерево не влияют.

АМПЛИТУДА ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ [лат. amplitudo - величина] - пределы приспособляемости вида или сообщества к изменяющимся условиям среды.

АНАЭРОБНЫЙ - существующий или протекающий в отсутствие кислорода (организм, процесс и т. д.)

АНТИБИОЗ - тип биотической связи, когда обе взаимодействующие популяции (или одна из них) испытывают отрицательное влияние друг на друга.

АНТРОПОГЕННАЯ НАГРУЗКА (А.н.) — степень воздействия человека, его деятельности на природу. А.н. включает использование ресурсов популяций видов, входящих в экосистемы (охота, рыбная ловля, заготовка лекарственных растений, рубка деревьев), выпас скота, рекреационное воздействие, загрязнение (сброс в водоемы промышленных, бытовых и сельскохозяйственных стоков, выпадение из атмосферы взвешенных твердых веществ или кислотных дождей) и др. Если А.н. изменяется год от года, то она может быть причиной флуктуаций экосистем, если действует на экосистемы постоянно — то причиной экологической сукцессии. При рациональном природопользовании А.н. регули-

руются с помощью экологического нормирования до уровня, который безопасен для экосистем.

АНТРОПОГЕННАЯ ЭНЕРГИЯ (в агроэкосистеме, А.э.) - энергия, получаемая человеком, как правило, из исчерпаемых источников и затрачиваемая на поддержание состава и структуры агроэкосистемы. А.э. поступает в агроэкосистему в форме связанной энергии, уже затраченной на производство сельскохозяйственной техники, удобрений, пестицидов, горючего и т. д. Прямые затраты А.э. в сельском хозяйстве составляют не более 50% (в том числе на горючее — 35%), остальную часть составляют косвенные затраты (30% — на производство сельскохозяйственных машин). Однако при этом даже самые высокие вложения А.э. в агроэкосистему составляют не более 1% ее энергетического бюджета, основа которого — неисчерпаемая экологически чистая солнечная энергия. Основные статьи прямых затрат А.э. в агроэкосистеме следующие.

1. Растениеводство (получение первичной биологической продукции): селекция и семеноводство (энерготраты за пределами конкретной агроэкосистемы — на селекционных станциях, в научно-исследовательских институтах, на сортоучастках, в семеноводческих хозяйствах и т. д.); обеспечение условий для развития растений (вспашка, культивация, контроль засоренности посевов, насекомых-вредителей, болезней); улучшение условий почвенного питания растений (минеральные и органические удобрения, полив); сохранение семян культурных растений в зимнее время (энергия для зернохранилищ).

2. Животноводство (конверсия первичной биологической продукции во вторичную): производство и подготовка кормов к скармливанию (заготовка сена, выращивание корнеплодов и зерна на кормовые цели, силосование, приготовление сенажа и комбикорма, запаривание соломы и т. д.); поддержание оптимальной температуры среды обитания животных в зимний период (строительство и отопливание животноводческих помещений); обеспечение высокой продуктивности животных (удойность, привесы, настриг шерсти, яйценоскость и др.) за счет использования химических стимуляторов, витаминов, антибиотиков и т. д.

3. Транспорт (перенос вещества и энергии внутри агроэкосистемы, между агроэкосистемами и городскими экосистемами или между несколькими агроэкосистемами): перемещение вещества по пищевой цепи «продуцент — консумент» (подвоз кормов); перемещение вещества в обратном направлении (вывоз навоза на поля); отток вещества из агроэкосистемы (вывоз готовой продукции на элеватор, мясокомбинат и т. д.); приток вещества в агроэкосистему (завоз семян, удобрений, горючего, техники, строительных материалов и т. д.). Не все эти статьи одинаково расточительны. Наибольшее количество А.э. за-

трачивается на горючее для работы сельскохозяйственной техники, на производство удобрений (в первую очередь азотных) и самой техники.

История сельского хозяйства — это история последовательного наращивания вложения А.э. и энергетического удорожания производимой продукции. Если «с огорода папуасов» на 1 Кал мышечной энергии получается 15 Кал пищи, то в современном высокомеханизированном и химизированном хозяйстве это соотношение обратное (на 15 Кал А.э. получается 1 Кал пищи). Экономический эффект от наращивания величины А.э. подчиняется действию закона убывающей эффективности (например, чтобы поднять урожайность пшеницы с 10 до 15 ц/га, нужно гораздо меньше А.э., чем для получения дополнительных 5 ц при исходном урожае 25 ц/га). Поэтому для удвоения урожайности сельскохозяйственных культур в США в первой половине нашего столетия потребовалось увеличить вложения А.э. в 10 раз. Общей тенденцией развития современного сельского хозяйства является энергосбережение.

АНТРОПОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРИРОДЕ - изменения, происходящие в природе в результате хозяйственной деятельности человека.

АНТРОПОГЕННЫЕ СУКЦЕССИИ (А.с.) - экологические сукцессии, которые протекают под влиянием деятельности человека. А.с. вызываются либо постоянно действующим внешним фактором (выпас, вытаптывание, загрязнение), либо представляют процесс восстановления экосистем после их нарушения человеком (зарастание залежи, восстановление пастбищ после прекращения интенсивного выпаса, восстановление леса на вырубке и др.). В современной биосфере А.с. играют огромную роль. Необходим экологический мониторинг А.с. с целью прогноза их дальнейшего развития и разработки подходов управления А.с. для уменьшения вреда, который человек наносит биосфере. А.с. очень разнообразны. Они могут иметь разную длительность (от нескольких лет до тысячелетий), быть прогрессивными (сопровождаются повышением биологической продукции экосистем и их видового богатства) или регрессивными (значения этих показателей уменьшаются)

АНТРОПОГЕННЫЙ - обязанный своим происхождением деятельности человека. В некоторых научных изданиях встречается термин "антропический" так как ряд авторов считают его более точным.

АНТРОПОГЕННЫЙ ФАКТОР - влияние, оказываемое человеком и его деятельностью на организмы, биогеоценозы, ландшафты, биосферу (в отличие от естественных или природных факторов). А.ф. могут влиять на целые экосистемы и их части (организмы, популяции, сообщества, биоценозы). А.ф. могут опосредствоваться через влияние биотических факторов (при уничтожении некоторых видов или, напротив, при интродукции ви-

дов) и абиотических факторов (влияние на климат, загрязнение атмосферы, воды и др.). Результатом действия А.ф. могут быть нарушения (резкие изменения) или антропогенные сукцессии. В настоящее время А.ф. являются важным фактором нарушения биосферы. Для ограничения влияния А.ф. осуществляются экологический мониторинг и экологическое нормирование. Контроль и снижение интенсивности влияния А.ф. являются одним из главных условий построения общества устойчивого развития.

АРЕАЛ [от лат. *area* - площадь, пространство] - область распространения организмов определенного вида, рода, семейства или какой-либо другой систематической категории. В настоящее время под действием антропогенных факторов А. многих видов растений и животных, связанных с естественными экосистемами, уменьшились и стали прерывистыми. В то же время А. видов, адаптированных к хозяйственной деятельности человека, напротив, расширяются. В степной зоне РФ, к примеру, за последние годы резко сократились и стали прерывистыми А. многих видов ковылей (перистого, Залесского, красивейшего, Лессинга), однако расширился А. устойчивого к выпасу ковыля-волосатика. А. исследуются биогеографией (ботанической географией и зоогеографией). Эти науки используют специальные классификации А., которыми отражаются закономерности распределения видов по широтному градиенту (т. е. по зонам — арктическая, таежная, широколиственных лесов, лесостепная, степная, полупустынная, пустынная), по географическим секторам (дальневосточный, восточно-сибирский, западно-сибирский, восточно-европейский, западно-европейский и др.) и по высотным поясам (субальпийский, альпийский и др.).

А. разных видов различаются по размеру, есть виды-эндемики, которые распространены на небольшой территории (иногда на одной вершине горы), и, наоборот, имеющие А., которые охватывают несколько материков. Широкие А. характерны для видов, распространение которых связано с деятельностью человека. Анализ А. видов естественной флоры и фауны — элемент биологического мониторинга и системы охраны флоры и фауны.

АРЕАЛ ЕСТЕСТВЕННЫЙ - ареал, не измененный человеческой деятельностью.

АРЕАЛ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ - регион, где вид может обитать в связи с наличием подходящих для него условий вне зависимости от того, где расположен этот регион и отделен ли он непреодолимыми для вида преградами.

АРИДИЗАЦИЯ СУШИ [от лат. *aridus* - сухой] - сложный и разнообразный комплекс процессов уменьшения степени увлажненности территорий и вызванного этим сокращения биологической продуктивности экосистем. А. происходит как в силу природных (циклические изменения климата), так и антропогенных (откачка подземных вод, эрозия,

пыльные бури) причин. Следствием А. является опустынивание и углубление степени сухости пустынных территорий. Син.: Ксеротизация местности.

АРИДНЫЙ КЛИМАТ [от лат. aridus - сухой] - сухой климат областей с недостаточным атмосферным увлажнением и высокими температурами воздуха, испытывающими большие суточные колебания. В условиях А.к. преобладают ландшафты пустынь и полупустынь, широко распространены эоловые формы рельефа.

АСПЕКТ РАСТИТЕЛЬНЫЙ - внешний вид или физиономия растительного сообщества; зависит от флористического состава и ярусного строения сообщества, встречаемости видов и их ритмологической фазы.

АССОЦИАЦИЯ ГЕОХИМИЧЕСКАЯ [лат. associatio - соединение] - группа химических элементов, находящихся в отдельных природных областях поверхностного слоя земной коры. Так, первая А.г., образуемая водородом, углеродом, азотом и кислородом, соответствует живому веществу. Концепция А.г. разработана В.И. Вернадским и А.Е. Ферсманом.

АССОЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ [от лат. associatio - соединение] - группа однородных или разнородных организмов, популяций, совместно обитающих в определенных природных условиях. А.э. может иметь временный или постоянный характер в зависимости от условий среды и жизненных потребностей. Ср. Сообщество.

АТМОСФЕРА [от гр. atmos - пар и sphaire - шар] - газообразная оболочка Земли и других небесных тел. У земной поверхности в основном состоит из азота (78,08%), кислорода (20,95%), аргона (0,93%), водяного пара (0,2-2,6%), углекислого газа (0,03%). Газовый состав А. служит "наиболее ярким интегральным индикатором состояния биосферы". По распределению температуры с высотой А. делят на следующие слои: тропосферу (нижний 12-километровый слой, влияющий на погоду; в ней содержатся взвешенные в воздухе водяные пары, перемещающиеся при неравномерном нагреве поверхности планеты; составляет 2/3 массы всей А.), где наблюдается интенсивная атмосферная турбулентность и развиваются погодные процессы (образование облаков, выпадение осадков и пр.); над тропосферой расположен переходный слой - тропопауза, выше которой стратосфера (достигает высоты 50 км; она включает озоновый слой с максимальной концентрацией озона на высоте от 20 до 30 км), мезосфера (находится на высоте от 50 до 85 км), термосфера и экзосфера, составляющие вместе т. н. верхние слои А.

АТМОСФЕРНОЕ ИЗЛУЧЕНИЕ - собственное инфракрасное излучение атмосферы и облаков в пределах длин волн от 4 до 120 мкм.

АТМОСФЕРНЫЕ ОСАДКИ - вода в капельножидком (дождь, морось) и твердом (снег, крупа, град) состоянии, выпадающая из облаков или осаждающаяся непосредствен-

но из воздуха на поверхность Земли и предметов (роса, изморось, иней, гололед) в результате конденсации водяного пара, находящегося в воздухе. А.о. - это также количество выпавшей воды в определенном месте за определенный промежуток времени (обычно измеряется толщиной слоя выпавшей воды в мм). В среднем на земном шаре выпадает ок. 1000 мм осадков в год, а в пустынях и высоких широтах - менее 250 мм.

АТМОСФЕРНЫЙ ВОЗДУХ - жизненно важный компонент окружающей природной среды, представляющий собой естественную смесь газов атмосферы, находящуюся за пределами жилых, производственных и иных помещений (*закон "Об охране атмосферного воздуха"*).

АУТЭКОЛОГИЯ (А.) - раздел экологии, изучающий влияние факторов окружающей среды на отдельные организмы, популяции и виды (растений, животных, грибов, бактерий). Задача А. — выявление физиологических, морфологических и прочих приспособлений (адаптаций) видов к различным экологическим условиям: режиму увлажнения, высоким и низким температурам, засолению почвы (для растений). В последние годы у А. появилась новая задача — изучение механизмов реагирования организмов на различные варианты химического и физического загрязнения (включая радиоактивное загрязнение) среды.

Теоретическая основа А. — ее законы. Первый закон А. — закон оптимума: по любому экологическому фактору любой организм имеет определенные пределы распространения (пределы толерантности). Как правило, в центре ряда значений фактора, ограниченного пределами толерантности, лежит область наиболее благоприятных условий жизни организма, при которых формируется самая большая биомасса и высокая плотность популяции. Напротив, у границ толерантности расположены зоны угнетения организмов, когда падает плотность их популяций и виды становятся наиболее уязвимыми к действию неблагоприятных экологических факторов, включая и влияние человека. Второй закон А. — индивидуальность экологии видов: каждый вид по каждому экологическому фактору распределен по-своему, кривые распределений разных видов перекрываются, но их оптимумы различаются. По этой причине при изменении условий среды в пространстве (например, от сухой вершины холма к влажному лугу) или во времени (при пересыхании озера, при усилении выпаса, при зарастании скал) состав экосистем изменяется постепенно. Известный российский эколог Л. Г. Раменский сформулировал этот закон образно: «Виды — это не рота солдат, марширующих в ногу».

Третий закон А. — закон лимитирующих (ограничивающих) факторов: наиболее важным для распределения вида является тот фактор, значения которого находятся в минимуме или максимуме. Например, в степной зоне лимитирующим фактором развития

растений является увлажнение (значение находится в минимуме) или засоление почвы (значение находится в максимуме), а в лесной — ее обеспеченность питательными элементами (значения находятся в минимуме).

Законы А. широко используются в сельскохозяйственной практике, например, при выборе сортов растений и пород животных, которые наиболее целесообразно выращивать или разводить в конкретном районе.

АЦИДИФИКАЦИЯ (почв, природных вод) [от лат. *acidus* - кислый и *facere* - делать] - увеличение кислотности (уменьшение величины водородного показателя - pH) природных компонентов (воды, почвы); происходит вследствие применения физиологически кислых минеральных удобрений и выпадения кислых осадков.

АЦИДОФИЛЫ (А.) - растения кислых почв. Типичными А., обитающими на наиболее кислых субстратах (pH 3,5—4,5), являются растения сфагновых болот: клюква, багульник, сфагновые мхи. На сильно кислых почвах растут и вереск, белоус, щучка извилистая, щавелек малый. На среднекислых и слабокислых почвах (pH 4,5—6,5) обитают полевика собачья, щучка дернистая, погребок большой. А. могут использоваться как индикаторы кислых почв, что имеет практическое применение. Например, появление в луговом травостое большого количества А. свидетельствует о нежелательном направлении изменения почв и начавшемся вырождении луга и, следовательно, о необходимости известкования почвы.

АЭРАЦИЯ - естественное или искусственное поступление кислорода в какую-либо среду (воду, почву и т. д.)

АЭРОБНЫЙ - существующий или протекающий в присутствии кислорода (организм, процесс и т. д.)

БЕЗОТХОДНЫЕ ТЕХНОЛОГИИ - технологии, в которых практически применяются знания, методы и средства с тем, чтобы в рамках потребностей человека обеспечить рациональное использование природных ресурсов и энергии и защитить окружающую среду (Определение принято Европейской экономической комиссией ООН в 1974 г.).

БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ - показатель, измеряющий степень дифференцированности видов по градиентам местообитания, то есть скорость изменения флористического состава фитоценоза по пространственным и экологическим градиентам ландшафта. Ср. Альфа-разнообразие и Гамма-разнообразие.

БИОАККУМУЛЯЦИЯ - накопление в организмах высоких трофических уровней загрязнителей, которые поступают вместе с пищей или поглощаются из окружающей среды, но не разлагаются и не выделяются обратно.

БИОАССИМИЛЯЦИЯ - превращение веществ, поступающих из внешней среды, в собственное тело организма (протоплазму его клеток или отложение запасов).

БИОГЕННОЕ ВЕЩЕСТВО - вещество, возникшее в результате жизнедеятельности организмов, например, уголь, нефть, битумы, известняки и пр.

БИОГЕННЫЕ ПОРОДЫ - горные породы, состоящие в основном из остатков вымерших животных (зоогенные горные породы), растений (фитогенные горные породы) и продуктов их жизнедеятельности.

БИОГЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ [от гр. *bios* - жизнь и *genos* - род, происхождение] - процессы, порождаемые живым веществом, связанные с ним (напр., биогенный круговорот).

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ (биогены)- химические элементы, непременно входящие в состав живых организмов. Ср. Биофилы.

БИОГЕННЫЙ КРУГОВОРОТ - см. Биологический круговорот веществ.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОБЛАСТЬ - крупное по площади флористическо-фаунистическое подразделение земного шара, выделяемого гл. обр. по общности историко-эволюционного развития фауны и флоры. Как правило, внутри обл. флора и фауна характеризуются высокой степенью однородности. При переходе же от одной обл. к др. наблюдается резкий сдвиг в таксономическом составе на уровне родов и семейств.

БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ БАРЬЕР - любое препятствие (географического и биологического характера) на пути распространения вида или сообщества популяций животных и растений. Напр., изотерма 100С лимитирует распространение к северу термита *Reticulitermes lucifugus*.

БИОГЕОГРАФИЯ [от гр. *bios* - жизнь и география] - научная дисциплина, изучающая закономерности распределения растительного покрова и животного населения в биосфере.

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ - массовые нарушения развития, роста и функционирования живых организмов, наблюдаемые на определенной территории (биогеохимической провинции) и вызванные недостаточным или избыточным содержанием в среде (биотопе) определенных элементов.

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ БАРЬЕР, или ландшафтно-геохимический барьер - зона резко повышенных концентраций тех или иных химических элементов по сравнению со средним содержанием их в данном ландшафте (ландшафтным кларком). Б.б. возникает, как правило, в зоне контакта между элементарными ландшафтами (фациями, биогеоценозами), отличающимися по физическим (напр., фильтрационным), химическим (различие окислительно-восстановительных, кислотно-щелочных условий) или биологическим (ак-

тивная деятельность определенных групп микроорганизмов) свойствам. Ср.: Геохимический барьер.

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ химических элементов - циклические процессы перемещения и трансформации химических элементов в пределах биосферы, происходящие между ее (био)хорологическими подразделениями: биогеоценозами, ландшафтами и т.п. Ср. Биологический круговорот веществ и Геологический круговорот веществ.

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ - круговорот химических веществ из неорганической природы через живые организмы обратно в неорганическую природу. Эта биогенная миграция атомов совершается с использованием солнечной энергии и энергии химических реакций и проявляется в процессе обмена веществ, росте и размножении организмов.

БИОГЕОЦЕНОЗ [от гр. *bios* - жизнь, *ge* - земля и *koinos* - общий] - "совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов и определенные типы обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии". Б. - основной объект исследования биогеоценологии. Б. - элементарная биохорологическая структурная единица витасферы и в этом смысле синонимичен понятиям фация и элементарный ландшафт, хотя в отличие от последних обязательно включает живое вещество. Понятие Б. близко к понятию экосистема, но последняя лишена строгой биохорологической основы.

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ [от гр. *bios* - жизнь, *ge* - земля, *koinos* - общий и *logos* - слово, учение] - научная дисциплина, исследующая строение и функционирование биогеоценозов, отрасль знания на стыке биологии (экологии) и географии.

БИОГОРИЗОНТЫ - функциональные подразделения слоев в биоценозах (напр., горизонт листового полога в березовом лесу, горизонты почв). Термин введен Ю.П. Бяловичем (1960).

БИОДЕГРАДАЦИЯ - свойство материалов или веществ изменять свою структуру или качество под влиянием биологических объектов.

БИОДИАГНОСТИКА [от гр. *bios* - жизнь и *diagnosticos* - способный распознавать] - выявление причин или факторов изменения состояния среды на основе видов био-

индикаторов с узко специфичными реакциями и отношениями. Включает биоиндикацию и биотестирование.

БИОИНДИКАТОРЫ [от гр. *bios* - жизнь и лат. *indico* - указываю, определяю] - организмы, присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды. В качестве Б. могут быть использованы также сообщества организмов (биоценозы).

БИОИНДИКАЦИЯ - оценка качества среды обитания и ее отдельных характеристик по состоянию ее биоты в природных условиях.

БИОКОСНОЕ ТЕЛО [от гр. *bios* - жизнь и косный] - тело, создаваемое одновременно живыми организмами и косными процессами и являющее собой закономерную структуру из живого и косного вещества. Примеры Б.т. по В.И. Вернадскому [10]: почва, морская, речная, озерная вода, нефть, битумы.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АЗОТФИКСАЦИЯ (Б.а.) - усвоение некоторыми микроорганизмами молекулярного азота атмосферы и перевод его в органические соединения. Б.а. — важнейший этап круговорота азота в биосфере; основной процесс, который обеспечивает азотом естественные экосистемы; наиболее экологичный вариант обеспечения азотом агроэкосистем. Способностью Б.а. обладают некоторые бактерии, цианобактерии и актиномицеты.

Различают два основных типа Б.а.: симбиотическую и ассоциативную. В первом случае азотфиксаторы симбиотически связаны с растениями отношениями типа мутуализма. Они образуют клубеньки на корнях растений (бактерии у бобовых, актиномицеты у ольхи) или живут на листьях растений (цианобактерии в листьях водного папоротника азолла). Во втором случае азотфиксаторы живут в почве вокруг корня (в ризосфере) и используют корневые выделения органических веществ. Есть некоторое количество бактерий-азотфиксаторов, которые свободно живут в почве, но их вклад в обеспечение растений азотом незначителен.

В естественных экосистемах преобладает ассоциативная А., которая достигает 200 кг/га азота в год, что обеспечивает круговорот азота и полностью компенсирует его потери в связи с процессами денитрификации. В агроэкосистемах роль ассоциативной Б.а. резко снижается и не превышает 40 кг/га азота в год. По этой причине для активизации Б.а. возделывают бобовые растения. В средней полосе России поле клевера или люцерны способно накопить за вегетационный сезон 200—400 кг/га азота, что полностью покрывает потребности в нем даже при интенсивном растениеводстве. В южных районах люцерна при поливе может накапливать до 700 кг/га азота в год, однако рекордсменом Б.а. является азолла, которая фиксирует за вегетационный сезон до 1000 кг/га азота.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ - совокупность биологических процессов в почве. О Б.а.п. судят по интенсивности дыхания почвы (потребление кислорода, выделение углекислоты), ферментативной активности почвы и др. показателям. Повышению Б.а.п. способствует внесение органических и бактериальных удобрений, использование сидератов и правильных севооборотов, а также применение мелиорантов (известки, гипса) для поддержания благоприятных физико-химических свойств почвы и мероприятий, улучшающих водный, окислительно-восстановительный и тепловой режимы.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ БРУТТО-ПРОДУКЦИЯ (валовая) - то же, что Биологическая продукция экосистемы.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ ВОДЫ - оценка качества воды по наличию водных организмов, являющихся индикаторами ее загрязненности (*ГОСТ 27065-86*).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ НЕТТО-ПРОДУКЦИЯ (чистая) - прирост биомассы живого вещества за вычетом отмершего за единицу времени (обычно за год).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ, биопродуктивность - способность биогеоценоза на основе использования вещества и энергии к воспроизводству органического вещества. Б.п. обычно оценивается через биологическую нетто- (первичную чистую) и брутто- (первичную общую) продукцию, выражаемые в весовых единицах на единицу площади в единицу времени (обычно за год).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ (Б.п.) - способность организмов производить органическое вещество в процессе своей жизнедеятельности. Б.п. измеряется количеством органического вещества, создаваемого за единицу времени на единицу площади (т/га/год, г/м²/день и т. д.).

Различают первичную (создаваемую растениями и другими автотрофами) и вторичную (создаваемую гетеротрофами) Б.п. В составе первичной Б.п. различается валовая (т. е. общая Б.п. фотосинтеза) и чистая Б.п. — «прибыль», которая остается в растениях после затрат на дыхание. Чем благоприятнее условия среды, тем выше «прибыль». В неблагоприятных условиях жаркой или арктической пустыни растения затрачивают на дыхание до 80% Б.п. фотосинтеза, а в благоприятных условиях при обильных ресурсах тепла и влаги — не более 30%.

При переходе энергии с одного трофического уровня на другой (от растений к фитофагам, от фитофагов к зоофагам, от хищников первого порядка к хищникам второго порядка) с затратами на дыхание и экскрементами теряется примерно 90% энергии. Кроме того, фитофаги съедают только 30% биомассы растений, остальная часть пополняет запас детрита, который затем разрушается редуцентами. Поэтому вторичная Б.п. в 20-50 раз меньше, чем первичная.

По первичной Б.п. экосистемы разделяются на четыре класса.

1. Экосистемы очень высокой Б.п. - свыше 2 кг/м^2 в год. К ним относятся высокие и густые заросли тростника в дельтах Волги, Дона и Урала. По Б.п. они близки к экосистемам тропических влажных лесов и коралловых рифов.

2. Экосистемы высокой Б.п. – $1-2 \text{ кг/м}^2$ в год. Это липово-дубовые леса, прибрежные заросли рогоза или тростника на озере, посевы кукурузы и многолетних трав, выращенные с использованием орошения и высоких доз минеральных удобрений.

3. Экосистемы умеренной Б.п. - $0,25-1 \text{ кг/м}^2$ в год. Это преобладающая часть сельскохозяйственных посевов, сосновые и березовые леса, сенокосные луга и степи, заросшие водными растениями озера, «морские луга» из водорослей

4. Экосистемы низкой Б.п. - менее $0,25 \text{ кг/м}^2$ в год. Это пустыни жаркого климата, арктические пустыни островов Северного Ледовитого океана, тундры, полупустыни Прикаспия, вытопанные скотом степные пастбища с низким и редким травостоем, горные степи, которые развиваются на почвах мощностью не более 5 см и состоят из растений-камнелюбов, покрывающих поверхность субстрата на 20-40%. Такую же низкую Б.п. имеет большинство морских экосистем.

Средняя Б.п. экосистем Земли не превышает $0,3 \text{ кг/м}^2$ в год, так как на планете преобладают низкопродуктивные экосистемы пустынь и океанов. От Б.п. отличают урожай (количество органического вещества, которое имеет хозяйственную ценность) и биомассу. Например, в урожай луга не входит накопленная за год биомасса корней и надземная биомасса, которая расположена ниже линии скашивания или скусывания травы пасущимися животными.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЕРВИЧНАЯ - прирост биомассы (фитомассы) автотрофных организмов за единицу времени.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЕРВИЧНАЯ ЧИСТАЯ - количество органического вещества, продуцируемого автотрофами в единицу времени, за вычетом затрат на дыхание. Последние составляют до половины создаваемого при фотосинтезе органического вещества. Ср. Нетто-продукция фитоценоза.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКЦИЯ ВТОРИЧНАЯ - прирост биомассы гетеротрофов за единицу времени.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ (Б.и.) - организмы, которые реагируют на изменения окружающей среды своим присутствием или отсутствием, изменением внешнего вида, химического состава, поведения.

При экологическом мониторинге загрязнений использование Б.и. часто дает более ценную информацию, чем прямая оценка загрязнения приборами, так как Б.и. реагируют

сразу на весь комплекс загрязнений. Кроме того, обладая «памятью», Б.и. своими реакциями отражают загрязнения за длительный период. На листьях деревьев при загрязнении атмосферы появляются некрозы (отмирающие участки). По присутствию некоторых устойчивых к загрязнению видов и отсутствию неустойчивых видов (например, лишайников) определяется уровень загрязнения атмосферы городов.

При использовании Б.и. важную роль играет способность некоторых видов аккумулировать загрязняющие вещества. Последствия аварии на Чернобыльской АЭС были зафиксированы в Швеции при анализе лишайников. Сигнализировать о повышенном содержании бария и стронция в окружающей среде могут береза и осина неестественно зеленым цветом листьев. Аналогично в ареале рассеяния урана вокруг месторождений лепестки иван-чая становятся белыми (в норме — розовые), у голубики темно-синие плоды приобретают белый цвет и т. д.

Для выявления разных загрязняющих веществ используются разные виды Б.и.: для общего загрязнения - лишайники и мхи, для загрязнения тяжелыми металлами - слива и фасоль, диоксидом серы — ель и люцерна, аммиаком — подсолнечник, сероводородом — шпинат и горох, полициклическими ароматическими углеводородами (ПАУ) — недотрога и др.

Используются и так называемые «живые приборы» — растения-индикаторы, высаженные на грядках, помещенные в вегетационные сосуды или в специальных коробочках (в последнем случае используют мхи, коробочки с которыми называются бриометрами). «Живые приборы» устанавливают в наиболее загрязненных частях города. При оценке загрязнения водных экосистем в качестве Б.и. могут использоваться высшие растения или микроскопические водоросли, организмы зоопланктона (инфузории-туфельки) и зообентоса (моллюски и др.). В средней полосе России в водоемах при загрязнении воды разрастаются роголистник, рдест плавающий, ряски, а в чистой воде — водокрас лягушачий и сальвиния.

С помощью Б.и. можно оценивать засоление почвы, интенсивность выпаса, изменение режима увлажнения и т. д. В этом случае как Б.и. чаще всего используется весь состав фитоценоза. Каждый вид растений имеет определенные пределы распространения (толерантности) по каждому фактору среды, и потому сам факт их совместного произрастания позволяет достаточно полно оценивать экологические факторы.

Возможности оценки среды по растительности изучаются специальным разделом ботаники — индикационной геоботаникой. Ее основной метод — использование экологических шкал, т. е. специальных таблиц, в которых для каждого вида указаны пределы его распространения по факторам увлажнения, богатства почвы, засоления, выпаса и т. д. В

России экологические шкалы были составлены Л. Г. Раменским. Широкое распространение получило использование деревьев как Б.и. изменения климата и уровня загрязнения окружающей среды. Учитывается толщина годовых колец: в годы, когда выпадало мало осадков или в атмосфере повышалась концентрация загрязняющих веществ, образовывались узкие кольца. Таким образом, на спиле ствола можно видеть отражение динамики экологических условий.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ (биометоды, Б.м.) - использование организмов и продуктов их жизнедеятельности (или их синтетических аналогов) для контроля плотности популяций насекомых-вредителей, сорных растений и грибов, вызывающих болезни сельскохозяйственных растений. Одним из первых в начале 80-х гг. прошлого столетия предложил использовать Б.м. для контроля насекомых И. И. Мечников (споры плесневого гриба против хлебного жука). Однако первый промышленный препарат на основе тюрингской бациллы был получен во Франции. Сегодня на основе этой бациллы производится не менее 20 препаратов. Примерно в это же время Б.м. был успешно применен в Калифорнии. В 1872 г. в этот район США был случайно занесен австралийский желобчатый червец, который стал страшным вредителем цитрусовых культур. В 1889 г. для борьбы с ним из Австралии был завезен его естественный враг — хищник мелкая божья коровка родолия. В течение нескольких месяцев зараженность деревьев червцом резко снизилась. Этот прием был успешно повторен еще в 50 странах, где цитрусовые страдали от червца.

Для контроля популяций сорных растений применяют микогербициды — споры патогенных грибов, направленно поражающих определенные виды. Для контроля популяций насекомых-вредителей используют энтомофагов, размножаемых в лабораториях (например, насекомых трихограмму, криптолемус), и эндобактерии, вызывающие болезни насекомых-вредителей. Для привлечения и дезориентации самцов используют сигнальные вещества — аттрактанты и репелленты; эффективным оказывается также наводнение популяции стерилизованными самцами. В настоящее время раскрыт химический состав сигнальных веществ, которые выделяются из корней растений-хозяев и вызывают прорастание семян паразитов — стриги и заразики. После опрыскивания почвы ничтожно малым количеством препарата семена паразитов прорастают и, не найдя хозяина, быстро погибают. В РФ с заразихой борются с помощью грибка фузариума и мушки фитомизы. Особенностью Б.м. является направленное действие каждого препарата или биологического агента, который поражает определенный вид сорных растений или определенный вид насекомых, хотя в последние годы используются энтомофаги, способные контролировать плотность популяций нескольких видов насекомых-вредителей. Возможно сочетание Б.м.

и умеренного использования пестицидов в сроки, когда они наименее опасны для энтомофагов. Как Б.м. рассматривается также подавление сорных растений культурами с высокой конкурентной способностью (многолетние травы, рожь), использование поликультур и сортосмесей, в которых уменьшается количество свободных экологических ниш для поселения сорных растений. Роль Б.м. в сельском хозяйстве быстро возрастает. Так, в США Б.м. используется на 8% посевной площади, в Китае за счет Б.м. использование пестицидов при возделывании хлопка снизилось на 90%. Повышается роль Б.м. и в сельском хозяйстве нашей страны. Он постепенно становится основным методом санитарного воздействия на лесные экосистемы. Так, удалось выделить форму тюрингской бациллы, вызывающую болезни сибирского шелкопряда — одного из главных вредителей наших лесов. Наиболее эффективная форма Б.м. — система полезных симбиотических связей.

К Б.м. относится и контроль натурализовавшихся и заносных видов, которые в новых условиях бурно размножаются. Так, в Австралии для ограничения размножения опунции была использована бабочка кактусовая огневка, а для борьбы с сальвинией назойливой — долгоносик. Возможно использование Б.м. для контроля паразитов животных и других нежелательных организмов. Так, в 20-х гг. расселение в водоемах Италии и Испании американской рыбки гамбузии положило конец эпидемиям малярии: личинки малярийных комаров были уничтожены рыбкой. После этого гамбузия была расселена на Ближнем Востоке, Гавайских островах и в Аргентине.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ (Б.р.) - живые источники получения необходимых человеку материальных благ (пищи, сырья для промышленности, материала для селекции культурных растений, сельскохозяйственных животных и микроорганизмов, для рекреационного использования). Б.р. — важнейшая составляющая среды обитания человека, это — растения, животные, грибы, водоросли, бактерии, а также их совокупности — сообщества и экосистемы (леса, луга, водные экосистемы, болота и др.). К Б.р. относятся также организмы, которые окультурены человеком: культурные растения, домашние животные, использующиеся в промышленности и сельском хозяйстве штаммы бактерий и грибов.

За счет способности организмов размножаться все Б.р. являются возобновимыми, однако человек должен поддерживать условия, при которых возобновимость Б.р. будет осуществляться. При современной системе использования Б.р. значительной их части угрожает уничтожение.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ, или малый К.в. - поступление веществ из почвы и атмосферы в живые организмы с соответствующим изменением их химической формы, возвращение их в почву и атмосферу в процессе жизнедеятельности

организмов и с посмертными остатками и повторное поступление в живые организмы после процессов деструкции и минерализации с помощью микроорганизмов. Такое понимание Б.к.в. (по Н.П. Ремезову, Л.Е. Родину и Н.И. Базилевич) соответствует биогеоэкологическому уровню. Точнее говорить о биологическом круговороте химических элементов, а не веществ, поскольку на разных стадиях круговорота вещества могут химически видоизменяться. По данным В.А. Ковды (1973), ежегодная величина Б.к. зольных элементов в системе почва-растение значительно превышает величину годового геохимического стока этих элементов в реки и моря и измеряется колоссальной цифрой 109 т/г. Син.: Биогенный круговорот, Биотический круговорот.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ - вариабельность живых организмов из всех источников, включая среди прочего наземные, морские и иные водные экосистемы и экологические комплексы, частью которых они являются; это понятие включает в себя разнообразие в рамках вида, между видами и разнообразие экосистем (*Конвенция о биологическом разнообразии*).

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНОГО МИРА - разнообразие объектов животного мира в рамках одного вида, между видами и в экологических системах (*закон "О животном мире"*).

БИОМ [англ. biome от гр. bios - жизнь и лат. -ома - окончание, означающее совокупность] - крупное региональное или субконтинентальное подразделение биосферы, характеризующееся каким-либо основным типом растительности или другой характерной особенностью ландшафта.

БИОМАССА [от гр. bios - жизнь, massa - слиток, глыба, кусок] - выраженное в единицах массы количество функционирующего живого вещества, отнесенное к единице площади или объема. Выделяют Б. консументов, продуцентов, редуцентов и т.п. Б. суши составляет примерно 10¹² - 10¹³ т. Различают фитомассу, зоомассу, массу микроорганизмов.

БИОМАССА ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ АКТИВНАЯ - сумма активной живой биомассы почвенных микроорганизмов.

БИОСФЕРА [от гр. bios - жизнь, sphaira - шар] - одна из оболочек (сфер) Земли, состав и энергетика которой в существенных своих чертах определены работой живого вещества. Термин Б., введенный Э. Зюссом (1875), в результате работ В.И. Вернадского стал обозначать всю ту наружную обл. планеты Земля, в которой не только существует жизнь, но которая в той или иной степени видоизменена или сформирована жизнью (В.И. Вернадский: "Б. не есть только т. н. обл. жизни"). Б. включает в себя тропосферу, гидросферу, литосферу; мощность 30-40 км. С точки зрения иерархии уровней организации жи-

вой материи и системного подхода Б. - совокупность всех экосистем (биогеоценозов). Все экологические ниши, пригодные для жизни заняты Б., возникшей одновременно с появлением жизни на Земле (ок. 4 млрд. лет назад) в виде примитивных протобиоценозов в первичном Мировом океане. Ок. 450 млн. лет назад живые организмы стали заселять сушу, где их эволюция (возможно, в силу более жестких, чем в океане, экологических условий) ускорилась, и в результате соотношение числа видов животных и растений в Мировом океане и на суше составляет примерно 1:5. Основными факторами эволюции Б. являются: абиотические (геологические, космические), биотические (изменчивость, т.е. мутации, наследственность, борьба за существование, естественный отбор), а также антропогенные, благодаря которым Б. постепенно обретает черты ноосферы. Син.: Экосфера.

БИОТА [от гр. biote - жизнь] - исторически сложившаяся совокупность организмов, объединенных общей обл. распространения.

БИОТЕСТИРОВАНИЕ - оценка (преимущественно в лабораторных условиях) качества объектов окружающей среды с использованием живых организмов.

БИОТЕХНОЛОГИЯ - любой вид технологии, связанный с использованием биологических систем, живых организмов или их производных для изготовления или изменения продуктов или процессов с целью их конкретного использования (*Конвенция о биологическом разнообразии*).

БИОТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ - взаимоотношения между различными организмами. Могут быть прямыми (непосредственное воздействие) и косвенными (опосредованными). Прямые связи осуществляются при непосредственном влиянии одного организма на другой. Косвенные связи проявляются через влияние на внешнюю среду или другой вид.

БИОТИЧЕСКИЙ - присущий живым организмам, произведенный или обусловленный живым существом (фактор, воздействие, связь, среда и т.д.).

БИОТОП [от гр. bios - жизнь, topos - место] - однородный по условиям жизни для определенных видов растений или животных, или же для формирования определенного биоценоза участок территории. Основные биотопы Земли: моря и океаны - 71%; горы и пустыни - 16%; ледники, джунгли, леса - 8%; земли, пригодные для обработки - 5%. Син.: Экотоп. Ср. Местообитание.

БИОХОРОЛОГИЯ [от гр. bios - жизнь, chora - пространство и logos - слово, учение] - научное направление, изучающее пространственную структуру биологических сообществ и биосферы в целом. Ср. Геохорология.

БИОЦЕНОЗ [от гр. bios - жизнь, koinos - общий] - совокупность растений, грибов, животных и микроорганизмов, имеющая определенный состав и сложившийся характер взаимоотношений как между собой, так и со средой. Термин введен нем. биологом К. Ме-

биусом (1877). Как правило, имеется в виду принадлежность Б. одному биогеоценозу и биотопу.

БИОЦЕНОЗ НАСЫЩЕННЫЙ - биоценоз с полным, максимальным набором видов растений и животных, в котором нет места для мигрантов (экваториальные тропические леса, широколиственные леса умеренных широт и другие естественные сообщества). Б.н. характеризуется высокой степенью стабильности.

БИОЦЕНОЗ НЕНАСЫЩЕННЫЙ - биоценоз с обедненным набором популяций, в который, как правило, могут беспрепятственно проникать чужие организмы. Ненасыщенность характерна для агроценозов, уязвимых для вредителей и сорняков.

БИОЦЕНТРИЗМ - научный подход в природоохранном деле, ставящий превыше всего интересы живой природы (какими они представляются человеку). Ср. Антропоцентризм.

БИОЦИКЛ - самый крупный выдел биосферы. Различают три Б.: сушу, море и внутренние водоемы; в свою очередь Б. подразделяются на биохоры (совокупность сходных биотопов, напр. биохор пустынь).

БИОЭКОЛОГИЯ - дисциплина, изучающая отношение организмов (особей, популяций, биоценозов) между собой и окружающей средой.

БИФУРКАЦИИ в популяции [от лат. bifurcus - раздвоенный] - существование двух обл. равновесия в популяции при неизменных условиях среды, возникающих в результате сильной зависимости свойств самой популяции (физиологии, поведения особей, отношения между поколениями и полами) от ее численности. Обычно переход от одной обл. равновесия к другой происходит скачкообразно в результате малых случайных изменений ее параметров или малых по мощности внешних возмущений.

БЛАГОПРИЯТНАЯ ОКРУЖАЮЩАЯ ПРИРОДНАЯ СРЕДА - состояние окружающей природной среды, которое не оказывает негативного воздействия на здоровье и жизнедеятельность человека, животных, растений и других живых организмов (*Проект федерального закона "О внесении изменений и дополнений в закон РСФСР "Об охране окружающей природной от 11.10.2000).*

БЛАГОПРИЯТНЫЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА - состояние среды обитания, при котором отсутствует вредное воздействие ее факторов на человека (безвредные условия) и имеются возможности для восстановления нарушенных функций организма человека (*закон "О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения").*

БОГАТСТВО ВИДОВОЕ - характеристика сообщества, определяемая либо относительным, либо абсолютным числом видов.

БОНИТЕТ [от лат. bonitas - доброкачественность] - экономически значимая характеристика хозяйственно ценной группы объектов или угодий, отличающая их от других подобных образований (Б. леса, Б. почвы).

ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД - период года, в который возможен рост и развитие (вегетация) растительности в данных климатических условиях. В.п. - время активной жизнедеятельности и важнейший биоклиматический показатель.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ (В.о.) - прямое и опосредованное влияние организмов друг на друга. В.о. могут быть внутривидовыми и межвидовыми, между организмами одного трофического уровня (горизонтальные В.о.) и разных трофических уровней (вертикальные В.о.). В.о. одного трофического уровня (как внутри вида, так и между видами), как правило, носят характер конкуренции, но могут на некоторых этапах жизни организмов быть мутуализмом (т. е. взаимопомощью). Между организмами разных трофических уровней различают В.о. «хищник — жертва», «паразит — хозяин», мутуализм и комменсализм.

Кроме материальных В.о. (конкуренции за ресурсы или передачи вещества и энергии по пищевым цепям), широко распространены сигнальные (информационные) В.о. Понятия «полезные В.о.» и «вредные В.о.» в естественных экосистемах весьма относительны, так как все В.о. помогают поддерживать экологическое равновесие и в конечном итоге являются полезными для всех видов, которые входят в состав экосистемы.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ «ПАРАЗИТ - ХОЗЯИН» (В. п. - х.) — один из вариантов вертикальных взаимоотношений организмов, при которых происходит передача вещества и энергии с одного трофического уровня на другой. Поскольку существуют суперпаразиты (т. е. «паразиты паразитов», заключенные друг в друга наподобие матрешки, вплоть до четвертого порядка), то может формироваться особый вариант паразитарной пищевой цепи. Есть также примеры сложных В. п. - х. с посредником. Так, гетеротрофное растение-паразит подбельник паразитирует на грибах, разлагающих мертвое органическое вещество, но, кроме того, по гифам микоризного гриба как по шлангу выкачивает питательные элементы из корней ели. В естественных экосистемах В. п. - х. являются одним из важных факторов поддержания экологического равновесия, причем в процессе длительной коэволюции паразитов и хозяев вырабатываются специальные механизмы, которые позволяют им устойчиво сосуществовать. У хозяев вырабатывается целый ряд защитных реакций, главные из которых: - иммунный ответ организма, т. е. возникновение биохимических реакций, которые сдерживают массовое развитие паразитов;- сбрасывание зараженных частей (это особенно характерно для растений-хозяев, которые сбрасывают сильно зараженные листья). В этом случае паразиты продолжают жить уже как детрито-

фаги; - выработка устойчивости к влиянию паразитов за счет быстрого роста здоровых тканей взамен пораженных (это имеет место при поедании тканей растений тлями); - изоляция органов поражения как «зеленых островов» (формирование галлов у дуба, орешника и других растений после того, как насекомое-паразитоид отложит в ткани листа яйцо). В этом случае ответ запрограммирован: в генной памяти хозяина записана реакция на поселение паразитоида; - уменьшение плотности популяций хозяев, что снижает вероятность распространения паразита и заражения им. Зараженные животные менее подвижны и становятся более легкой добычей хищников, таким образом снижая долю зараженных особей в популяции; - формирование гетерогенных популяций хозяев, в составе которых есть экотипы, устойчивые к паразитам. Эти экотипы являются основой адаптивной селекции на повышение устойчивости культурных растений к грибковым заболеваниям.

Для естественных экосистем формирование экологического равновесия между популяциями паразитов и их хозяев — нормальное явление. В силу того, что паразиты связаны с ограниченным кругом хозяев, эта связь математически описывается много проще, чем связь между хищниками и их жертвами. Во многих случаях проявляется закономерность: плотность популяций обоих видов изменяется циклически, но пики плотности паразитов запаздывают по отношению к пикам плотности хозяев.

Ситуация изменяется в антропогенных экосистемах (особенно в сельскохозяйственных), где заражение паразитами может привести к существенному падежу скота. Представляют опасность взаимоотношения паразитов и человека, который может заболевать гельминтозами, вызываемыми разными видами глистов, лямблиозом, болезнями бактериальной и вирусной природы. Катастрофическими были последствия заноса паразитов в новые районы, где у их потенциальных хозяев отсутствуют механизмы снижения отрицательных эффектов влияния паразитов. Уже в XX столетии произошли ботанические катастрофы в Америке (гибель зубчатого каштана от занесенного туда из Китая паразитического гриба, вызывающего «рак каштана») и Европе, где от «голландской болезни» почти полностью исчез вяз. Болезнь вызывает гриб *Ophiostoma ulmi*, который переносится жуком-короедом. К настоящему времени американские генетики получили устойчивые к паразиту экотипы вяза, разработана специальная методика «лечения» больных деревьев. Очевидно, что невозможно восстановить каштановые леса, но каштан может снова стать украшением парков.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ «ФИТОФАГ - РАСТЕНИЕ» (В. ф. - р.) - основной тип вертикальных взаимоотношений организмов, при котором вещество и энергия, накопленные продуцентами, передаются гетеротрофам. В процессе эволюции растения вырабатывают средства защиты от поедания их животными-фитофагами. Это могут быть различные

«механические» приспособления (твердая, грубая кора, толстый восковой налет, всевозможные шипы, колючки и волоски, в том числе жгучие). Кроме того, растения используют и «химические средства защиты». Так, основное вещество клеточных стенок всех растений — целлюлоза (клетчатка) — очень прочное соединение, практически неперевариваемое животными. Но в процессе эволюции животные-фитофаги в свою очередь вырабатывают приспособления: главную работу по разложению целлюлозы в пищеварительном тракте жвачных животных выполняют бактерии, а в кишечнике термитов — простейшие из класса жгутиконосцев. Помимо целлюлозы и лигнина (сложного органического соединения, входящего в состав древесины) защитную функцию выполняют образуемые растениями танины (вяжущие вещества), а также специальная группа ядовитых веществ (например, различных алкалоидов и цианидов), эффективно и обычно избирательно воздействующих на тех или иных животных. В целом во В. ф. - р. прослеживается общая закономерность: чем слабее растение защищено от фитотрофов, тем быстрее оно растет, и наоборот, наиболее хорошо защищенные растения, как правило, растут очень медленно. Аналогично регулируется равновесие между популяциями фитопланктона и зоопланктона. Активно поедаемые микроскопические водоросли быстро размножаются. Некоторые водоросли, напротив, защищаются от выедания специальными выростами на твердых панцирях (как диатомовые), или объединением в большие колонии, которые не могут быть отфильтрованы рачками. Колониальными формами представлено большинство видов цианобактерий, вызывающих «цветение» воды. Сохранению водорослей помогает их способность образовывать покоящиеся стадии, играющие ту же роль, что и банки семян у растений. Наконец, некоторые водоросли заглатываются планктонными животными-фитофагами, но не перевариваются и выделяются живыми с фекалиями.

Однако возможны периодические вспышки плотности популяций фитофагов и временное угнетение популяций растений. В агроэкосистемах или лесах (особенно лесопосадках), которые интенсивно эксплуатируются человеком, такие вспышки обилия фитофагов могут приводить к угнетению популяций растений. Такие фитофаги называются вредителями.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ «ХИЩНИК - ЖЕРТВА» (В. х. - ж.) - основной тип вертикальных взаимоотношений организмов, при котором по пищевым цепям передаются вещество и энергия. Равновесность В. х. - ж. наиболее легко достигается в том случае, если в пищевой цепи имеется не менее трех звеньев (например, трава — полёвка — лисица). При этом плотность популяции фитофага регулируется взаимоотношениями как с нижним, так и с верхним звеном пищевой цепи. В зависимости от характера жертв и типа хищника (истинный, пастбищник) возможна разная зависимость динамики их популяций.

При этом картина осложняется тем, что хищники очень редко бывают монофагами (т. е. питающимися одним видом жертвы). Чаще всего, когда истощается популяция одного вида жертвы и ее добывание требует слишком больших затрат сил, хищники переключаются на другие виды жертв. Кроме того, одну популяцию жертв может эксплуатировать несколько видов хищников. По этой причине часто описываемый в экологической литературе эффект пульсирования численности популяции жертвы, за которым с определенным запаздыванием пульсирует численность популяции хищника, в природе встречается крайне редко. Равновесие между хищниками и жертвами у животных поддерживается специальными механизмами, исключающими полное истребление жертв. Так, жертвы могут: - убегать от хищника (в этом случае в результате соревнования повышается подвижность и жертв, и хищников, что особенно характерно для степных животных, которым негде прятаться от преследователей); - приобретать защитную окраску («притворяться» листьями или сучками) или, напротив, яркий (например, красный) цвет, предупреждающий хищника о горьком вкусе; - прятаться в укрытия; - переходить к мерам активной обороны (рогатые травоядные, колючие рыбы), часто совместной (птицы-жертвы коллективно отгоняют коршуна, самцы оленей и сайгаков занимают «круговую оборону» от волков и т. д.).

ВЗАИМОПОМОЩЬ У РАСТЕНИЙ (В.р.) - мало изученные варианты комменсализма и мутуализма. В результате взаимопомощи растения, посеянные группой, развиваются лучше, так как у них легче формируется симбиоз с грибами и бактериями. Достаточно обычны случаи срастания корней у деревьев, при этом часть пластических веществ переходит от более сильного растения к более слабому. Однако при достижении растениями определенного возраста положительный эффект группы сменяется конкуренцией, и растения в центре группы развиваются хуже, чем расположенные по краю. Совместно произрастающие растения лучше опыляются насекомыми, так как повышается вероятность переноса пыльцы с цветков одного растения на другое и, кроме того, яркое цветковое пятно из нескольких цветущих и выделяющих ароматические вещества растений привлекает насекомых. Возможны явления В.р. и при «коллективной обороне» от фитофагов, проявляющих чрезмерно высокую активность и способных серьезно повредить растениям. В этом случае после начала активного поедания фитофагами в растениях происходят биохимические реакции и повышается концентрация цианидов, снижающих поедаемость. При этом подвергшиеся нападению фитофагов особи выделяют летучие сигнальные вещества, которые способны вызывать повышенное образование цианидов у тех особей, которые еще не повреждены. В целом, несмотря на многообразие форм проявления В.р., их

роль в естественных экосистемах не следует переоценивать. Основным типом горизонтальных взаимоотношений у растений является конкуренция.

ВЗРЫВ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ [от фр. population - население] - резкое, как правило, многократное, увеличение численности особей какого-либо вида, связанное с изменением обычных механизмов ее регуляции. Часто В.п. наблюдается при интродукции видов. Примером В.п. является взрыв демографический.

ВИД - совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство. Общее число видов на земле по разным оценкам от 1,5 до 5 млрд. Существование внутри вида генетически разнообразных популяций обеспечивает эволюционную устойчивость вида.

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО (В.б.) - количество видов всей биоты или какой-то ее части (сосудистых растений, мхов, лишайников, водорослей, грибов, нематод, насекомых, птиц и т. д.) на определенной площади; простой показатель, отражающий биологическое разнообразие. Для мелких организмов (мхи, почвенные беспозвоночные) В.б. оценивается на площади от 0,01 до 1 м², для деревьев и птиц — на площади от 100 м² до 1 км², для крупных животных (лев, тигр, слон, жираф и др.) используют площади учета в десятки квадратных километров.

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ - см. Разнообразие видовое.

ВИДОВОЙ СОСТАВ - совокупность видов, входящих в определенное сообщество.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ - разделение прежде единого вида на два или более за счет географической, экологической или генетической изоляции. Соответственно, видообразование может быть аллопатрическим (если изоляция географическая) или симпатрическим (если изоляция не географическая).

ВИДЫ-ДОМИНАНТЫ - см. Доминант, Индекс доминирования.

ВИКАРИЗМ [от лат. vicarius - взаимный] - взаимная замена видов в схожих экосистемах, удаленных друг от друга.

ВИОЛЕНТЫ [от лат. violent - неистовый] - тип стратегии растений по Л.Г. Раменскому, отличающийся высокой конкурентоспособностью ("силовики", "львы"). Это - деревья, реже кустарники и травы с мощным габитусом и развитой корневой системой, позволяющими В. ставить под контроль ресурсы эдафической среды и света. В сукцессиях В. доминируют на последних стадиях (напр., бук в лесу, тростник в дельтах рек средней полосы). Ср. Пациенты и Эксплеренты.

ВИТАСФЕРА [от лат. vita - жизнь и гр. sphaire - шар] - слой биосферы, включающий ныне живущие организмы и вовлекаемые ими в биогенный круговорот части атмо-

сферы, гидросферы и литосферы. Мощность В. на суше до сотни метров. В. является син. эпигенемы Р.И. Аболина, биогеоценотической оболочки В.Н. Сукачева, биогеосферы Н.В. Дылиса, фитогеосферы Е.М. Лавренко. В. отличается от понятия географическая оболочка (ландшафтная среда) и характеризуется тем, что не включает в себя геосистемы, где жизнь практически отсутствует: действующие вулканы, лавовые озера, стерильные участки вечных льдов и др. абиогенные ландшафты. Основными подразделениями В. являются экои-ды (по Негри), экосистемы (по А. Тенсли), биогеоценозы (по В.Н. Сукачеву).

ВОДОЕМ ДИСТРОФНЫЙ - водоем с очень малым содержанием биогенных веществ и потому бедный жизнью.

ВОДОЕМ МЕЗОТРОФНЫЙ - водоем средней продуктивности (со средним содержанием биогенных элементов).

ВОДОЕМ ОЛИГОТРОФНЫЙ - водоем с низким уровнем первичной продуктивности (низким содержанием биогенных элементов).

ВОДОЕМ ПОЛИСАПРОБНЫЙ [от гр. poly - много и sapros - гнилой] - водоем с большим содержанием органических веществ и потому населенный сапробионтами. В.п. нередко образуется в местах спуска сточных вод.

ВОДОЕМ ЭВТРОФНЫЙ - неглубокий, хорошо прогреваемый водоем, отличающийся большой продуктивностью и повышенным содержанием биогенных элементов.

ВОДОПЛАВАЮЩИЕ ПТИЦЫ - птицы, экологически связанные с водно-болотными угодьями (*Конвенция о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение, главным образом в качестве местобитаний водоплавающих птиц*).

ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ (отрицательное антропогенное воздействие на окружающую среду) - любые потоки вещества, энергии и информации, непосредственно образующиеся в окружающей среде или планируемые в результате антропогенной деятельности и приводящие к отрицательным изменениям окружающей среды. При воздействии нескольких факторов на организмы различают: комбинированное воздействие - суммарное действие нескольких факторов одной природы (напр., ряда химических веществ); сочетанное воздействие - суммарное действие нескольких факторов различной природы (напр., химического вещества и ультрафиолетового излучения); комплексное воздействие - многоплановое воздействие одного фактора (напр., поступление одного и того же вещества перорально, респираторно и через кожу).

ВОЗДУХ (В.) - важный экологический ресурс. Из В. растения черпают диоксид углерода для фотосинтеза, подавляющее большинство организмов - кислород для дыхания, биологические азотфиксаторы - азот. Ни одна из этих составляющих В. не находится в дефиците и не является лимитирующим фактором.

В. является средой, в которой проводят значительную часть жизни птицы, насекомые и некоторые виды млекопитающих (летучие мыши). В современной биосфере В. является носителем целого ряда загрязняющих веществ, которые попадают в него в результате промышленного, транспортного, сельскохозяйственного и бытового загрязнения. Под влиянием хозяйственной деятельности человека в В. повышается концентрация диоксида углерода, что вызывает парниковый эффект; загрязнение В. оксидами азота и серы является причиной кислотных дождей.

ВОЗРАСТ ЛАНДШАФТА - отрезок времени, с начала которого до настоящего момента ландшафт функционирует в условиях одной инвариантной структуры.

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПОПУЛЯЦИИ (В.с.п.) - соотношение в популяции особей разного возраста. В быстро растущей популяции обычно велика доля молодежи, а в популяции, численность которой сокращается, обычно велика доля взрослых и стареющих особей. Если численность популяции растет по экспоненциальному закону (в геометрической прогрессии), в ней устанавливается постоянный возрастной состав или, иначе, стабильная возрастная структура. В.с.п. является важнейшей характеристикой популяции человека.

ВРЕД ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ - негативные изменения окружающей среды, вызванные антропогенной деятельностью в результате воздействия на нее, загрязнения окружающей среды, истощения природных ресурсов, разрушения экосистем, создающих реальную угрозу здоровью человека, растительному и животному миру.

ВРЕДНОЕ ВЕЩЕСТВО - вещество, которое при попадании в морскую среду способно создать опасность для здоровья людей, нанести ущерб живым ресурсам, морской флоре и фауне, ухудшить условия отдыха или помешать другим видам правомерного использования моря, а также вещество, подлежащее контролю в соответствии с международными договорами Российской Федерации (*законы "Об исключительной экономической зоне Российской Федерации", "О континентальном шельфе Российской Федерации", "О внутренних морских водах, территориальном море и прилегающей зоне Российской Федерации"*).

ВРЕДНОЕ ВЕЩЕСТВО - любое вещество, которое при внесении в море может вызвать загрязнение (*Конвенция по защите морской среды района Балтийского моря, Хельсинки, 9.04.92*).

ВРЕДНОЕ (ЗАГРЯЗНЯЮЩЕЕ) ВЕЩЕСТВО - химическое или биологическое вещество либо смесь таких веществ, которые содержатся в атмосферном воздухе и кото-

рые в определенных концентрациях оказывают вредное воздействие на здоровье человека и окружающую природную среду (закон "Об охране атмосферного воздуха").

ВРЕДНОЕ (ЗАГРЯЗНЯЮЩЕЕ) ВЕЩЕСТВО - вещество, которое при попадании в море способно создать опасность для здоровья людей, нанести ущерб живым ресурсам, морской флоре и фауне, ухудшить условия отдыха или помешать другим видам правомерного использования моря, а также вещество, которое подлежит контролю на основании международных договоров Российской Федерации (закон "О континентальном шельфе Российской Федерации").

ВРЕМЯ СОБСТВЕННОЕ - длительность между циклически повторяющимися образами явления.

ВРЕМЯ СОБСТВЕННОЕ ПОПУЛЯЦИИ - время, необходимое для смены одного поколения; приблизительно равно среднему времени вступления в фазу размножения (время генерации) или половине времени максимальной продолжительности жизни.

ВРЕМЯ ХАРАКТЕРНОЕ - по Д.Л. Арманду и В.О. Таргульяну, время, необходимое системе (признаку, процессу), развивающейся под влиянием внешних факторов, для достижения ею состояния равновесия с этими факторами.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДА - количественный показатель, используемый в экологических исследованиях для учета степени присутствия и распределения вида (или набора видов). Для определения В.в. используется метод подсчета с пробных площадок-выборок. Если интересующий вид встречается более чем в 50% площадок, его В.в. высокая, если менее чем в 25% - он случаен.

ВЫЖИВАЕМОСТЬ - способность организмов сохраняться в условиях воздействия неблагоприятных факторов (засухи, холода, любой формы загрязнения — физического, химического и др.). На основе учета В. проводится экологическое нормирование воздействия на экосистемы антропогенных нагрузок, которые не должны превышать пороговых значений В. основных видов организмов в данной экосистеме. Например, для предприятий устанавливаются предельно допустимые выбросы (ПДВ) загрязняющих веществ в водоемы.

ВЫНОСЛИВОСТЬ - способность живых организмов переносить неблагоприятные воздействия окружающей их среды. Высокая В. является предпосылкой выживания видов, низкая в условиях постоянного (в т. ч. антропогенного) изменения среды ведет к сокращению и исчезновению вида.

ГАЛОФИТЫ (Г.) - растения, приспособленные к произрастанию на засоленных почвах, как правило, встречающиеся в степной и пустынной зонах (исключение представляют некоторые приморские растения). Г. отличаются специальными физиологическими

приспособлениями для жизни в условиях засоленных почв и представляют стратегию пациентов. Все приспособления для перенесения растениями стресса высокой концентрации солей в почвенном растворе в той или иной мере связаны с их водным режимом. Растения могут повышать осмотическое давление клеточного сока, чтобы «затягивать» воду из раствора с высокой концентрацией солей (полыни), или уменьшать потребление воды за счет суккулентности (т. е. накопления влаги в сочных листьях и стеблях, например солерос), выделять избыток соли на поверхность листьев через специальные желёзки (кермек). В степной зоне РФ настоящих Г. немного, но широко распространены растения умеренно засоленных почв (галомезофиты): бескильница расставленная, ячмень короткоостый, ситник Жерарда, подорожник солончаковатый и др. На почвах солонцеватого типа, в которых содержащий соли горизонт находится на глубине 15—40 см, встречаются кермек Гмелина, полынь Лерха и вострец ложнопырейный. Типичные Г., такие, как сарсазан, распространены в Прикаспийской низменности. Виды Г. используются как индикаторы процесса засоления почв, который может быть вызван поливом чернозема в степной зоне или регулярным использованием соли для ускорения таяния снега на дорогах.

ГАММА-РАЗНООБРАЗИЕ - показатель разнообразия на территориальном уровне, соизмеримом с ландшафтом, объединяющий альфа и бета-разнообразие. Простейший показатель Г.р. - список видов.

ГЕЛИОТРОФ (АФТОТРОФ) - организм, синтезирующий из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии Солнца (гелиотроф) или энергии, освобождаемой при химических реакциях (хемотроф).

ГЕМЕРОБИЯ [от гр. *hemeros* - ручной, культивируемый и *bios* - жизнь] - результат суммарного воздействия человека на экосистему. С целью классификации современного состояния экосистем Г. можно оценить по интенсивности, продолжительности и диапазону антропогенных воздействий. В соответствии с классификацией Д. Яласа и Г. Зукоппа степень Г. экосистемы может быть оценена по площади (в %), лишенной растительного покрова: естественные (антропогенное влияние не проявляется; оголенность почвы 50%); метагемеробные (полностью урбанизированные территории, напр., фундаменты зданий, асфальтированные дороги).

ГЕНЕЗИС ЛАНДШАФТА [гр. *genesis* - рождение, возникновение, происхождение] - совокупность процессов, в т. ч. антропогенных, обусловивших возникновение, эволюцию и современное состояние ландшафта.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ЖИВОТНОГО МИРА - часть биологических ресурсов, включающая генетический материал животного происхождения, содержащий функциональные единицы наследственности (*Закон "О животном мире"*).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ - любой материал растительного, животного, микробного или иного происхождения, содержащий функциональные единицы наследственности (*Конвенция о биологическом разнообразии*).

ГЕНОФОНД, или генетический фонд [от гр. *genos* - род, происхождение и лат. *fundus* - основание] - наследственная информация, заключенная в совокупности генов какой-либо группы особей. Иногда под Г. понимается вся совокупность видов живых организмов.

ГЕОБОТАНИКА (Г.) - наука о закономерностях связи растений и растительных сообществ (фитоценозов) с условиями среды. Термин получил хождение в конце прошлого столетия, в настоящее время используется как синоним более современного термина «наука о растительности». В состав Г. включается несколько дисциплин: фитоценология — наука о природе фитоценозов, ботаническая география — наука о закономерностях распределения на планете видов и совокупностей видов определенных территорий (флор), география растительности. Как разделы Г. рассматривались учение о жизненных формах растений и оценка условий среды по растительности (так называемая индикационная геоботаника).

ГЕОМАГНИТОСФЕРА - магнитное поле Земли, задерживающее частицы высоких энергий, приходящие из Космоса.

ГЕОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ [от гр. *ge* - Земля и лат. *-omat* - окончание, означающее совокупность] - совокупность абиотических процессов в ландшафте (геоморфологических, геологических, тектонических, гидроклиматических и т.п.).

ГЕОСИСТЕМА - совокупность элементов земной коры, находящихся в отношениях и связях между собой и образующих определенную целостность, единство. Термин введен В.Б. Сочавой Г. - безразмерная единица географической структуры (Г. наивысшего ранга - географическая оболочка) и в этом смысле близка к термину экосистема, но последняя обязательно с акцентом на биоту. Термин Г. очень близок понятию природный территориальный комплекс (ПТК).

ГЕОСФЕРЫ - геологические концентрические, сплошные или прерывистые оболочки Земли, различающиеся по физическим свойствам и химическому составу. Различают магнитосферу, атмосферу, гидросферу, литосферу, мантию, ядро и др.; особо выделяется биосфера.

ГЕОЭКОЛОГИЯ - 1) син. ландшафтной экологии (географическая экология); 2) научная дисциплина, изучающая законы взаимодействия литосферы и биосферы, с учетом деятельности человека, в т.ч. роль геологических процессов в функционировании экосистем (геологическая экология).

ГЕТЕРОТРОФ [от гр. heteros - другой и trophe - пища] - микроорганизм, животные, некоторые растения и грибы, питающиеся готовыми органическими веществами, использующие, трансформирующие и разлагающие сложные соединения.

ГЕТЕРОТРОФНАЯ ЭКОСИСТЕМА (Г.э.) - экосистема, использующая преимущественно вещество и энергию органических соединений, накопленных в других (автотрофных) экосистемах. Существуют естественные Г.э. — сообщества океанических глубин, которых не достигает солнечный свет. Эти Г.э. как источник энергии и ресурсов используют «питательный дождь» детрита из освещенных солнцем слоев океана. Аналогично на принесенном из других мест органическом веществе функционируют экосистемы, развивающиеся на снежниках в горах. Антропогенные Г.э. — это городские экосистемы, фермы по разведению дождевых червей, теплицы, где выращиваются шампиньоны или другие пищевые грибы, рыборазводные пруды, бассейны биологических очистных сооружений, где органическое вещество извлекается и разлагается животными-фильтраторами (чаще всего мелкими планктонными ракообразными). Г.э. могут выступать в качестве блоков (подсистем) более крупных автотрофных экосистем. Как Г.э. можно рассматривать труп умершего животного и даже навозную лепешку с копрофагами.

ГИДРОСФЕРА - водная оболочка Земли, включающая океаны, моря, реки, озера, подземные воды, ледники. На 94% Г. представлена солеными водами океанов и морей, а вклад рек в водный бюджет планеты в 10 раз меньше, чем количество водных паров в атмосфере. Три четверти пресной воды недоступны организмам, так как законсервированы в ледниках гор и полярных шапках Арктики и Антарктиды. Как и вся биосфера в целом, Г. испытывает всевозрастающее влияние хозяйственной деятельности человека, которая ведет к нарушению биосферного круговорота воды: ускорение процесса таяния ледников, уменьшение количества жидкой пресной воды и увеличение парообразной воды в результате испарения мелиорированными агроэкосистемами.

ГИДРОХОРИЯ (Г.) - распространение плодов (и семян) растений с помощью воды. Г. свойственна растениям морских побережий и пресноводных экосистем (нимфейные, осоки, рдест, частуха), семена которых способны выносить длительное пребывание в воде без потери всхожести. Г. способствуют морской прибой, полоя вода в речных поймах и речное течение. Г. сыграла большую роль в расселении по океаническому побережью и островам кокосовой и сейшельской пальм. Однако морским путешественником-рекордсменом является, видимо, бобовое растение энтада гигантская, семена которой сохраняются после 15 лет пребывания в воде и могут переноситься с одного материка на другой. В расселении большинства наземных растений роль Г. сравнительно невелика, так как в водной среде их семена быстро теряют всхожесть.

ГЛОБАЛЬНЫЙ - относящийся ко всей планете в целом.

ГОМЕОСТАЗ ЛАНДШАФТА - способность ландшафта сохранять в основных чертах свою структуру и характер связей между элементами несмотря на внешние воздействия.

ГОРНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ (Г.э.) занимают значительные площади суши. На территории РФ расположены такие крупные горные системы, как Кавказ, Урал, Алтай, Сихотэ-Алинь, Саяны и др. Горные системы — важнейший фактор формирования климата, так как они служат естественными преградами при перемещении больших воздушных масс и облаков, несущих дожди. Особенностью Г.э. является высокое биологическое разнообразие за счет вертикальной поясности, различий экологических условий на склонах разных экспозиций и их крутизны, пестроты геологических пород. В любой Г.э. богатство флоры и фауны в несколько раз выше, чем на окружающей равнине. Кроме того, в составе растительного и животного населения гор много видов-эндемиков, т. е. имеющих малые ареалы, обычно ограничивающиеся одной горной системой или ее частью. Все Г.э. обладают низкой устойчивостью к режиму хозяйственного использования. В высокогорном поясе их уязвимость к хозяйственному воздействию человека, включая и влияние рекреации, связана с низкой биологической продукцией сформировавшихся там сообществ. В среднегорном поясе она связана с опасностью эрозии почв. Почвы могут разрушаться при распашке склонов, сведении лесов и интенсивном выпасе. В результате хозяйственного использования снижается верхняя и повышается нижняя граница лесного пояса, а по южным склонам лес может полностью исчезнуть и замениться травяной растительностью. Под влиянием человека возможно развитие селей и сход снежных лавин. Г.э. требуют самого щадящего режима использования или полного заповедования. Большая часть горных систем США, Швейцарии, ФРГ, Австрии, Италии и Испании превращена в национальные парки и заповедники. Целый ряд заповедников создан на горных территориях РФ (Кавказский, Сихотэ-Алинский, Саяно-Шушенский). В будущем стране предстоит увеличить площадь заповедников и национальных парков в Г.э. При этом необходим строгий контроль в зонах их рекреационного использования, так как туризм (и даже горнолыжный спорт в зимние месяцы) может вызвать необратимые изменения Г.э. — хранителей климата, пресной воды и биологического разнообразия.

ГОРОДСКАЯ ЭКОЛОГИЯ - наука о создании благоприятных условий для жизни человека в городе, что достигается за счет озеленения, использования принципов экологической архитектуры и контроля и уменьшения загрязнений.

ГОРОДСКАЯ ЭКОСИСТЕМА (Г.э.) - территория города и его население (человек и другие живые организмы). Г.э. — это гетеротрофная антропогенная экосистема. Со-

гласно В. Мазингу, у Г.э. есть три особенности: 1) зависимость, т. е. необходимость постоянного поступления ресурсов и энергии; 2) неравновесность, т. е. невозможность достижения экологического равновесия; 3) постоянное аккумуляирование твердого вещества за счет превышения его ввоза в Г.э. над вывозом, что приводит к повышению уровня поверхности города (формированию культурного слоя, который в старых городах достигает нескольких метров).

По образному выражению Ю. Одума, города являются «паразитами биосферы», так как потребляют огромное количество кислорода, воды и других ресурсов, а продуцируют только углекислый газ и загрязнение окружающей среды. Возможности уменьшения пагубного влияния Г.э. на биосферу и улучшения условий жизни человека внутри Г.э. изучает городская экология.

ДЕГРАДАЦИЯ [лат. degradatio - снижение, движение назад, ухудшение] - постепенное снижение сложности, энергетического потенциала и емкости системы, практически необратимое в реальных масштабах времени. Д. означает ухудшение из поколения в поколение приспособляемости организма, популяции или экосистемы, вызванное неблагоприятными условиями существования, имбридингом или болезнями.

ДЕГРАДАЦИЯ ЛАНДШАФТА - устойчивое ухудшение свойств ландшафта в результате воздействия природных или антропогенных факторов. Д.л. характеризуется крайней степенью изменения структуры ландшафта, что выражается в полной потере его способности выполнять ресурсо- и средовоспроизводящие функции. Д.л. возможна как в результате нерегулируемой человеческой деятельности, так и естественных причин; может быть следствием достижения климаксового состояния биоценоза или ландшафта в целом, следствием стихийных природных процессов: землетрясения, извержения вулканов, ураганов и т.д. Д.л. означает его переход на более низкий энергетический уровень.

ДЕГРАДАЦИЯ ПОЧВЫ - устойчивое ухудшение свойств почвы как среды обитания биоты, а также снижение ее плодородия в результате воздействия природных или антропогенных факторов. Д.п. может быть разделена на физическую (ухудшение гидрофизических свойств почвы, нарушение почвенного профиля), химическую (ухудшение химических свойств почвы, истощение запасов питательных элементов, вторичное засоление, вторичное осолонцевание, загрязнение ксенобиотиками) и биологическую (снижение видового разнообразия, нарушение оптимального соотношения различных видов почвенной мезофауны и микроорганизмов, загрязнение почвы патогенными и др. не свойственными ей микроорганизмами, ухудшение санитарно-эпидемиологических показателей и др.). Причиной Д.п. являются с.-х. деятельность, перевыпас, сведение лесов и др. (См. Период деградации почвы).

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ [от гр. demos - народ и grapho - пишу] - генетически обусловленное для каждого вида соотношение полов и возрастных групп. Последнее графически обычно представляется в виде возрастных пирамид.

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ ВЗРЫВ (Д.в.) - резкое увеличение скорости роста народонаселения. Д.в. связан с социально-экономическими условиями: увеличением ресурсов пищи, энергии, улучшением медицинского обслуживания и т. д. В настоящее время Д.в. имеет место в развивающихся странах Африки, Азии и Южной Америки. Демографический взрыв способствует интенсивному загрязнению и нарушению естественных природных условий. Предполагается, что стабилизация населения планеты произойдет в 2095 году.

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЙ ПЕРЕХОД - процесс смены неустойчивого баланса высокой смертности и высокой рождаемости более стабильным балансом низкой смертности и низкой рождаемости. В развитых странах начало демографического перехода отмечено в начале XVIII в., а завершился он практически к началу XX в. В развивающихся странах этот процесс наблюдается в настоящее время.

ДЕМОГРАФИЯ - описание полового и возрастного состава популяции.

ДЕМУТАЦИЯ [от лат. de - приставка, обозначающая отмену, удаление, и mutatio - изменение, перемена] - согласно Г.Н. Высоцкому (1915), процесс восстановления экосистемы до состояния, близкого к исходному после разрушения или существенного нарушения ее состава и структуры (дигрессии).

ДЕНИТРИФИКАЦИЯ (Д.) - этап круговорота азота в экосистемах, как правило, аэробный процесс микробиологического разрушения азотсодержащих соединений с образованием молекулярного азота, который улетучивается в атмосферу. Д. — нежелательный процесс, который снижает плодородие почвы и эффективность внесения органических и минеральных азотных удобрений. Существуют специальные методы подавления процесса Д.

ДЕНУДАЦИЯ [denudatio - обнажение] - совокупность процессов разрушения и переноса продуктов горных пород и почв в пониженные участки, приводящих к постепенному выравниванию рельефа.

ДЕПОПУЛЯЦИЯ (Д.) - уменьшение числа особей в популяции. Этим термином обозначают также один из сценариев выживания человечества, при котором ставится задача сократить народонаселение до 1,2—0,5 млрд человек. Несмотря на оправданность Д. с экологической точки зрения, она невозможна по социальным причинам, и потому идея Д. должна рассматриваться как утопическая.

ДЕСТРУКТОР (редуцент)- организм, в ходе своей жизнедеятельности превращающий органические остатки в неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами. Являются гетеротрофами. Преимущественно это бактерии и грибы.

ДЕТРИТ (Д.) - мертвое органическое вещество в экосистеме, временно исключенное из биологического круговорота элементов питания. Время сохранения Д. может быть коротким (трупы и фекалии животных перерабатываются личинками мух за несколько недель, листья в лесу — за несколько месяцев, стволы деревьев — за несколько лет) или очень долгим (гумус, сапропель, торф, уголь, нефть). Д. — запасник питательных веществ в экосистеме, необходимый элемент ее нормального функционирования. Существуют специальные организмы — детритофаги, которые питаются Д.

ДЕТРИТНАЯ ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ (Д.п.ц.) - пищевая цепь, в которой органическое вещество мертвых растений, животных, грибов или бактерий потребляется детритофагами, могущими стать добычей хищников. Таким образом, часть питательных веществ, содержащихся в детрите, возвращается в круговорот, минуя стадию разложения до минеральных соединений и потребления их растениями. Д.п.ц. используется человеком для переработки органических отходов при разведении дождевых червей и личинок мух на корм птицам или рыбам.

ДЕТРИТОФАГИ (син. сапрофаги, Д.) - разнообразные организмы, питающиеся мертвым органическим веществом — детритом. Д. подразделяются на редуцентов, или деструкторов (это главным образом бактерии и грибы), превращающих органические остатки в неорганические вещества, доступные растениям, и Д. в узком смысле — животных, которые питаются мертвыми тканями растений и животных или экскрементами. Д., питающиеся трупами животных, называются некрофагами, или падальщиками (например, различные грифы, стервятник, отчасти — ворон). К этой же группе относятся некоторые крупные беспозвоночные, например жук-мертвояд некрофорус, который способен (вдвоем с самкой) закапывать трупы мышей на глубину до 20 см и там «скармливать» их своим личинкам. Среди многочисленных почвенных Д. различают (по размерам) микрофауну (до 120 мкм), мезофауну (от 120 до 320 мкм), макро- и мегафауну - более крупных животных. Разнообразие Д. в почве колоссально: число видов животных 1 м² лесной почвы может превышать 1000. Именно благодаря множеству Д. из мертвого органического вещества (в первую очередь, корней растений) формируется почва. При этом многие Д. одновременно являются и хищниками, так как питаются «бутербродами» из мертвого вещества и содержащихся в нем живых бактерий. Среди Д. водных экосистем по способу добывания и переработки пищи различают размельчителей, собирателей, соскребателей, фильтраторов.

Специальная экологическая группа Д. - копрофаги, питающиеся экскрементами. Однако разделение Д. на редуцентов и Д. в узком смысле весьма условное, так как редуценты также затрачивают часть вещества на построение собственного тела и поедаются хищниками — простейшими животными (амебами и др.), и потому могут входить в детритную пищевую цепь.

ДИАПАЗОН ТОЛЕРАНТНОСТИ - минимальное и максимальное значение экологического фактора, переносимого данным организмом или экосистемой в целом.

ДИГРЕССИЯ [англ. degression - уменьшение] - ухудшение состояния экосистем из-за внешних (экзогенных) или внутренних (эндогенных) причин. Различают: экодинамическую Д. (при длительном затоплении, вторичном засолении и т.п.), антроподинамическую Д. (сенокосную, пастбищную) и эндодинамическую Д. (напр., при биогенном засолении поверхности почвы). Финальная стадия Д. - катаценоз, после которой экосистема окончательно разрушается. Противоположный Д. процесс - демутация.

ДИНАМИКА ЛАНДШАФТА [от гр. dynamis - сила] - изменения ландшафта, не сопровождающиеся изменениями структуры, т.е. происходящие в рамках единого инварианта. Д.л. - среднее звено в цепи понятий, характеризующих различные типы изменений ландшафтов: функционирование - динамика - развитие (эволюция). Динамические изменения участвуют в подготовке перемены структуры ландшафта, но не тождественны ей.

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ - периодическое или непериодическое изменение численности, полового или возрастного состава популяции в результате действия абиотических (не зависящих от численности и плотности самой популяции) и биотических (зависящих от численности и плотности популяции) факторов. Выделяют три вида популяционных динамик: стабильный (изменение численности популяции в несколько раз); изменчивый (колебания численности в десятки раз); взрывной (периодическое превышение средней численности в сотни и тысячи раз).

ДОЛГОВЕЧНОСТЬ ЛАНДШАФТА - период времени, в течение которого ландшафт или его динамическая стадия существовали или могут существовать, сохраняя основные черты своей структуры и функционирования.

ДОМИНАНТЫ (Д.) - виды организмов, которые преобладают в экосистеме. Как правило, Д. выделяются среди растений (дуб, береза, сосна, ольха черная и др. в лесах; осока кочкообразующая на травяных болотах; ковыли и типчак в степях; кострец безостый и канареечник в прирусловой части речной поймы и т. д.). Возможно выделение Д. и внутри трофических групп животных (например, среди травоядных в тундре — лемминги, в степи — сайгаки).

ДРЕВОСТОЙ (Д.) - главный ярус лесной экосистемы, сформированный деревьями, объект главного лесопользования (заготовки древесины).

ДУБЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ - относительная функциональная взаимозаменяемость популяций (ценопопуляций) видов одной трофической группы в экосистеме. Д.э. один из механизмов обеспечения надежности (устойчивости) экосистем, поскольку при Д.э. исчезнувший или уничтоженный вид, как правило, заменяется функционально близким.

ЕМКОСТЬ ЛАНДШАФТА ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ - способность ландшафта обеспечивать нормальную жизнедеятельность некоторого числа организмов или выдерживать определенную антропогенную нагрузку без отрицательных последствий (в пределах данного инварианта).

ЕМКОСТЬ РЕКРЕАЦИОННАЯ - см. Рекреационная емкость.

ЕМКОСТЬ СРЕДЫ - 1) число особей или их сообществ, потребности которых могут быть удовлетворены ресурсами данного местообитания без заметного ущерба для его дальнейшего благосостояния; 2) способность природной среды включать в себя (абсорбировать) различные (загрязняющие) вещества, сохраняя устойчивость.

ЕМКОСТЬ ЭКОСИСТЕМЫ - максимальный размер популяции, который природная система способна поддерживать неопределенно долго.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР - процесс выживания и воспроизводства наиболее приспособленных к изменяющимся условиям окружающей среды организмов и вымирание в ходе эволюции неприспособленных. Является основным движущим фактором развития живой природы, сопровождается возникновением новых видов. Существует три пути естественного отбора: 1 - дизруптивный (уменьшается количество особей со средними и промежуточными признаками); 2 - движущий (признаки особей изменяются вслед за изменениями условий среды); 3 - стабилизирующий (при неизменности условий среды закрепляется средний признак).

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ПРИРОСТ - разница между общими коэффициентами рождаемости и смертности. Может быть выражен в процентах.

ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО - согласно В.И. Вернадскому, "совокупность всех живых организмов, в данный момент существующих, численно выраженная в элементарном химическом составе, в весе, энергии". Ж.в. неотделимо от биосферы, являясь одной из самых могущественных геохимических сил нашей планеты, и обладает целым рядом уникальных свойств (напр., поляризовать свет в отличие от косного вещества - закон Пастера-Кюри). Общая масса живого вещества (в сухом виде) оценивается величиной $2,4-3,6 \cdot 10^{12}$ тонн.

ЖИВОТНЫЙ МИР - совокупность живых организмов всех видов диких животных, постоянно или временно населяющих территорию Российской Федерации и находящихся в состоянии естественной свободы, а также относящихся к природным ресурсам континентального шельфа и исключительной экономической зоны Российской Федерации (закон "О животном мире").

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА - 1) в ботанике - внешний облик (габитус) растения, отражающий приспособленность к условиям среды. Ж.ф. также называют единицу экологической классификации растений - группу растений со сходными приспособительными структурами, необязательно связанных родством (напр., кактусы и молочаи образуют Ж.ф. стеблевых суккулентов). Ж.ф. у растений изменяется в ходе индивидуального развития. Один и тот же вид растения в разных условиях может иметь разные Ж.ф. Син.: Биоморфа; 2) в зоологии понятие Ж.ф. стало применяться лишь в XX в. и еще не достаточно разработано. При выделении Ж.ф. и классификации по ним организмов используют наличие сходных морфоэкологических, физиологических, поведенческих и т.д. приспособлений для обитания в одинаковой среде. Так, Д.Н. Кашкаров (1944) предложил следующую систему форм животных: плавающие, роющие, наземные, древесные лазающие, воздушные.

ЖИЗНЕННОЕ ПРОСТРАНСТВО - средняя площадь, приходящаяся на одну особь рассматриваемой популяции. При рассмотрении человеческого общества Ж.п. - территория, необходимая для удовлетворения нужд одного человека при данных социально-экономических условиях. Для развитых стран Европы Ж.п. оценивается в 0,6 - 0,7 га, для США - 2 га, в т.ч. для производства пищи - 0,6 га, для выращивания технических культур - 0,4 га, для поддержания качества среды и отдыха - 0,8 га и урбанизации (здания, дороги) - 0,2 га.

ЖИЗНЕННОСТЬ - степень стойкости живых существ к изменениям окружающей среды. Характеризуется интенсивностью размножения и выживаемости потомства, конкурентоспособностью при межвидовых и внутривидовых отношениях, приспособленностью к условиям абиотической среды, величиной годичного прироста и т.д.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ОРГАНИЗМА - совокупность всех фаз развития организма

ЗАГРЯЗНЕНИЕ - привнесение в природную среду, а также возникновение и нарастание в ней исходно ей не присущих химических, физических, информационных и биологических агентов. Загрязнение - все то, что выводит природные системы из состояния равновесия и отличается от наблюдаемой нормы. Уровень загрязнения контролируется различными нормативами: ПДК, ПДС, ПДВ и т. д.

ЗАКОН МИНИМУМА (ЛИБИХА) - успешную жизнедеятельность организма ограничивает экологический фактор, количество и качество которого близки к минимуму, необходимому организму. Выносливость организма определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей.

ЗАКОН ПИРАМИДЫ ЭНЕРГИЙ (ПРАВИЛО 10 % ЛИНДЕМАНА) - с одного трофического уровня экологической пирамиды переходит на другой ее уровень не более 10 % энергии.

ЗАКОН ТОЛЕРАНТНОСТИ (ЗАКОН ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОПТИМУМА В. ШЕЛФОРДА) - лимитирующий фактор процветания организма может быть как минимумом, так и максимумом экологического фактора, диапазон между которыми определяет пределы толерантности организма к данному фактору. Организм может иметь широкие границы устойчивости в отношении одного фактора и узкие в отношении другого. Организм с широкими границами по большинству экологических факторов обычно широко распространен (например, воробей). Если условия по одному фактору не оптимальны, то может снизиться предел устойчивости к другому экологическому фактору (например, при низком содержании азота в почве снижается засухоустойчивость злаков).

"ЗАКОНЫ" ЭКОЛОГИИ КОММОНЕРА - сформулированы в начале 70-х годов XX в. американским ученым Б. Коммонером. ***Первый закон. Все связано со всем.*** Это закон об экосистемах и биосфере, обращающий внимание на всеобщую связь процессов и явлений в природе. Он призван предостеречь человека от необдуманного воздействия на отдельные части экосистем, что может привести к непредвиденным последствиям. (например, осушение болот приводит к обмелению рек). ***Второй закон. Все должно куда-то деваться.*** Это закон о хозяйственной деятельности человека, отходы от которых неизбежны, и потому необходимо думать как об уменьшении их количества, так и о последующем их использовании. ***Третий закон. Природа "знает" лучше.*** Это закон разумного, сознательного природопользования. Нельзя забывать, что человек - тоже биологический вид, что он - часть природы, а не ее властелин. Это означает, что нельзя пытаться покорить природу, а нужно сотрудничать с ней. Пока мы не имеем полной информации о механизмах и функциях природы, а без точного знания последствий преобразования природы недопустимы никакие ее "улучшения". ***Четвертый закон. Ничто не дается даром.*** Это закон рационального природопользования. "...Глобальная экосистема представляет собой единое целое, в рамках которого ничего не может быть выиграно или потеряно и которая не может являться объектом всеобщего улучшения". Платить нужно энергией за дополнительную очистку отходов, удобрением - за повышение урожая, санаториями и лекарствами - за ухудшение здоровья человека и т.д.

ЗООЦЕНОЗ [от гр. zoon - животное, живое существо, koinos - общий] - часть биоценоза, совокупность животных, характеризующаяся определенным составом и сложившимися взаимоотношениями между собой и с окружающей их средой.

ЗРЕЛОСТЬ ЭКОСИСТЕМЫ - стабильное состояние экосистемы, характеризующееся оптимальной структурой и функционированием, максимальной биопродуктивностью и минимальной энтропией.

ИЕРАРХИЯ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ (экосистем) [гр. hierarchia от hieros - священный и arche - власть] - функциональное соподчинение (вхождение более мелких и простых в более крупные сложные) систем различного уровня. Примером И.п.с. может быть ряд: фация (биогеоценоз, элементарный ландшафт, экосистема) - местность - урочище - ландшафт - ландшафтная зона - физико-географический сектор - биосфера. Каждый уровень иерархии имеет свои особенности круговорота веществ: так, на первых уровнях преобладают вертикальные связи, на последующих все большую роль в качестве системообразующих начинают играть горизонтальные или латеральные связи.

ИЗМЕНЕНИЕ ЛАНДШАФТА - приобретение ландшафтом новых или утрата прежних свойств под влиянием внешних факторов или саморазвития. В природоохранной литературе занимает срединное положение в цепочке понятий: воздействие на ландшафт - И.л. - последствия в хозяйственной деятельности или в здоровье населения. Различают прямые и опосредованные И.л., И.л. в ходе функционирования, динамики или развития ландшафта, обратимые и необратимые И.л., прогрессивные и регрессивные И.л., целенаправленные и побочные И.л., спонтанные (связанные с эндогенными факторами) и внешние (обусловленные экзогенными факторами), И.л. в целом или же изменение отдельных компонентов ландшафта.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ - разнообразие признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства. И. присуща всем живым организмам. Различают И. наследственную и ненаследственную, индивидуальную и групповую, качественную и количественную, направленную и ненаправленную. Наследственная И. обусловлена возникновением мутаций, ненаследственная - факторами внешней среды. Явления наследственности и И. лежат в основе эволюции.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛАНДШАФТА - свойство возникновения изменений параметров функционирования в процессе развития ландшафта. Обратное И.л. понятие - стабильность ландшафта.

ИММУНИТЕТ - невосприимчивость организма к заболеваниям, вредителям или загрязняющим веществам.

ИМПУЛЬСНАЯ СТАБИЛЬНОСТЬ [от лат. impulsus - толчок к чему-либо и stabilis - устойчивый, прочный] - промежуточная стадия развития экосистемы, поддерживаемая регулярными резкими физическими возмущениями.

ИНВАРИАНТ ЛАНДШАФТА [от лат. invariants - неизменяющийся] - совокупность присущих ландшафту свойств, которые сохраняются неизменными при преобразовании рассматриваемой категории (вида) ландшафта под влиянием различных воздействий. Понятие введено В.Б. Сочавой. Каждый из И.л. в конце концов подвергается преобразованиям, но не вследствие динамики, а в процессе эволюционного развития. И.л. выступает его вертикальная, горизонтальная и временная структура. На основании И.л. возможно построение иерархических, генетических классификаций ландшафтов.

ИНДЕКС ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ - соотношение между числом видов и каким-либо показателем значимости: численностью, биомассой, продуктивностью и т.п. Наиболее часто используют И.в.р. Глисона (отношение общего числа видов к логарифму числа особей), Симпсона (отношение общего числа видов к числу особей к.-л. вида), Шеннона-Уивера (определяется по формуле $H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, где $i=1,2,...,S$; S - количество видов; p_i - относительное обилие i -го вида).

ИНДЕКС ВСТРЕЧАЕМОСТИ - число проб, в которых обнаружены особи исследуемого вида, выраженное в процентах к общему числу проанализированных проб.

ИНДЕКС ДОМИНИРОВАНИЯ - доля (в %), которую составляет обилие исследуемого вида по отношению к суммарному обилию всех сравниваемых между собой видов в изучаемом материале.

ИНДЕКС ЖАККАРА - предложенный П. Жаккаром (1901) показатель, равный отношению числа видов, найденных на двух исследуемых участках биотопа (C), к сумме видов, найденных на участке A , но не найденных на участке B , и найденных на участке B , но отсутствующих на участке A : $I = 100 C / (A + B)$. Величина I называется также коэффициентом флористического сходства (общности).

ИНДЕКС ПОЛОВОЙ - отношение общего числа половозрелых самок к общей численности популяции. Используется в демографии при анализе половой структуры популяции.

ИНДЕКС УСТОЙЧИВОСТИ (вида) - показатель устойчивости вида или популяции в биоценозе - коэффициент вариации общей биомассы вида или средней численности особей по многолетним данным.

ИНТРОДУКЦИЯ - преднамеренное или случайное введение в экосистему чуждого ей вида. Интродуцированный вид может прижиться в новых условиях лишь в тех слу-

чаях, если он не встречает конкурентов или если ему удастся вытеснить какой-либо местный вид.

КАТАЦЕНОЗ [от гр. kata - вниз и koinos - общий] - финальная стадия деградации биогеоценоза, характеризующаяся резким сокращением числа сохранившихся видов и резким ухудшением качеств биотопа. Напр., К. рогача песчаного при перетравливании полынных пастбищ (дальнейший процесс ведет к полному сбою пастбища). См. Деградация ландшафта.

КАТЕГОРИИ ВИДОВ - группы видов, объединенные общностью основных способов потребления и передачи вещества и энергии.

КАТЕНА [лат. catena - цепь, непрерывный ряд] - 1) закономерная последовательность расположения на склонах или вокруг водоемов элементарных природных комплексов (элементарных ландшафтов, фаций, биогеоценозов); син.: Ландшафт геохимический; 2) в географии почв - закономерная последовательность размещения типов почв на склонах.

"КВАРТИРАНТСТВО" - форма комменсализма, при которой один вид использует другой (его тело или жилище) в качестве убежища или своего жилья (обитание множества видов членистоногих в норах грызунов и гнездах птиц).

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛАНДШАФТОВ ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ - объединение ландшафтов по признакам качественного сходства. Высшую таксономическую ступень К.л.т. - тип ландшафта - выделяют по сходству в соотношениях тепло- и влагообеспеченности; номенклатура типов ландшафтов складывается соответственно из двух элементов: теплообеспеченности (арктические и антарктические, субарктические, бореальные, суббореальные, субтропические и т.д.) и увлажнения (от гумидных до экстрааридных). Классы и подклассы ландшафтов выделяют по гипсометрическому фактору (равнинные и горные). Вид ландшафта выделяется по характеристикам фундамента ландшафта: его петрографическому составу, структурным особенностям и формам рельефа (напр., холмисто-моренные на цоколе из карбонатных палеозойских пород).

КЛИМАКС [гр. klimax - высшая точка, кульминация] - стабильное состояние сообщества (экосистемы), в котором климаксовое сообщество (экосистема) поддерживает само себя неопределенно долго, все внутренние его компоненты уравновешены друг с другом.

КЛИМАКС КЛИМАТИЧЕСКИЙ (региональный)- стабильное состояние сообщества (экосистемы), находящегося в равновесии с общими климатическими условиями.

КЛИМАКС ЭДАФИЧЕСКИЙ (локальный)- модификация стабильных состояний сообщества (экосистемы), соответствующая особым местным условиям субстрата.

КЛИМАКСНОЕ СОСТОЯНИЕ ЛАНДШАФТА, или эквифинальное состояние (по В.Б. Сочаве) - см. Коренное состояние ландшафта.

КЛИМАКСОВОЕ СООБЩЕСТВО - стабильное сообщество, завершающее серию сукцессий. Термин введен Ф. Клементсом (1916). Для К.с. характерно равновесие между биотическими и абиотическими компонентами (годовая продукция и приток вещества извне уравновешены годовым потреблением, расходом и выносом веществ из системы, поэтому чистая годовая продукция близка к нулю) на максимально высоком уровне потенциальной энергии и разнообразия.

КЛУБЕНЬКОВЫЕ БАКТЕРИИ - род азотфиксирующих бактерий, образующих клубеньки на корнях многих бобовых растений. Поглощают атмосферный молекулярный азот и переводят его в азотные соединения, усваиваемые растениями, которые, в свою очередь, обеспечивают другие растения питательными веществами.

КОММЕНСАЛИЗМ - форма симбиоза, при которой один из сожительствоющих видов получает какую-либо пользу, не принося другому виду ни вреда, ни пользы. Такая связь представлена следующими типами: "нахлебничество", "квартирантство", сотрапезничество".

КОМПЕНСАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ - изменчивость, состоящая в том, что развитие одних органов или функций организма часто является причиной угнетения других (т.е. наблюдается обратная корреляция, напр., между молочностью и мясистойостью скота).

КОМПОНЕНТЫ ЛАНДШАФТА [от лат. componens - составляющий] - основные составные части ландшафта, представленные фрагментами отдельных сфер географической оболочки: литосферы, гидросферы, атмосферы и сферы распространения биоты. К.л. тесно между собой связаны, при изменении одного из них изменяются др. и возникают "цепные реакции". Различают природные (горные породы, воздух, поверхностные и подземные воды, почва, живое вещество) и антропогенные (следы и опыты деятельности человека: сооружения, плантации и т.п.) компоненты ландшафта.

КОНВЕРГЕНТНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ - возникновение у различных по происхождению видов и биотических сообществ сходных внешних признаков в результате аналогичного образа жизни и приспособления к близким условиям среды (форма тела у акулы, пингвина и дельфина; облик лиственных лесов Евразии и Северной Америки).

КОНКУРЕНЦИЯ - тип биотических взаимоотношений, при котором организмы или виды соперничают между собой в потреблении одних и тех же, обычно ограниченных ресурсов. Ресурсы могут быть как пищевого, так и другого рода: наличие мест для выведения потомства, укрытий и т. д.

В случае конкуренции присутствие другого организма или вида, с одной стороны, неблагоприятно для каждого из них, так как часть необходимых ресурсов используется соседом, с другой - это есть одно из проявлений сопротивления среды. Конкуренцию подразделяют на внутривидовую и межвидовую.

КОНСЕРВАТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ - признаки, медленно изменяющиеся в ходе эволюции.

КОНСОРЦИЯ [от лат. consortium - соучастие, сотоварищество] - структурная единица биоценоза, состоящая из центрального члена (ядра) - обычно крупной особи или группы особей, и функционально связанных с ним автотрофных и гетеротрофных организмов. В старой литературе К. называют симбиотические организмы типа лишайников.

КОНСУМЕНТЫ [от лат. consumo - потребляю] - организмы, потребляющие готовые органические вещества, но не доводящие разложение органических веществ до простых минеральных составляющих. Совокупность К. образует трофические цепи, в которых выделяют К. первого порядка (растительноядные) и К. второго, третьего и т.д. порядков (хищники).

КОНТРАСТНОСТЬ ЛАНДШАФТОВ [от фр. contraste - резко выраженная противоположность] - степень различий между ландшафтами, обусловленных прежде всего их генезисом. К.л. определяется на основе учета разнообразия составляющих ландшафта геосистем низшего ранга, соотношения их площади, характера, степени близости (по генезису) соседних ландшафтов.

КОРЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЛАНДШАФТА - завершающее в процессе динамики ландшафта состояние, характеризующееся максимальной степенью равновесия внутренних свойств ландшафта и данных внешних условий его существования (климат, геологическое основание, тектоника, сейсмика и т.д.). Син.: Климатическое состояние ландшафта, экосистемы, Эквифинальное состояние ландшафта.

КОСМОСФЕРА - космическое пространство вокруг Земли, основа для формирования системы "Биосфера - Человек - Вселенная".

КОСНОЕ ВЕЩЕСТВО - небиогенные минералы и горные породы, образовавшиеся в основном или глубже биосферы (вне области жизни) или в пределах биосферы на глубине нескольких километров без участия живого вещества. Мертвые (косные) небиогенные горные породы и минералы по массе во много раз превышают массу всего живого вещества.

КОЭВОЛЮЦИЯ - параллельная, взаимосвязанная эволюция биосферы и человеческого общества. Несовпадение скоростей природного эволюционного процесса, происходящего очень медленно (тысячи лет), и социально-экономического развития челове-

ства, происходящего намного быстрее (десятилетия), ведет при неуправляемой форме взаимоотношений к деградации природы, поскольку антропогенный фактор оказывается слишком мощным, приводящим не столько к изменению видов, сколько к их вымиранию, и, в конечном итоге, может привести к глобальной экологической катастрофе.

Выход заключается в регулируемом, сознательно ограниченном воздействии человека на природу, в построении ноосферы.

КОЭФФИЦИЕНТ БИОЛОГИЧЕСКОГО НАКОПЛЕНИЯ [от лат. со - с, вместе и efficiens - производящий] - отношение содержания к.-л. элемента (напр., радионуклида или тяжелого металла) в организме к содержанию его в окружающей среде (в земной коре, почвообразующей породе, почве или искусственной питательной среде).

КОЭФФИЦИЕНТ РАЗМНОЖЕНИЯ - 1) число родившихся особей, приходящихся на 1000 самок, размножающихся особей или особей обоих полов в популяции за единицу времени; 2) разность между рождаемостью и смертностью за единицу времени; 3) прирост размера популяции с учетом ограничивающих факторов среды, описываемый математическим уравнением (коэффициент прироста Вольтерра или специфическая скорость естественного прироста Лотка).

КОЭФФИЦИЕНТ РОЖДАЕМОСТИ - число родившихся на 1000 человек в год.

КОЭФФИЦИЕНТ СМЕРТНОСТИ - число особей, погибших за год в результате естественных причин, на 1000 особей данного вида.

КОЭФФИЦИЕНТ ТРОФНОСТИ - отношение валовой продукции фотосинтеза (P) в экосистеме к дыханию (R). В климаксовых сообществах (зрелых экосистемах) P:R близко к 1.

КОЭФФИЦИЕНТ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СХОДСТВА - см. в ст. Индекс Жаккара.

КРАСНАЯ КНИГА - список и описание редких и находящихся под угрозой исчезновения животных, растений и грибов. В ней приводится информация об основных причинах вымирания конкретных видов и о путях их спасения. Международным союзом охраны природы (МСОП) первый том Красной книги был издан в 1966 г. В СССР Красная книга была учреждена в 1974 г.

Новые издания с уточненными и измененными списками видов обычно выходят через 5 - 10 лет. Виды, которым уже не грозит исчезновение вследствие принятых мер, выводятся из Красной книги, а те, численность которых стала катастрофически уменьшаться, - заносятся.

КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ - непрерывный циклический процесс перераспределения химических веществ в биосфере.

КСЕНОБИОТИК - чужеродное для живых организмов вещество, появляющееся в результате антропогенной деятельности (пестициды, препараты бытовой химии и другие загрязнители), способное вызывать нарушение биотических процессов, в т. ч. заболевание или гибель живого организма.

ЛАНДШАФТ [от нем. Land - земля, schaft - суффикс, выражающий взаимосвязь, взаимозависимость] - природный территориальный комплекс, состоящий из взаимодействующих природных или природных и антропогенных компонентов, а также комплексов более низкого таксономического ранга. В соответствии со взглядами Н.А. Солнцева, Л. характеризуется единством геологической платформы, климата и истории развития. Термин заимствован из общелитературного языка, где он связывается, как правило, с визуальными впечатлениями от пейзажа, картины природы, местности. Син.: Геохора (по В.И. Вернадскому).

ЛАНДШАФТ АБИОГЕННЫЙ - ландшафт, сформировавшийся без существенного влияния живого вещества. К Л.а. условно (поскольку вся поверхность Земли пронизана в той или иной степени проявлениями жизни) относят ландшафты центральной части Антарктиды, Гренландского ледяного щита, наиболее высоких вершин Гималаев, лавовые озера и др. Л.а. противопоставляются биогенным ландшафтам, сформировавшимся под воздействием живых организмов.

ЛАНДШАФТ АНТРОПОГЕННЫЙ - ландшафт, свойства которого обусловлены деятельностью человека (см. также Ландшафт техногенный). По соотношению целенаправленных и непреднамеренных изменений различают преднамеренно измененные и непреднамеренно измененные ландшафты. Э. Гадач предложил за первыми сохранить название "антропогенных", а вторые именовать "антропическими". Различают также культурный ландшафт (сознательно измененный хозяйственной деятельностью человека для удовлетворения своих потребностей и постоянно поддерживаемый в нужном для него состоянии) и акультурный, возникающий в результате нерациональной деятельности или неблагоприятных воздействий соседних ландшафтов (крайним членом в этом ряду выступает деградированный ландшафт).

ЛАНДШАФТ ГЕОХИМИЧЕСКИЙ - в соответствии с представлениями Б.Б. Полынова, совокупность элементарных ландшафтов от элювиальных до супераквальных, располагающихся в пределах литологически однородной территории, генетически связанных истоками растворенных и взвешенных веществ. Л.г. - очень существенное понятие для анализа горизонтального распространения антропогенных воздействий, в частности загрязнения, возможностей накопления загрязняющих веществ (формирование техногенных геохимических аномалий) и самоочищения ландшафта. Син.: Катена.

ЛАНДШАФТ ПРИРОДНЫЙ - ландшафт, формирующийся или сформировавшийся под влиянием только природных факторов, не испытывавший влияния деятельности человека (в противоположность ландшафту антропогенному или техногенному).

ЛАНДШАФТ СУБАКВАЛЬНЫЙ - по классификации Б.Б. Польшова, местный водоем с преобладанием процесса привноса вещества с твердым и жидким стоком над выносом.

ЛАНДШАФТ СУПЕРАКВАЛЬНЫЙ - по классификации Б.Б. Польшова, надводный ландшафт элементарный, сформированный на пониженных элементах рельефа, в условиях залегающих близко к поверхности грунтовых вод; характеризуется поступлением веществ из атмосферы, а также с поверхностными и грунтовыми водами. В группе Л.с. по степени геохимической автономности и транзитности мигрирующих элементов, обусловленных положением данного ландшафта в рельефе, выделяются: 1) супераквальные автономные плоских слабодренированных водоразделов (ландшафты верховых болот); 2) транссупераквальные геохимически слабо подчиненные долин крупных транзитных рек; 3) транссупераквальные геохимически подчиненные долин малых рек и ручьев; 4) супераквальные геохимически подчиненные бессточных депрессий.

ЛАНДШАФТ ТЕХНОГЕННЫЙ, антропоэкосистема - разновидность ландшафта, где человек (промышленная деятельность) выступает центральным элементом, определяющим функционирование и структуру ландшафта. См. также Ландшафт антропогенный.

ЛАНДШАФТ ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ [от лат. *elementum* - первичная материя, первоначально] - участок, сложенный одной породой или наносом, находящийся на одном элементе рельефа, в равных условиях залегания грунтовых вод, характеризующийся определенным растительным сообществом и одним типом почв. Термин введен Б.Б. Польшовым и используется в работах, связанных с исследованиями в обл. геохимии ландшафта. Понятие Л.э. близко понятиям фация по Л.С. Бергу, биогеоценоз по В.Н. Сукачеву, микроландшафт по И.В. Ларину, эпиморфа по Р.И. Аболину.

ЛАНДШАФТ ЭЛЮВИАЛЬНЫЙ - по классификации Б.Б. Польшова, ландшафт элементарный, сформированный на повышенных элементах рельефа, при глубоком залегании уровня грунтовых вод; характеризуется поступлением веществ преимущественно из атмосферы, почти полным отсутствием бокового притока веществ. В группе Л.э. по степени геохимической автономности и транзитности мигрирующих элементов, обусловленных положением данного ландшафта в рельефе, выделяют: 1) элювиальные геохимические автономные плоских повышенных элементов рельефа; 2) трансэлювиальные геохи-

мически подчиненные склонов; 3) трансэлювиально-аккумулятивные нижних частей склонов, депрессий, с глубоким залеганием грунтовых вод.

ЛАНДШАФТНАЯ ЭКОЛОГИЯ - научное направление, изучающее ландшафты путем анализа экологических отношений между растительностью и средой, структуру и функционирование природных комплексов на топологическом уровне, взаимодействие составных частей природного комплекса и воздействие общества на природную составляющую ландшафтов путем анализа балансов вещества и энергии. Термин введен К. Троллем, чтобы отразить целесообразность объединения двух подходов - "горизонтального", состоящего в изучении пространственного взаимодействия природных явлений, и "вертикального", изучающего взаимоотношения между явлениями в рамках экосистемы. Частично указанные выше задачи решаются в рамках ландшафтоведения и биогеоценологии. Син.: Геоэкология.

ЛАНДШАФТНЫЙ ПОДХОД - совокупность приемов в географических и экологических исследованиях, в основу которых положено представление о дифференцированности географической оболочки на систему природных территориальных комплексов разного ранга, обладающих генетическим единством и связанных совокупностью латеральных процессов: поверхностный и подземный сток, эоловый вынос и привнос вещества, биогенная миграция и др.

ЛИТОСФЕРА - "твердая оболочка планеты, включающая земную кору и верхнюю мантию Земли. Границы жизни в литосфере находятся на глубине 2 - 3 км, максимально до 6 км.

МИГРАЦИЯ - перемещение, перераспределение кого-либо или чего-либо (животных из одной местности в другую; химических элементов в земной коре и на поверхности; населения внутри страны или из одной страны в другую и т. д.).

МУТУАЛИЗМ - форма симбиоза, при которой присутствие каждого из двух видов становится обязательным для обоих, каждый из сожителей получает относительно равную пользу, и партнеры (или один из них) не могут существовать друг без друга (например, термиты и микроорганизмы их кишечника, превращающие целлюлозу древесины в усвояемые вещества.

НАГРУЗКА НА ЛАНДШАФТ - мера антропогенного (техногенного) воздействия на ландшафт. Термин пришел из инженерной лексики вместе с группой терминов (устойчивость, стабильность и др.), используемых для характеристики процессов и явлений, возникающих в ландшафте под влиянием деятельности человека.

НАГРУЗКА РЕКРЕАЦИОННАЯ - степень непосредственного влияния отдыхающих людей (туристов, рыболовов, охотников и др.), их транспортных средств и т.п. на

объекты, отнесенные к рекреационным ресурсам (охраняемые территории, живописные места, памятники природы и т.д.). Н.р. выражается числом людей или человеко-дней на единицу площади или рекреационный объект и сопоставляется с рекреационной емкостью объекта.

НАДЕЖНОСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ - способность экосистемы (ландшафта) относительно полно восстанавливаться и саморегулироваться после внешнего воздействия (в пределах естественных для систем суточных, сезонных, многолетних флуктуаций). Понятие, близкое к устойчивости и гомеостазу ландшафта.

НАСЫЩЕННОСТЬ ВИДОВАЯ - число видов на единицу площади (объема), являющееся основной единицей альфа-разнообразия. Ч.в. отражает емкость среды, т.к. в экстремальных условиях (пустыни, солончаки) численность видов падает до минимума.

"НАХЛЕБНИЧЕСТВО" - форма комменсализма, при которой один вид потребляет остатки пищи другого (например, львы и гиены).

НЕЙТРАЛИЗМ - тип биотической связи, при которой совместно обитающие организмы (или виды) не влияют друг на друга. В природе истинный нейтраллизм крайне редок, поскольку между всеми видами возможны косвенные взаимоотношения.

НЕОБРАТИМОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ЛАНДШАФТА - изменения в ландшафте, ведущие к нарушению экологического равновесия и, как следствие, к смене инварианта ландшафта или его деградации.

НЕТТО-ПРОДУКЦИЯ ФИТОЦЕНОЗА [от ит. netto - чистый] - чистая биологическая продукция фитоценоза, т.е. количество органического вещества, производимое фитоценозом за счет фото- и хемосинтеза за вычетом веществ, потраченных на дыхание и потребление гетеротрофами. Экспериментально определяется по величине максимальной (при оптимальном соотношении тепла и влаги) скорости прироста фитомассы.

НООСФЕРА - сфера разума, связанная с возникновением и становлением цивилизации, то есть когда разумная деятельность человечества становится определяющим фактором развития биосферы.

Термин введен французским философом Э. Леруа в 1927 г., понятие "ноосфера" разработано французским ученым П. Тейяром де Шарденом, современное учение о ноосфере в 1930 -1940 гг. создано В. И. Вернадским.

Несмотря на огромные возможности и способности человеческого разума к управлению природными процессами, еще рано говорить о ноосфере, т. к. человек не может предугадать последствия своих действий. Об этом можно судить по множеству возникающих экологических проблем на нашей планете. Некоторые ученые полагают, что в на-

стоящее время правильнее говорить лишь о существовании начальных стадий развития ноосферы, имеющих принципиальные отличия от ее будущего состояния.

ОБИЛИЕ видовое - количество особей вида либо всего сообщества, приходящееся на единицу площади или объема. При учете О. животных различают О. разовое и О. среднее за определенный период наблюдений (сезон, месяц, год). При описании растительных ассоциаций для характеристики О. часто используют 5-балльную шкалу Гультя: 5 - очень обильно; 4 - обильно; 3 - необильно; 2 - мало; 1 - очень мало.

ОБЪЕКТ ЖИВОТНОГО МИРА - организм животного происхождения (дикое животное) или их популяция (*закон "О животном мире"*).

ОБЪЕКТЫ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ - естественные компоненты окружающей природной среды, природные комплексы, ландшафты и объекты (*проект федерального закона "О внесении изменений и дополнений в закон РСФСР "Об охране окружающей природной среды"* от 11.10.2000).

ОЙКУМЕНА - часть земной поверхности, заселенная и используемая людьми.

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ, окислительный потенциал, редокспотенциал (ОВП, Eh) - функция соотношения окисленных и восстановленных форм химических элементов в той или иной среде (почве, водном растворе, биологическом материале). ОВП характеризует степень окисленности компонентов среды и выражается, как правило, в милливольтках (мВ).

ОКРАСКА ВОДЫ - показатель, характеризующий наличие веществ, вызывающих окрашивание воды (*ГОСТ 27065-86*).

ОКРУЖАЮЩАЯ ПРИРОДНАЯ СРЕДА - совокупность естественных компонентов (атмосферного воздуха, поверхностных и подземных вод, почв, недр) окружающей природной среды, природных комплексов, ландшафтов и объектов, определяющих условия жизнедеятельности человека, обитания животных, растений и других живых организмов (*проект федерального закона "О внесении изменений и дополнений в закон РСФСР "Об охране окружающей природной среды"* от 11.10.2000).

ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА - внешняя среда, в которой функционирует организация, включая воздух, воду, землю, природные ресурсы, флору, фауну, человека и их взаимодействие. Примечание. В данном контексте внешняя среда простирается от среды в пределах организации до глобальной системы (*ГОСТ Р ИСО 14050*).

ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА - Среда обитания человека, состоящая из совокупности объектов, явлений и факторов окружающей природной и искусственной среды, определяющих условия жизнедеятельности человека (*проект федерального закона "О внесении*

изменений и дополнений в закон РСФСР "Об охране окружающей природной среды" от 11.10.2000).

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ (относительное обилие) ВИДОВ - число особей вида (группы видов) относительно других видов или их групп в том же сообществе.

ПАРАГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЛАНДШАФТЫ [от гр. *para* - возле, находящийся рядом и лат. *genesis* - рождение] - система пространственно смежных региональных или типологических комплексов, связанных общностью своего происхождения. К парагенетическим относят часто ландшафты геохимические.

ПАРАКЛИМАКС [от гр. *para* - возле, находящийся рядом и климакс] - новое устойчивое сообщество, возникшее в результате внешних разрушительных воздействий (дигрессия) на естественное климаксовое сообщество (напр., сообщество, постоянно поддерживаемое выпасом скота на месте сведенного леса).

ПАРАМЕТРЫ СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ - наиболее общие (интегральные) информативные показатели функционирования экосистемы, позволяющие оценить ее состояние, степень отклонения от нормы.

ПАРАМЕТРЫ ЭКОСИСТЕМЫ - величины, показатели, отражающие функциональные и консервативные свойства экосистемы: биологическая продуктивность, интенсивность круговорота, разнообразие и т.п.

ПЕРЕСТРОЙКА ЛАНДШАФТА КОРЕННАЯ - необратимое изменение ландшафта, приводящее к полной смене его структуры и свойств (инварианта) и тем самым к переходу в качественно новое образование. П.л.к. может быть результатом целенаправленной деятельности человека, антропогенной деградации, стихийных природных процессов.

ПЕРИОД КРУГОВОРОТА химического элемента - в экосистеме или системе почва-растение время, за которое растения выделяют в почву и атмосферу такое же количество химического элемента, которое содержат в себе. П.к. служит показателем интенсивности биогенного круговорота химического элемента.

ПЕРИОД ПОЛУВЫВЕДЕНИЯ - время, за которое организм выделит половину содержавшегося в нем (вредного) вещества (химического элемента).

ПЕРТУРБАЦИЯ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ [от лат. *perturbatio* - расстройство, смятение] - отрицательные изменения в биогеоценозе, вызванные, напр., массовым размножением одного вида.

ПЕРЦЕНТИЛЬ [англ. *percentile*] - доля площади экосистем (в %), которая не будет защищена от воздействия анализируемого неблагоприятного фактора при принятой для

расчетов величине экологического норматива (критической нагрузки, критического уровня и др.). Термин широко используется в международной практике при расчетах степени защищенности экосистем (в частности в рамках Конвенции о трансграничном загрязнении воздуха на большие расстояния). Например, 5-процентильная карта означает, что приведенная на ней информация обеспечивает защиту 95% территории экосистем.

ПЛАСТИЧНОСТЬ ЛАНДШАФТА [от гр. plastikos - годный для лепки, податливый] - способность ландшафта изменяться, сохраняя при этом основные характеристики, несмотря на воздействие внешних факторов. П.л. - одно из свойств, обеспечивающих его устойчивость.

ПОДХОД ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ - общенаучный подход, ориентирующий в первую очередь на исследование и отражение отношений и взаимодействий организмов и в частном случае человека с окружающей средой.

ПОКАЗАТЕЛЬ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ - см. Индекс видового разнообразия.

ПРЕДЕЛ УСТОЙЧИВОСТИ - максимум нагрузки, переносимой организмом, сообществом, экосистемой, ландшафтом при сохранении их структуры и функционирования.

ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ [от лат. tolerantia - терпение] - диапазон между минимумом и максимумом значений экологических параметров существования организма.

ПРЕДЕЛЬНО ДОПУСТИМАЯ НАГРУЗКА НА ЛАНДШАФТ - нагрузка (антропогенная), при превышении которой происходит разрушение структуры ландшафта и нарушение его функций (*ГОСТ 17.8.1.01-86*).

ПРИНЦИП ЛЕ ШАТЕЛЬЕ - предложенный А. Ле Шателье (1884) и термодинамически обоснованный К. Брауном (1887) принцип, согласно которому внешнее воздействие, выводящее систему из равновесия, стимулирует в ней процессы, стремящиеся ослабить результаты этого воздействия. Справедливость применения П.Л. к незамкнутым системам, каковыми являются экосистемы и биосфера в целом, дискуссионна. Тем не менее показано, что П.Л. в биосфере выполняется, в частности при анализе карбонатной системы.

ПРИРОДНЫЕ ЛАНДШАФТЫ - природные комплексы, территориально ограниченные естественными границами, в пределах которых природные компоненты находятся в естественном взаимодействии друг с другом (*проект федерального закона "О внесении изменений и дополнений в закон РСФСР "Об охране окружающей природной среды"" от 11.10.2000*).

ПРИРОДНЫЙ КОМПЛЕКС [от лат. complexus - связь, сочетание] - совокупность природных предметов, явлений или свойств, образующих одно целое. П.к. - исторический предшественник понятия природная система. Термин применяется для обозначения: 1) любых взаимосвязанных явлений природы; 2) закономерных пространственных сочетаний (мозаик) почв, растительности, ландшафтов (напр., солончаковые комплексы и т.п.). П.к. более широкое понятие, чем напр., ландшафт или ПТК, поскольку не содержит указаний ни на географичность, ни на территориальность, ни на полноту охвата компонентов.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ВИДОВАЯ - средний из максимально возможных возрастов, достигаемый особями данного вида при наиболее благоприятных условиях существования, т. е. П.ж.в. лимитируется преимущественно генетическими особенностями вида. Для многих животных может быть оценена как 4-5 кратный срок достижения половой зрелости (т.н. коэффициент Бюффона).

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ СРЕДНЯЯ - средний возраст, которого достигают особи данной статистической выборки (частное от деления суммы возрастов погибших особей на их число).

ПРОДУКТИВНОСТЬ (продукция) ВТОРИЧНАЯ - биологическая продуктивность (продукция) консументов.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛАНДШАФТА - способность ландшафта производить биологическую продукцию.

ПРОДУЦЕНТЫ [лат. producens - производящий] - автотрофные организмы, продуцирующие органическое вещество из простых неорганических веществ (фототрофы и хемотрофы).

РАВНОВЕСИЕ ЛАНДШАФТА - некоторое квазистационарное состояние, формирующееся у природных ландшафтов под влиянием взаимно скомпенсированных процессов, вызванных внешними (в т. ч. антропогенными) факторами, с одной стороны, и процессами самоорганизации и саморегулирования, с другой.

РАЗВИТИЕ (эволюция) ЛАНДШАФТА - высшее звено в цепи понятий, характеризующих различные типы изменений ландшафтов: функционирование - динамика - развитие. Р.л. сопровождается необратимыми поступательными изменениями, которые приводят к смене структуры ландшафта, замене одного инварианта др. Р.л. обусловлено как изменениями внешних факторов (активизация тектонических движений, морские трансгрессии), так и внутренними причинами (саморазвитие ландшафта).

РАЗВИТИЕ СТАБИЛЬНОЕ (поддерживаемое)- стратегия управления отношениями человека (в целом) с окружающей средой, при котором действия направлены на

снижение риска глобальных катастроф, но не затрагивают частных отношений; действия, провоцирующие и поддерживающие самоорганизацию общества и окружающей среды.

РАЗЛИВ НЕФТИ - нефть, разлитая на поверхности водного объекта (*Об утверждении Инструкции по идентификации источника загрязнения водного объекта нефтью. Приказ Минприроды России от 02.08.94 N 241*).

РАЗМЕЩЕНИЕ ОТХОДОВ - хранение и захоронение отходов (*закон "Об отходах производства и потребления"*).

РАЗНООБРАЗИЕ - в экологии показатель сложности системы, разнокачественности ее компонентов (экологических ниш в экосистеме). См. Разнообразие биологическое.

РАЗНООБРАЗИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ - число различных типов биологических объектов или явлений и частота их встречаемости на фиксированном интервале пространства и времени, в общем случае отражающие сложность живого вещества, способность его к саморегуляции своих функций и возможность его разностороннего использования. Р.б. включает в себя все виды животных, растений грибов и микроорганизмов, экосистем и протекающие в них процессы. Выделяют три уровня Р.б.: генетическое Р. отражает генетическую информацию, содержащуюся в живом веществе Земли, конкретной территории; Р. видовое отражает количество видов и встречаемость их особей на конкретной территории; Р. экосистем (ландшафтов) отражает количество разных типов местообитаний, сообществ и экологических процессов. Р.б. частный случай всеобщего феномена разнообразия природы.

РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВОЕ - число видов в данном сообществе или в данной области. Различают альфа-разнообразие (число видов в рассматриваемом биотопе), бета-разнообразие (число видов во всех биотопах данной области) и гамма-разнообразие.

РАЗНООБРАЗИЕ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОЕ - составная часть биологического разнообразия, связанная с оценкой разнокачественности (различия) особей в популяции. Особи могут различаться по генотипу (в т. ч. полу), фенотипу, возрасту, изменчивости, по проявлению модификационной, зависящей от конкретных условий среды и т. д.

РАЗНООБРАЗИЕ ПРИРОДЫ - наблюдаемое человеком имманентное свойство природы, конкретное представление о котором тесно связано в сознании со способом отображения человеком окружающего мира.

РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ - составная часть биологического разнообразия (в узком смысле, разнообразия экосистем). Р.с. выражается числом различных типов сообществ на конкретной территории и их встречаемостью.

РЕДУЦЕНТ (деструктор) - организм, в ходе своей жизнедеятельности превращающий органические остатки в неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами. Являются гетеротрофами. Преимущественно это бактерии и грибы.

РЕЗИСТЕНТНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ - способность экосистемы оставаться в устойчивом состоянии под нагрузкой, ее невосприимчивость к внешнему воздействию.

РЕЗИСТЕНТНОСТЬ [от лат. *resistere* - сопротивляться] - невосприимчивость организма к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды (напр., к загрязнению окружающей среды).

СЕРИЯ [лат. *series* - ряд] - в экологии последовательный ряд стадий изменения сообщества организмов на пути к климаксу в процессе сукцессии. Термин предложен Ф. Клементсом (1916).

СООБЩЕСТВО - по Р. Уиттекеру, система взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, часто конкурирующих друг с другом видов. Виды, входящие в состав одного и того же С., эволюционировали в направлении дифференциации экологических ниш. Термин С. часто используется как син. биоценоза. Выделяют С. растений (фитоценоз), С. животных (зооценоз), С. микроорганизмов (бактериоценоз).

СООБЩЕСТВО ВЕРТИКАЛЬНОЕ - экологическая открытая система, определенная отношениями хищничества, паразитизма между организмами различных видов, обеспечивающими их устойчивое сосуществование на определенном пространственно-временном интервале.

СООБЩЕСТВО ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ - экологическая открытая система, определенная отношениями конкуренции, независимости, содружества, аменсализма между организмами различных видов, обеспечивающими их устойчивое сосуществование на определенном пространственно-временном интервале.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ МЕТОД изучения ландшафтов - сопоставление и выявление сходства и различий свойств, состояний, процессов двух или более ландшафтов, как рядом расположенных, существующих в одно и то же время, так и отдаленных в пространстве и во времени. С.м. используется как базовый при разработке классификаций, районировании, генерализации, оценке, прогнозировании. Один из вариантов С.м. - метод аналогов, т.е. нахождение территорий со сходными в том или ином отношении свойствами, состояниями, процессами.

СРЕДА ОБИТАНИЯ ЖИВОТНОГО МИРА - природная среда, в которой объекты животного мира обитают в состоянии естественной свободы (*закон "О животном мире"*).

СРЕДА ОБИТАНИЯ ЧЕЛОВЕКА - совокупность объектов, явлений и факторов окружающей (природной и искусственной) среды, определяющая условия жизнедеятельности человека (*закон "О санитарно-эпидемиологическом благополучии"*).

СТАБИЛЬНОЕ (поддерживаемое) РАЗВИТИЕ - см. Развитие стабильное (поддерживаемое).

СТАБИЛЬНОСТЬ ИМПУЛЬСНАЯ - см. Импульсная стабильность.

СТАБИЛЬНОСТЬ ЛАНДШАФТА [от лат. *stabilis* - устойчивый] - постоянство параметров ландшафта в течение неопределенно долгого времени. С.л. обеспечивается, как правило, постоянством внешних условий. Активную реакцию на изменение внешних условий (антропогенное воздействие) характеризует устойчивость ландшафта. Противоположность С.л. - изменчивость ландшафта.

СТАДИЯ СУКЦЕССИИ - определенный этап развития экосистем в сукцессионном ряду. Ф. Клементс (1928) различал 6 С.с.: денудация; пионерность (иммиграция); колонизация (ойкоз); межвидовая конкуренция; биоценотическая реакция; стабилизация (климакс). Развитие биоценоза от пионерности до стабилизации составляет серию.

СТАЦИОНАРНОЕ СОСТОЯНИЕ ЭКОСИСТЕМЫ [от лат. *stationarius* - неподвижный] - состояние открытой экосистемы, при котором ее видовое разнообразие и основные функции поддерживаются стабильными благодаря уравниваемости внешних и внутренних факторов воздействия. Поскольку полного постоянства параметров экосистемы в действительности никогда не наблюдается, правильнее говорить о квазистационарном (кажущемся стационарным, почти стационарном) состоянии экосистемы. См. также Экологическое равновесие.

СТЕПЕНЬ НАРУШЕННОСТИ ЛАНДШАФТА (территории)- степень изменения процессов функционирования и состава компонентов ландшафта в результате внешнего (в т. ч. антропогенного) воздействия. С позиций антропоцентризма можно условно выделить пять С.н.л. (зон): 1) относительного экологического благополучия (состояние природных комплексов обеспечивает традиционные формы хозяйственной деятельности без ущерба для здоровья населения); 2) экологического риска (наблюдается достоверное изменение свойств природных комплексов, приводящее к негативным для природы и человека последствиям); 3) экологического кризиса (изменение свойств природных комплексов представляет угрозу для ведения хозяйственной деятельности и здоровья человека); 4) экологического бедствия (негативные изменения природных комплексов приводят к нарушению традиционной технологии хозяйственной деятельности, к существенному повышению заболеваемости человека; для устранения ущерба требуется серьезная система мероприятий); 5) экологической катастрофы (негативные изменения природных ком-

плексов приводят к невозможности ведения традиционной хозяйственной деятельности и проживания человека).

СТРАТЕГИЯ (жизни) ПОПУЛЯЦИЙ [гр. strategia от stratos - войско и ago - веду] - совокупность приспособлений, способов выживания и поддержания стабильности популяций растений и животных в экосистемах. По одной из классификаций С.ж.п. растений, предложенной Л.Г. Раменским (1938), различают виоленты, пациенты и эксплеренты.

СТРАТЕГИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ - общий план действий, рассчитанных на реальные возможности и сроки их достижения, в области охраны окружающей среды, использования природных ресурсов. В зависимости от уровня реализации различают глобальную, национальную, территориальную и локальную С.э.

СТРУКТУРА [лат. structura] - взаимоположение и связь составных частей чего-либо; строение; отношение порядка на множестве элементов.

СТРУКТУРА ЗООЦЕНОЗА ТРОФИЧЕСКАЯ - соотношение различных трофических уровней.

СТРУКТУРА ЗООЦЕНОЗА ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ - соотношение различных функциональных групп (напр., опылителей, фитофагов, сапрофагов); отражает экологическую роль организмов в структуре зооценозов в экосистемах, род их занятий.

СТРУКТУРА ЛАНДШАФТА [от лат. structura - строение, расположение, порядок] - совокупность устойчивых связей ландшафта, обеспечивающих его целостность и тождественность самому себе. Представление о С.л. включает три аспекта: взаимное расположение составных частей, внутренние системообразующие связи и упорядоченность смены его состояний во времени. Морфологическая С.л. подразумевает выделение внутри ландшафта более простых геосистем или природных территориальных комплексов: фаций, урочищ, местностей.

СУБАКВАЛЬНЫЙ РЕЛЬЕФ - подводный рельеф (дна моря, океана, озера, реки).

СУБДОМИНАНТЫ [от лат. sub - под и dominantis - господствующий] - второй по численности вид после наиболее многочисленного (доминирующего) в сообществе. В многоярусном сообществе С. - доминирующие во второстепенных слоях виды. См. также Доминанты, Индекс доминирования.

СУБКЛИМАКС АНТРОПОГЕННЫЙ, дисклимакс - стабильное сообщество (экосистема), не представляющее собой климатический или эдафический климакс для данной местности. С.а. поддерживается человеком или домашними животными.

СУКЦЕССИОННЫЙ РЯД - последовательные стадии, через которые проходят биоценозы в данном районе, достигая состояния относительного климакса, предопределенного почвенными, климатическими и др. условиями.

СУКЦЕССИЯ [от лат. *successio* - преемственность, наследование] - последовательная большей частью необратимая (редко циклическая) смена био(гео)ценозов, преемственно сменяющихся на одной и той же территории в результате влияния внутренних (С. автогенная, или аутогенная) и/или внешних (С. аллогенная) факторов. В оптимальных условиях любая С. заканчивается возникновением медленно развивающегося климаксового или узлового сообщества. Различают первичные (на субстратах, не затронутых почвообразованием) и вторичные С., происходящие на месте сформировавшихся биогеоценозов после их разрушения (в результате пожара - пирогенные С., вырубki леса, засухи, эрозии, вулканического извержения и т.д.).

СУКЦЕССИЯ ЛАНДШАФТА - последовательная смена состояний ландшафта в направлении к коренному или близкому к нему динамическому состоянию. Термин перенесен из геоботаники в ландшафтную экологию К. Троллем и используется при изучении динамики ландшафтов.

ТИПЫ РЕЛЬЕФА - комплексы элементарных форм рельефа, обладающие общим происхождением, однородными условиями развития, сходным обликом и строением. Примеры Т.р.: овражно-балочный, адырный, блюдцево-западинный, куэстовый и др.

ТИПЫ ЛАНДШАФТА - см. в ст. Классификация ландшафтов типологическая.

ТОЛЕРАНТНОСТЬ - способность организма выносить отклонения экологических факторов среды от оптимальных для него значений. Организмы с широким диапазоном толерантности обозначаются приставкой "эври-", а с узким диапазоном толерантности - приставкой "стено-" (эврибионт, стенобионт).

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗООЦЕНОЗА [от гр. *trophe* - питание] - соотношение различных трофических уровней.

ТРОФИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ - совокупность организмов, объединенных типом питания. Автотрофные организмы (преимущественно зеленые растения) занимают первый трофический уровень (продуценты), далее следуют гетеротрофы: на втором уровне растительноядные животные (консументы 1 порядка); хищники, питающиеся растительноядными животными - на третьем (консументы 2 порядка); вторичные хищники - на четвертом (консументы 3 порядка). Сапротрофные организмы (редуценты) могут занимать все уровни, начиная со второго. Организмы различных трофических цепей, получающие пищу через равное число звеньев, находятся на одном Т.у. Соотношение различных Т.у. можно графически изобразить в виде пирамиды экологической.

ФАКТОР ЛИМИТИРУЮЩИЙ (ОГРАНИЧИВАЮЩИЙ) - любой экологический фактор, количественные и качественные показатели которого как-либо ограничивают жизнедеятельность организма.

ФАКТОР ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ - любое свойство или компонент среды, оказывающий влияние на организм.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ - биологические (вирусные, бактериальные, паразитарные и иные), химические, физические (шум, вибрация, ультразвук, инфразвук, тепловые, ионизирующие, неионизирующие и иные излучения), социальные (питание, водоснабжение, условия быта, труда, отдыха) и иные факторы среды обитания, которые оказывают или могут оказывать воздействие на человека и/или на состояние здоровья будущих поколений (*закон "О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения"*).

ФАЦИЯ [от лат. *facies* - наружность, форма] - по Л.Г. Бергу, наименьший природный территориальный комплекс, на всем протяжении которого сохраняется один литологический состав пород, одинаковый характер рельефа, увлажнения, один микроклимат, одна почвенная разность и один биоценоз. Син. Ф. является эпифация по Л.Г. Раменскому и элементарный ландшафт по Б.Б. Полынову. Понятие Ф. во многом совпадает с понятием биогеоценоз по В.Н. Сукачеву, однако в последнем обязательно участие биоты.

ФАЦИЯ АВТОНОМНАЯ - элементарный ландшафт, сформировавшийся на возвышенных элементах рельефа; характеризуется поступлением вещества и энергии из атмосферы, преобладанием процессов выноса вещества как с потоками вод в растворенном виде, так и в результате перемещения вниз твердого вещества.

ФАЦИЯ АККУМУЛЯТИВНАЯ - элементарный ландшафт, сформировавшийся в отрицательных формах рельефа. Характеризуется преобладанием процесса накопления вещества, поступающего из фаций, занимающих автономное и транзитное положение.

ФАЦИЯ ТРАНЗИТНАЯ - элементарный ландшафт, занимающий промежуточное положение между автономной и аккумулятивной фациями. Характеризуется как поступлением веществ из атмосферы и из автономных фаций, так и выносом его в фации, занимающие подчиненное положение.

ФИТОМАССА - общая масса всех растительных организмов, какой-либо их группы или отдельных растений в сообществе. По оценкам Ок-Риджской национальной лаборатории (США), запас Ф. наземных и водных экосистем Земли составляет 1236,9 млрд. т сухого вещества, из которых 65% приходится на собственно лесные зоны и 22% - на интразональные леса и лесонасаждения других природных зон.

ФИТОЦЕНОЗ [от гр. *phyton* - растение и *koinos* - общий] - часть биоценоза, совокупность растений, занимающая однородный участок земной поверхности, характеризующаяся определенным составом, строением, сложением и взаимоотношением растений как друг с другом, так и с окружающей их средой.

ХЕМОТРОФ - организм, синтезирующий из неорганических соединений органические вещества с использованием энергии, освобождаемой при химических реакциях.

ХИЩНИК - ЖЕРТВА (СИСТЕМА) - взаимосвязь между хищником и жертвой, в результате которой эволюционно выигрывают оба. В процессе естественного отбора, обусловленного этими взаимоотношениями, в обеих популяциях выживают наиболее здоровые и приспособленные к условиям среды особи. Взаимоотношения "хищник-жертва" обычно приводят к регулярным циклическим колебаниям численности.

ХИЩНИЧЕСТВО - тип антибиоза, при котором представители одного вида питаются представителями другого вида. Хищничество широко распространено в природе как среди животных, так и среди растений. Однако в узком смысле хищничеством принято считать поедание животных животными.

ЦВЕТЕНИЕ ВОДЫ - массовое развитие фитопланктона в водоеме, сопровождающееся изменением окраски (цветности) воды. Вызывается неблагоприятными изменениями водного режима (застой воды, загрязнение органическими веществами и минеральными удобрениями, засорение и др.); ухудшает кислородный режим водоема, вызывает заморы рыб и других водных животных.

ЦЕПЬ ПИЩЕВАЯ(ТРОФИЧЕСКАЯ) - ряд видов, в котором каждый предыдущий вид служит пищей последующему (например, растения - гусеницы - насекомоядные птицы - хищные птицы). Многие виды могут входить в разные цепи питания.

ЦИКЛ БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ [от гр. *kuklos* - круг], биогеохимический круговорот - носящие циклический характер процессы обмена и трансформации химического элемента между компонентами биосферы (от неорганической формы через живое вещество вновь в неорганическую). Совершается с использованием преимущественно солнечной энергии (фотосинтез) и частично энергии химических реакций (хемосинтез).

ЦИКЛ ЖИЗНЕННЫЙ - период от рождения или появления оплодотворенного яйца до смерти. У низших организмов, размножающихся делением - период от деления до деления.

ЧИСЛЕННОСТЬ организмов - 1) число особей данного вида на единицу площади или в популяции; 2) общее число особей живого (вне зависимости от их систематической принадлежности) на определенной площади или в единице объема.

ЧИСЛЕННОСТЬ популяции - число особей, относящихся к одной популяции.

ЧИСТАЯ ПРОДУКЦИЯ - см. Нетто-продукция.

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ - способность организма реагировать на изменения факторов среды обитания. Высокая степень Ч. характерна для стенобионтов. Различают Ч. видовую, возрастную, половую, индивидуальную и др.

ШКАЛА ОБИЛИЯ РАСТЕНИЙ [от лат. scale - лестница] - численность и проективное покрытие особей растений по глазомерной оценке в баллах. Напр., шкала Гультард (или шкала Друде) с использованием приблизительной величины проективного покрытия (в %): 1) единично (до 0,16); 2) мало (0,80); 3) довольно много (4); 4) много (20); 5) очень много (до 20); 6) обильно (до 100%).

ШКАЛА ОЦЕНОЧНАЯ - ряд непрерывно усиливающихся или ослабляющихся групп (иначе баллов), построенный с целью придания процессу или явлению количественной оценки. Ш.о. может быть представлена простыми баллами (назначенными целыми числами) или сложными (рассчитанными в % от максимального значения и др. способами). Примеры: шкала скорости ветра (Бюфорта), шкала обилия растений (Друде), шкала волнений на море и др.

ЭВРИБИОНТ - организм, способный жить в различных, порой резко отличающихся друг от друга условиях среды.

ЭВТРОФИКАЦИЯ(ЭВТРОФИРОВАНИЕ) [от гр. eu - хорошо и trope - питание и лат. facio - делаю] - повышение уровня первичной продукции вод благодаря увеличению в них концентрации биогенных элементов.

ЭВТРОФИКАЦИЯ АНТРОПОГЕННАЯ - эвтрофикация, обусловленная деятельностью человека. Развивается в результате обогащения водоема биогенными элементами, поступающими со сточными водами, а также с поверхностным стоком с удобряемых полей; приводит к "цветению" воды и к резкому ухудшению ее качества.

ЭВТРОФНЫЕ ВОДОЕМЫ - см. Водоем эвтрофный.

ЭЙКУМЕНА - см. Ойкумена

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША - положение, которое вид занимает в экосистеме, определенное его местообитанием, пищей, партнерами, врагами и т. д. Два вида в сообществе не могут занимать одну экологическую нишу, однако один вид в различных сообществах может занимать различные экологические ниши.

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ - количественное и качественное соотношение естественных и измененных человеком экологических компонентов и природных процессов, приводящее к длительному существованию экосистемы данного вида или ее эволюцию в ходе сукцессии. Следует помнить об условности использования термина "равновесие" в данном случае, поскольку и экосистемы и биосфера в целом не являются равновесными системами в физическом смысле.

ЭКОСИСТЕМА - понятие, введенное А. Тенсли, обозначающее относительно устойчивую систему динамического равновесия, в которой организмы и неорганические факторы являются полноправными компонентами. Э. представляет собой совместно

функционирующие на данном участке организмы (биотическое сообщество), взаимодействующие с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями. В дальнейшем понятие трансформировалось многими авторами, и в своей функциональной части близко понятию биогеоценоза, но лишено географичности последнего, и следовательно, размеры Э. не определяются заранее заданным правилом. Э. могут быть разных порядков: от самых мельчайших до весьма обширных вплоть до биосферы. Э. - широкое понятие и в этом смысле близко к понятиям комплекс природный-1, геосистема, но более биологично по существу, поскольку центральной концепцией Э. является представление о цепях питания и трофических уровнях. Предлагались и др. термины, адекватные по содержанию Э.: микрокосм (Форбс, 1887); голоцен (Фридерикс, 1931); биохора (Пальман, 1931); биосистема (Тиннеман, 1941); экотон (Троль, 1950); сайт (Хилс, 1960), не получившие распространения.

ЭКОСФЕРА - см. Биосфера.

ЭКТОТЕРМНЫЙ ОРГАНИЗМ - организм, получающий тепло из окружающей среды. К ним относятся все растения и большая часть животных.

ЭЛЕМЕНТЫ ЛАНДШАФТА [от лат. *elementum* - начальный, первичный] - простейшие части компонентов ландшафта, из комбинации которых складывается многообразие объектов реального мира, или максимальный предел их расчленения (отдельный почвенный горизонт, ярус растительного покрова, запас воды в почвенном горизонте и т.п.).

ЭМИГРАЦИЯ - любое перемещение из места, считающегося обычным, в другое, полагемое случайным, необычным или новым.

ЭНДОТЕРМНЫЙ ОРГАНИЗМ - организм, производящий большую часть необходимого тепла за счет биохимических реакций, идущих в самом организме. К ним относятся теплокровные животные и птицы.

ЭНЕРГЕТИКА ЭКОСИСТЕМЫ - совокупность потоков энергии в экосистему, ее преобразования и выхода.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС БИОСФЕРЫ - соотношение между поглощаемой и излучаемой энергией. Определяется приходом энергии Солнца и космических лучей, которая усваивается растениями в ходе фотосинтеза, часть преобразуется в другие виды энергии и еще часть рассеивается в космическом пространстве.

ЭНЕРГИЯ РЕЛЬЕФА, размах рельефа, степень расчлененности рельефа - морфометрический показатель потенциальной интенсивности или возможного проявления тех или иных рельефообразующих процессов, учитывающий расстояние по вертикали

между высшими и низшими точками рельефа данного региона и его горизонтальную расчлененность.

Список литературы

1. Авраменко И. М. Основы природопользования / Серия «Высшее профессиональное образование». – Ростов н/Д: «Феникс», 2004.
2. Автомобильный транспорт и охрана окружающей среды. – Саратов: Изд-во «Ареал», 1994.
3. Агаджанян Н. А., Торшин В. И. Экология человека. М.: КРУК, 1994.
4. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир, 1984.
5. Акимова Т. А., Хаскин В. В. Основы экоразвития: Учеб. пособие. – М.: Изд-во Рос. экон. акад., 1994.
6. Акимова Т. А., Хаскин В. В. Экология. Человек – Экономика – Биота - Среда: учебник для студентов вузов - 3 – е изд., перераб. и доп. – М.: ЮНИТИ – ДАНА, 2006.
7. Антипова А. В. География России. Эколого-географический анализ территории: Учеб. пособие. – М.: МНЭПУ, 2001.
8. Арустамов Э. А. и др. Природопользование: Учебник. – 7 –е изд. перераб. и доп. – М.: Издательско-торговая корпорация «Дашков и Ко», 2005.
9. Атлас. Окружающая среда и здоровье населения России. - М., 1995.
10. Афанасьев В.Г. Социальная информация. М., 1994.
11. Бабина Ю. В., Варфоломеева Э. А. Экологический менеджмент: Учеб. пособие. – М.: ИД «Социальные отношения», Изд-во «Перспектива», 2002.
12. Бабосов Е.М. Катастрофы: социологический анализ. Минск, 1995.
13. Бастиан Т. Кризис окружающей среды. М., 1995.

14. Бганба-Церера В.Р. Культура и ноосфера // История, культура, цивилизация. М., 1991.
15. Бганба-Церера В.Р. Становление экологической этики. М., 1992.
16. Бганба-Церера В.Р. Экологическая проблема: социально-философские основания и пути решения. М., 1993.
17. Безопасность России. Правовые, социально – экономические и научно – технические аспекты. Региональные проблемы безопасности с учетом риска возникновения природных и техногенных катастроф. – М.: МГФ «Знание», 1999.
18. Бигон М. Экология. Особи, популяції і союбществa / Бигон Майкл, Харпер Джон, Таусенд Колин.; пер. с англ. В. Н. Михеева и М. А. Снетковой - М. : Мир, 1989. — Т. 1. — 667 с.; Т. 2. - 477 с.
19. Большой энциклопедический словарь (БЭС). 2-е изд. М.: Большая Российская энциклопедия. СПб.: Норинт, 2002.
20. Бродский А.К. Краткий курс общей экологии. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1992. - 152 с.
21. Будыко М. И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977.
22. Будыко М. И. Эволюция биосферы. Л.: Гидрометеиздат, 1991.
23. Введение в социальную экологию. Ч. 1 и 2. М., 1993-1994.
24. Вернадский В. И. Биосфера. М.: Мысль, 1967.
25. Вернадский В. И. Избр. соч.: В 5 т. М.: Изд-во АН СССР, 1954-1960.
26. Вернадский В. И. О ноосфере // Биосфера и ноосфера. М.: Наука, 1989.
27. Владимиров А. М., Ляхин Ю. И., Матвеев Л. Т., Орлов В. Г. Охрана окружающей среды; Учебник. – Л.: Гидрометеиздат, 1991.
28. Владышевский Д.В. Экология лесных птиц и зверей. Кормодобывание и его биоценотическое значение. - Новосибирск: Наука, 1980. - 82 с.
29. Воронков Н.А. Основы общей экологии. М.: Агар, 1997.
30. Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994.

31. Галковская Г.А. Основы популяционной экологии. - Минск: Лексис, 2001. - 196 с.
32. Гальперин М. В. Экологические основы природопользования: Учебник. М.: ФОРУМ, ИНФРА – М, 2003.
33. Гиляров А. М. Популяционная экология / А. Меркурьевич Гиляров. - М.: Издательство МГУ, 1990. - 191 с.
34. Гирусов Э.В., Широкова И.Ю. Экология и культура. М., 1989.
35. Глазырев В. Социально-экологическая интерпретация городской среды. М., 1984.
36. Глобальное потепление. Доклад Гринпис. М., 1993.
37. Глобальные проблемы современности. М., 1981.
38. ГОСТ 17.0.0.04-90. М.: Гос. Ком. СССР по охране природы, 1990. Система стандартов в области охраны природы и улучшения использования природных ресурсов. Экологический паспорт промышленного предприятия. Основные положения.
39. ГОСТ 17.2.1.04-77. Охрана природы. Атмосфера. Метеорологические аспекты загрязнения и промышленные выбросы. Основные положения. Основные термины и определения. - М.: Госстандарт СССР, 1984.
40. ГОСТ 17.2.3.01 – 86 Охрана природы. Атмосфера. Правила контроля качества воздуха населенных пунктов. – М.: Госстандарт СССР, 1987.
41. ГОСТ 17.2.3.02 – 78 Охрана природы. Атмосфера. Правила установления допустимых выбросов вредных веществ промышленными предприятиями. – М.: Госстандарт СССР, 184.
42. ГОСТ 30772 – 2001. Ресурсосбережение. Обращение с отходами. Термины и определения.
43. ГОСТ Р 17.0.0.04-2000. Экологический паспорт природопользователя.
44. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды в РФ в 2001 г. – М., 2003.

45. Груздев В.В. Экология зайца-русака. - М.: Изд-во МГУ, 1974. - 163 с.
46. Гумилев Л. Н. Этногенез и биосфера Земли. Л.: Гидрометеиздат, 1990.
47. Гурова Т. Ф., Основы экологии и рационального природопользования: Учеб. пособие / Т. Ф. Гурова, Л. В. Назаренко. – М.: Издательство Оникс, 2005.
48. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. - 415 с.
49. Данилов - Данильян В. К., Горшков В. Г., Арский Ю. М., Лосев К. С. Окружающая среда между прошлым и будущим: мир и Россия (опыт эколого-экономического анализа). - М., 1994.
50. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинёв: Гл. редакция Молдавской Советской энциклопедии, 1990. - 406 с.
51. Дергачев А. Л., Хилл Дж., Казаченко Л. Д. Финансово – экономическая оценка минеральных месторождений: Учебник / Под ред. В. И. Старостина. – М.: Изд-во МГУ, 2000.
52. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Пол Джил-лер.; пер. с англ. Н. О. Фоминой. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
53. Диагнозы и ключи возрастных состояний злаков / ред. А. Г. Еленев-ский. - М.: Прометей, 1997. - 141 с.
54. Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений : ч. 1 / Под ред. Т. И. Серебрякова и др. - М. : МГПИ, 1980-1989.- Ч. 1. - 80 с., Ч. 2. - 96 с., Ч. 3. - 78 с.
55. Динамика ценопопуляций травянистых растений / ред. К. А. Ма-линовский. - К.: Наукова думка, 1987. - 128 с.
56. Докторов Б. З., Сафонов В. В. Экологическое сознание граждан. - Л., 1987.
57. Долейш К. Следы зверей и птиц. М.: Агропромиздат, 1987. - 224 с.

58. Дрё Ф. Экология. Пер. с французского В.В.Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. - 165 с.
59. Егоренков Л. И. Геоэкология. Учебное пособие, 2005. – 320 с.
60. Животовский Л.Г. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991.- 270 с.
61. Жизнеспособность популяций / ред. М. Сулей; пер. с англ. О. М. Лапшиной. - М.: Мир, 1989. - 224 с.
62. Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты.. М.: Мир, 1989 .- 115 с.
63. Жизнь популяций в гетерогенной среде / ред. Л. А. Жукова и др. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - Ч. 1, - 305 с.; ч. 2. - 272 с.
64. Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений / Г. Г. Жиляев. - Львов; Национальная Академия Наук Украины, 2005. - 304 с.
65. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. - Йошкар-Ола: Ланар, 1995. - 224 с.
66. Злобин Ю. А. Периодизация онтогенеза культурных и сорных растений / Ю. А. Злобин, В. И. Прасол. - Сумы: Изд-во Сумского сельскохозяйственного института, 1993. - 65 с.
67. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений/ Ю. А. Злобин. - Казань: Изд-во Казанского государственного университета, 1989. - 146 с.
68. Злобин Ю.А. Агрофитоценология / Ю. А. Злобин. - Х. : Харьковский сельскохозяйственный институт, 1986. - 74 с.
69. Изменение климата. Комплект информационных материалов по изменению климата. ЮНЕП – РКИКООН. М.: ЦЭНЭФ, 2003.
70. Кашкаров Д.Н. Экология животных. Л.: Наука, 1944. - 316 с.
71. Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1976. - 230 с.
72. Китанович Б. Планета и цивилизация в опасности. М., 1985.
73. Коммонер Б. Замыкающийся круг: Пер. с англ. Л.: Гидрометеориздат, 1974.

74. Кондратьев К.Я., Донченко В. К., Лосев К. С., Фролов А. К. Экология – экономика - политика. СПб.: Научный центр РАН, 1996.
75. Концепция перехода РФ к устойчивому развитию // Собр. законодательства РФ. 1996. № 15. Ст. 1572.
76. Коробкин В. И., Передельский Л. В. Экология. Учебное пособие для вузов. - Ростов /на/Дону. Феникс, 2005. – 576 с.
77. Корченков В. В. Социальное регулирование девиаций: структура, процессы. М., 2000. С. 196-215.
78. Корченков В.В. Социологические проблемы здорового образа жизни. М., 1998.
79. Кочергин А.Н. Экономическое знание и сознание. Новосибирск, 1987.
80. Красная книга РСФСР: Животные. М.: Россельхозиздат, 1985.
81. Красная книга РСФСР: Растения. М.: Россельхозиздат, 1988.
82. Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экология "в законе". Тольятти, ИЭБВ РАН, 2002. - 248 с.
83. Краткий курс общей экологии. Учебное пособие. А.К. Бродский, СПб, "ДЕАН", 2006. - 1677 с.
84. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. - 412 с.
85. Левашов В.И., Староверов В.И. Демография и демографическое развитие России. М., 2000.
86. Лосев А. В., Провадкин Г.Г. Социальная экология. - М.: Владос, 1998. - С. 226-249.
87. Лукьянчиков Н. Концепция перехода Российской Федерации на ноосферный путь развития // Зеленый мир. - 1995. - № 16.
88. Лукьянчиков Н. Н. Экономико-организационный механизм управления окружающей средой и природными ресурсами. – М.: Изд-во НИИ Природа, 1998.
89. Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир, 1965. - 375 с.

90. Мальтус Р.Р. Опыт закона о народонаселении. М., 1985.
91. Мамедов Н.М., Суравегина И.Т. Экология. М., 1996.
92. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Мир, 1979. – 450 с.
93. Марков М. В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений / М. В. Марков. - Казань: КЗУ, 1990. - 186 с.
94. Марков М.В. Популяционная биология растений / М. В, Марков. - Казань: Изд-во Казанского государственного университета, 1986 - 109 с.
95. Маркович Д.Ж. Социальная экология. М., 1997.
96. Матвеев Н. М. Аллелопатия как фактор экологической среды / Н. М. Матвеев. - Самара, 1994. - 206 с.
97. Миркин Б. М. Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л.Г, Наумова. - Уфа: Гилем, 1998. - 413 с.
98. Миркин Б.М. Современная наука о растительности / Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. -М.: Логос, 2001. -264 с.
99. Млекопитающие Советского Союза. В 3-х т. Под ред. В.Г. Гертнера и Н.П. Наумова. М.: Высшая школа, 1966 - 1968.
100. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. - Самара: Самарский ун-т, 1992. - 119 с.
101. Моисеев Н. Н. Взаимодействие природы и общества: глобальные проблемы // Вестник РАН, 1998. Т. 68. № 2.
102. Моисеев Н. Н. Историческое развитие и экологическое образование. - М., 1995.
103. Моисеев Н. Н. Человек и ноосфера. М.: Молодая гвардия, 1990.
104. Моисеев Н.Н. Восхождение к разуму. М., 1993.
105. Моисеев Н.Н. Современный антропогенез и цивилизационные разломы/Вопросы философии. 1995.
106. Мониторинг Москвы и Московской области// Экология: Уч. пособие. М., 1997.

107. Москаленко А. П. Экономика природопользования и охраны окружающей среды: Учебное пособие. – Ростов-н/Д: Изд-во «Феникс», 2002.
108. Народонаселение: Энциклопедический словарь. М.: Большая российская энциклопедия, 1994.
109. Наумов Н.П. Экология животных. М.: "Высшая школа", 1963. - 618 с.
110. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963.
111. Нестеров П. М., Нестеров А. П. Экономика природопользования и рынок: Учеб. для вузов. – М.: Закон и право, ЮНИТИ. 1997.
112. Никанорова Е.В. Экология и культура. М., 1996.
113. Николайкин Н. И., Николайкина Н. Е., Мелехова О. П. Экология: Учебник для вузов. М.: Дрофа, 2003.
114. Нинбург Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы). - М.:ТНИКМК, 2005. - 138 с.
115. Новиков Г.А. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. - 352 с.
116. Новиков Г.А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. - 352 с.
117. Огнев С.И. Жизнь леса. М., Изд-во АН СССР, 1962. - 160 с.
118. Одум Ю. Основы экологии. Под ред. Н.П. Наумова. М.: Мир, 1975. - 740 с.
119. Окружающая среда и риск-анализ. М, 1993.
120. Осипов В.И. Зоны геологического риска на территории Москвы. Проблемы экологии//Вестник Российской Академии наук. 1994. Т. 64. № 1.
121. Основные черты популяционной биологии растений (эдификаторов и ассектаторов) современного лесного пояса // Восточноевропейские леса. Ред. О.В.Смирнова. Кн. 1. М.: Наука, 2004. С. 154-289.
122. Основы общей экологии. Учебник. Воронков Н.А. М.: "Агар", 2007, - 218 с.
123. Охрана окружающей среды в РФ в 1993 г. М., 1994.

124. Охрана окружающей среды. Учеб. пособие: В 2т / Под ред. В. И. Данилов - Данильян. – М.: Изд-во МНЭПУ, 2000.
125. Ошмарин П.Г., Пикунов Д.Г. Следы в природе. - М.: Наука, 1990. - 294 с.
126. Павлов А. Н. Экология: рациональное природопользование и безопасность жизнедеятельности. Учеб. пособие/А. Н. Павлов. – М.: Высшая шк., 2005. – 343 с.: ил.
127. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. - 424 с.
128. Пахомова Н. В., Рихтер К. К. Экономика природопользования и охраны окружающей среды. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2001.
129. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. - 287 с.
130. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. - 399 с.
131. Пономарева И.Н. Эволюционная экология. Л.: Наука, 1975. - 161 с.
132. Популяционные проблемы в биогеоценологии. М.: Наука, 1988.
133. Правила охраны поверхностных вод. – М., 1991.
134. Природные ресурсы - национальное богатство России/ По материалам Парламентских слушаний в Государственной Думе РФ 19.01.1999 г. М., 1999.
135. Природопользование, охрана окружающей среды и экономика: Теория и практикум: Учеб. пособие / Под ред. А. П. Хаустова. - М.: Изд-во РУДН, 2006. – С. 36-234.
136. Проблемы экологии России. М., 1993.
137. Программа действий. Повестка дня на XXI век и другие документы конференции в Рио-де-Жанейро в популярном изложении. Женева: центр «За наше будущее», 1993.
138. Радкевич В.А. Экология. Краткий курс. Мн., «Вышэйш. школа», 1997. – 304 с.

139. Ревелль П., Ревелль Ч. Среда нашего обитания: В 4-х кн. / Пер. с англ. М.: Мир, 1994.
140. Реймерс Н. Ф. Природопользование: Словарь – справочник. – М.: Мысль, 1990.
141. Реймерс Н. Ф. Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). – М.: Россия молодая, 1992.
142. Реймерс Н.Ф. Надежда на выживание человечества: Концептуальная экология. М.: Россия молодая, 1992.
143. Реймерс Н.Ф. Начало экологических знаний. М., 1993.
144. Реймерс Н.Ф. Основные биологические термины и понятия. М.: Просвещение, 1988. - 319 с.
145. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: СНЦ РАН, 1999. - 396 с.
146. Руковский Н.Н. Убежища четвероногих. М.: Агропромиздат, 1991. - 143 с.
147. Рюмина Е. Устойчивое развитие. Если экологический долг непомерно растет// Зеленый мир. - 1995. - № 24. - С. 10-11.
148. СанПиН 2.1.6.1032-01. Атмосферный воздух и воздух закрытых помещений, санитарная охрана воздуха, гигиенические требования к обеспечению качества атмосферного воздуха населенных мест.
149. СанПиН 2.2.1/2.1.1.1200-03. «Санитарно – защитные зоны и санитарная классификация предприятий, сооружений и иных объектов» (утверждены Главным государственным санитарным врачом РФ 30 марта 2003 г.).
150. СанПиН 4630-88. Санитарные правила и нормы охраны поверхностных вод от загрязнения.
151. Скорик А.В. Ларина О.В. Экология. Тесты. Учебное пособие для вузов. М.: Экзамен, 2005. - 220 с.

152. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982.
153. Социальная теория и современность. Вып. 5. Экология и философия.
154. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология. СПб.: Химия, 1997.
155. Степановских А.С. Экология: Учебник для вузов. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2001. – 703 с.
156. Страны Востока: управление демографическими процессами. М., 1992.
157. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М: Наука, 1973.
158. Трофимова В. Л. Природопользование. Толковый словарь, 2002 – 184 стр.
159. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.
160. Урбоэкология. М., 1990.
161. Урсул А. Д. Перспективы перехода Российского государства на модель устойчивого развития: Учеб. пособие. М.: РАГС, 1995.
162. Урсул А. Д. Устойчивое развитие цивилизации и образование в XXI веке // Зеленый крест. 1995. № 4. - С.35-36.
163. Урсул А.Д. Путь в ноосферу. Концепция устойчивого развития цивилизации. М., 1993.
164. Устойчивое развитие: экология и управление природопользованием. - М., 1999.
165. Федеральный классификационный каталог отходов / Утв. Приказом МПР России от 02.12.2002 № 786.
166. Философия и экологическая проблема. М., 1990.
167. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. - 183 с.
168. Формозов А.Н. Спутник следопыта. - М.: Изд-во МП РСФСР, 1959. - 317 с.

169. Хотунцев Ю.Л. «Экология и экологическая безопасность»: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений. – М.: Издательский центр «Академия», 2002, - 480 с.
170. Хрестоматия по общей экологии (развитие идей). Составитель Н.А.Кузнецова. М.: Изд-во МНЭПУ, 2001. - 292 с.
171. Христофорова Н.К. Основы экологии. Владивосток: Дальнаука, 1999. 240 с.
172. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976.
173. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988.
174. Человек и биосфера. Ростов-на-Дону, Изд. РГУ, 1977.
175. Чернова Н. М., Былова А. М. Экология. М.: Просвещение, 1988.
176. Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. - 416 с.
177. Чумаков А.Н. Философия глобальных проблем современности. М., 1994.
178. Шангареева З.С. Социальные проблемы здоровья населения. СПб. 2000.
179. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. - 278 с.
180. Шилов А.С. Природоохранные службы государственной власти: Учебное пособие. М., 1998.
181. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2000. - 512 с.
182. Экологическая антология. Москва - Бостон, 1992.
183. Экологические основы природопользования / Под ред. Ю. М. Соколовцева. - М.: Высш. шк., 2002.
184. Экологический энциклопедический словарь (ЭЭС). М.: Ноосфера, 1999.

185. Экология и безопасность жизнедеятельности. Учебное пособие для ВУЗОВ/ Под ред. Л. А. Муравья – М.: ЮНИТИ, 2003.
186. Экология человека. М., 1989.
187. Экология, охрана природы, экологическая безопасность: Учеб. пособие/ Под ред. А. Т. Никитина, С. А. Степанова. - М.: Изд-во МНЭПУ, 2000.
188. Экология. Учебник для вузов. Коробкин В.И., Передельский Л.В. М.:, 2008, - 576 с.
189. Экология. Учебник. Под ред. Г.В. Тягунова, Ю.Г. Ярошенко. М: "Логос", 2006 - 503 с.
190. Экология. Учебник. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. СПб.: "Химия", 2005, - 256 с.
191. Экология: Учебное пособие / Под ред. проф. В.В. Денисова. Серия «Учебный курс». – Ростов н /Д: Издательский центр «МарТ», 2002. – 640 с.
192. Экология: Учебное пособие. М., 1997.
193. Эколого-экономическая стратегия развития региона / Под ред. В. В. Буфала, В. И. Гурмана. – Новосибирск: Наука, 1990.
194. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд. ин. лит., 1960. - 230 с.
195. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. школа, 1987. - 303 с.
196. Ягодин Г. А. Школа будущего - школа развита личности // Зеленый мир. - 1995. - № 36. - С.6,7, 12.
197. Яхонтов В.В. Экология насекомых. М.: Высшая школа, 1969. - 488 с.